

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**PERSISTENCIA DE FESTUCA (*FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB.):
DINÁMICA POBLACIONAL ESTIVAL EN PASTURAS CON DIFERENTE
DESARROLLO REPRODUCTIVO**

por

Ing. Agr. Diego Federico MICHELINI GARICOÏTS

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magister en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Animales

MONTEVIDEO
URUGUAY

Setiembre 2016

Tesis aprobada por el tribunal integrado por la Lic. en Cien. Biol. (PhD.)
Monika Kavanová, el Ing. Agr. (PhD.) Germán Berone y el Ing. Agr. (Dr.)
Omar Scheneiter el día 16 de Setiembre de 2016.

Autor: Ing. Agr. Diego Michelini

Director: Ing. Agr. (Dr) Fernando Lattanzi

Director Académico: Ing. Agr. (Dr) Pablo Soca

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Pablo Soca, Mónica Agnusdei, Fernando Lattanzi, Pablo Chilibroste por la oportunidad brindada y el soporte para la realización y conclusión de esta tesis.

Agradezco a Pablo Inchausti, por la ayuda para realizar los análisis estadísticos.

Agradezco a Paula Silva, Gianni Motta, Beryk Salab, Felipe Gutiérrez Arce, Wilder Morel, Ramiro Llano y José Jauregui por el apoyo en la realización de actividades de campo y de laboratorio.

Agradezco al personal general, del tambo y de laboratorio de EEMAC por la colaboración para llevar a cabo diversas tareas.

Agradezco a mi familia, por brindarme la oportunidad de vida.

Agradezco a Ana, mi esposa, quien en el ámbito de mi tesis se unió a mis ansias de vivir, para compartir conmigo las suyas. Con su apoyo y sostén incondicional en todas las actividades y tareas posibles: hacer etiquetas, lavar raíces, medir IAF, procesar la información, corregir borradores, etc., etc., fue que logré avanzar y concluir esta etapa, en el marco de la etapa personal más enriquecedora de mi vida.

Dedico esta, mi tesis de Maestría, a Ana mi esposa y a Julia mi hija, quien es el fruto más importante de mi existencia.

	Página
PAGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	VI
SUMMARY	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA	1
1.2. LA ESPECIE MODELO DE ESTUDIO	2
1.3. PERSISTENCIA DE PASTURAS DE FESTUCA	4
1.4. HETEROGENEIDAD DE PASTURAS	7
1.5. HIPÓTESIS	9
1.6. OBJETIVOS.....	9
1.6.1. <u>Objetivo general</u>	9
1.6.2. <u>Objetivo específico</u>	9
2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	10
2.1. SITIO EXPERIMENTAL.....	10
2.2. CONDICIONES CLIMÁTICAS.....	12
2.3. DISEÑO EXPERIMENTAL	13
2.4. DEFINICIÓN DE PARCHES DE MUESTREO.....	14
2.5. DETERMINACIONES	15
2.5.1. <u>Primavera 2011</u>	15
2.5.1.1. Densidad de macollos	15
2.5.1.2. Índice de Área Foliar y altura de la pastura	15
2.5.1.3. Peso de macollos, porcentaje de lámina y largo del pseudotallo	16
2.5.1.4. Número de Inflorescencias	16
2.5.1.5. Proporción de parches y suelo desnudo	16
2.5.1.6. Biomasa aérea.....	16
2.5.2. <u>Otoño 2012</u>	16

2.5.2.1. Índice de Área Foliar y altura de la pastura	17
2.5.2.2. Dinámica poblacional	17
2.5.2.3. Biomasa acumulada total	18
2.5.2.4. Proporción de parches y suelo desnudo	18
2.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	18
3. <u>RESULTADOS</u>	21
3.1. VARIABLES AGROMETEOROLÓGICAS	21
3.2. COMPROBACIÓN DEL DISEÑO EXPERIMENTAL	23
3.3. EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO EN LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL	25
3.4. EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO EN LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y RELACIONES ENTRE ESTAS	28
3.5. RELACIONES ENTRE VARIABLES	29
3.6. SUPERVIVENCIA EN FUNCIÓN DEL TIPO DE PARCHE	31
3.7. DINÁMICA POBLACIONAL	33
3.8. RELACIONES ENTRE IAF Y DINÁMICA POBLACIONAL	36
4. <u>DISCUSIÓN</u>	40
4.1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA PASTURA POR EFECTO DEL MANEJO DEL PASTOREO	40
4.2. RECLUTAMIENTO PRIMAVERAL DE MACOLLOS	41
4.3. ESTRATEGIA DE FESTUCA PARA PERSISTIR	43
4.4. SUPERVIVENCIA ESTIVAL DE MACOLLOS.	44
5. <u>CONCLUSIONES</u>	48
6. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	49
7. <u>ANEXOS</u> . PERSISTENCIA DE FESTUCA (FESTUCA ARUNDINACEA SCHREB.): DINÁMICA POBLACIONAL ESTIVAL EN PASTURAS CON DIFERENTE DESARROLLO REPRODUCTIVO	61

RESUMEN

La utilización de pasturas plurianuales en Uruguay se ve limitada por su baja persistencia. Para incrementar la persistencia de pasturas de *Festuca arundinacea* Schreb. se diseñó un experimento que evaluó si la manipulación de la estructura aérea de la pastura en setiembre-octubre logra incrementos en la densidad de macollos y mayor supervivencia estival de macollos. Se llevaron a cabo dos tratamientos de intensidad de pastoreo entre el 1/09 y el 16/10/2011: pastoreo a 6 cm de altura remanente (PI) y pastoreo a 12 cm de altura remanente (PL). Para incorporar el efecto de la heterogeneidad espacial, se estimó la proporción de parches con baja, media y alta densidad foliar de la pastura y suelo desnudo, y se los caracterizó en términos de índice de área foliar (IAF), altura, masa de forraje, peso de macollos, largo del pseudotallo y porcentaje de lámina. En noviembre 2011, en los tres tipos de parche, se marcaron macollos en un área de en 0,09 m² y contaron macollos vegetativos y reproductivos. En marzo 2012, se contó la cantidad de macollos marcados, muertos y producidos en verano, y se determinaron las mismas variables que en primavera. Una mayor intensidad de pastoreo en setiembre-octubre generó menor cantidad de inflorescencias en los parches medios y altos pero no incrementó la densidad de macollos. Entonces las variaciones en supervivencia y producción de macollos no se relacionaron con variaciones en desarrollo reproductivo. La falta de efectos del pastoreo sobre la dinámica estival de macollos puede deberse al ambiente edafoclimático restrictivo.

Palabras clave: persistencia, festuca, dinámica poblacional, intensidad pastoreo, heterogeneidad

TALL FESCUE (*Festuca arundinacea* Schreb.) PERSISTENCE: SUMMER POPULATION DYNAMICS ON PASTURES WITH DIFFERENT REPRODUCTIVE DEVELOPMENT

SUMMARY

With the purpose of evaluating the possibilities of increasing persistence of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) pastures, an experiment was performed to test if manipulation of the aerial structure of the pasture at the end of winter/ early spring, can increase tiller density and summer survival. Two grazing intensities were applied between 1/09 and 16/10/2011: high grazing intensity (HG, pasture height after grazing of 6 cm) or low grazing intensity (LG, pasture height after grazing of 12 cm). To take into account spatial heterogeneity, the proportions of patches of tall, medium and short pasture height, and bare ground were also estimated. The patches were characterized in terms of leaf area index, height, forage mass, tiller weight, pseudostem length and percentage of lamina of tillers. In November 2011, in the three classes of patches all tillers inside 0.09 m² were tagged, and vegetative and reproductive tillers were counted. In March 2012 all dead tagged tillers, living tagged tillers, and living tillers not tagged were counted and tiller survival percentage was calculated. Besides, for each patch the same structural characterization as in spring was carried out. A higher grazing intensity in end of winter/spring led to a lower density of inflorescences in tall and medium patches. Nevertheless, this did not lead to increases in tiller density. This was due to that variations on tiller survival and tiller production during the experimental period were not related to structural differences between the treatments in the pasture. That lack of effect of the grazing intensity on summer tiller dynamics could be related with the water deficit and high temperatures.

Keywords: persistence, tall Fescue, population dynamics, grazing intensity, heterogeneity

1. INTRODUCCIÓN

1.1. IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA

En Uruguay las praderas sembradas plurianuales participan de manera dominante en el aporte de forraje para alimentación vacuna y ovina en los sistemas pecuarios con cierto grado de intensificación (MGAP DIEA, 2014). A diferencia de la tendencia incremental de área sembrada de pasturas plurianuales desde 1940, la adopción de las pasturas artificiales plurianuales como estrategia forrajera ha decrecido en los últimos 10 años un 25% en área de siembra, mientras que las pasturas anuales han incrementado su área en un 100% (MGAP DIEA, 2014). El componente forrajero predominante de las pasturas plurianuales en Uruguay es la especie templada perenne festuca (*Festuca arundinacea* Schreb) (INASE, 2015).

De forma sistemática la presión de pastoreo sobre el área de pasturas plurianuales a base de festuca se incrementa sustancialmente en los momentos del año en que, dada la elevada área de pasturas anuales en las rotaciones, una gran proporción del área de los sistemas se encuentra en fase de barbecho. Tan excesiva presión de pastoreo para las pasturas (Soca *et al.*, 2009) junto con la sistemática participación de situaciones estacionales de déficit hídrico y elevadas temperaturas conllevan a un temprano deterioro de las pasturas que concluye en una pobre persistencia. Según datos oficiales (MGAP DIEA, 2014) la persistencia de las pasturas plurianuales en la actualidad es menor a 3 años. A nivel de los sistemas de producción esta tendencia trae asociada un mayor costo de producción, un elevado uso de insumos y suplemento alimenticio animal (Cardozo *et al.*, 2010) y una mayor vulnerabilidad a la degradación de los recursos naturales producto del impacto de los cada vez más frecuentes eventos climáticos extremos (IPCC *et al.*, 2007).

La utilización de pasturas plurianuales con base en festuca en sistemas agropecuarios pastoriles tiene consecuencias favorables en referencia a la sustentabilidad de los mismos. Mediante su utilización se logran sistemas productivos con aporte de forraje más estable a lo largo del año (Schiller y Lazenby, 1975), se incrementa la fertilidad del suelo y se disminuyen los niveles de erosión edáfica (McCallum *et al.*, 2004) y se controlan las pérdidas de nitratos por lavado (Stork y Jerie, 2003). Además cuando la base forrajera son pasturas perennes el forraje es de muy bajo costo por kilogramo de materia seca (Chilibroste *et al.*, 2010) y por tanto los márgenes económicos son más favorables que para los de sistemas con elevado uso de insumo. Por último la utilización de pasturas plurianuales permite un mayor aprovechamiento de los recursos naturales como el suelo, la radiación fotosintéticamente activa y el agua, al haber más área permanentemente verde en los sistemas productivos. Sin embargo la pobre persistencia conlleva a que la adopción sea baja (Formoso, 2010). Esta problemática constituye una fuerte limitación al desarrollo y la sustentabilidad de la ganadería pastoril. Sin embargo, los procesos subyacentes que determinan la degradación de pasturas en ambientes marginales, con características edafoclimáticas restrictivas para la producción, son aun escasamente comprendidos, particularmente en condiciones de pastoreo. El presente trabajo pretende progresar en este sentido desde un planteo original en el que se integran conceptos y metodologías de ecofisiología de plantas a nivel de heterogeneidad estructural y funcional en pasturas de festuca.

1.2. LA ESPECIE MODELO DE ESTUDIO

Festuca (*Festuca arundinacea* Schreb.) es una de las gramíneas forrajeras perennes más utilizadas en los sistemas ganaderos del mundo, extendiéndose desde regiones templado húmedas y subhúmedas hasta ambientes donde ocurren restricciones hídricas y altas temperaturas

estivales que limitan a especies susceptibles como raigrás perenne (Hannaway *et al.*, 2009). Festuca muestra una razonable adaptación a estos ambientes marginales, con respuestas productivas y capacidad de captura de recursos dentro del potencial esperado para las especies templadas (Agnusdei *et al.*, 2007). Para el caso de Uruguay festuca es en la actualidad la alternativa forrajera perenne de mayor adopción en los sistemas ganaderos y lecheros (INASE, 2015), donde mediante su utilización como componente forrajero de la dieta, se logran elevados niveles de producción de carne y leche bajo pastoreo (Soca *et al.*, 2009, Mattiauda *et al.*, 2009).

La especie consta de dos grupos de origen bien diferenciados, materiales de origen continental y materiales de origen mediterráneo (Hannaway *et al.*, 2009). Los segundos son materiales ampliamente utilizados en los ambientes en los que las restricciones climáticas estivales son tan marcadas como para impedir de forma sistemática el crecimiento de las pasturas, dado que poseen dormancia estival incompleta (Volaire y Norton, 2006). En ambientes templados donde las limitaciones estivales no son tan extremas los materiales continentales presentan una mayor productividad respecto de los anteriores (Thomas y Lazenby 1971, Schiller y Lazenby 1975, Mazzanti y Arosteguy 1985, Ueyama *et al.*, 1985, Bartholomew *et al.*, 2013).

Los genotipos de festuca alta que permanecen activos durante el verano son capaces de resistir restricciones hídricas severas. En este atributo conjugan varios mecanismos adaptativos a condiciones de estrés hídrico. Por un lado presentan mecanismos de evasión del estrés para retrasar la deshidratación como su capacidad de enrollar las hojas, lo cual reduce la transpiración (Johns, 1978). Además una alta partición de carbono a producción radicular les permite desarrollar un sistema radical vigoroso con gran proporción de raíces en profundidad, lo cual favorece la captura de agua de horizontes profundos del suelo (Carrow 1996, Qian *et al.*, 1997; Ervin y Koski 1998). Por

otra parte, a través del ajuste osmótico principalmente en tejidos meristemáticos como mecanismo de adaptación al estrés hídrico, logra tolerar potenciales hídricos bajos (West *et al.*, 1990).

En relación a los atributos morfofisiológicos de la especie, se la considera una especie de velocidad de flujo de tejidos intermedia (Colabelli *et al.*, 1998). Su temperatura base, estimada mediante regresión de la tasa de aparición de hojas ante temperatura, ronda los 4 °C. A su vez presenta un filocrono de entre 170-220 °GD (Lemaire 1985, Labreveux 1998), y por ende la vida media foliar para la especie es de 540-600 °GD (Lemaire 1985, Labreveux 1998).

1.3. PERSISTENCIA DE PASTURAS DE FESTUCA

Dada la versatilidad ecofisiológica de festuca, esta juega un rol preponderante en la producción de forraje en zonas de transición de ambientes templados a subtropicales o mediterráneos, donde las precipitaciones disminuyen y las temperaturas aumentan (Volaire *et al.*, 2009a, Milne 2011, Raeside *et al.*, 2012, Malinowski y Pinchak 2015). Sin embargo su aptitud como forrajera en estos ambientes está condicionada por su persistencia, especialmente baja para el caso del litoral noroeste de Uruguay. Esto es debido a su baja tolerancia a elevadas intensidades de pastoreo (Soca *et al.*, 2009) y probablemente debido a las limitantes edafoclimáticas de la región donde la magnitud del estrés hídrico y térmico, usuales en la estación estival, interactúa con las propiedades edáficas restrictivas para definir un ambiente de producción marginal para la especie.

La persistencia de las pasturas puede ser analizada en términos de la contribución estacional de nacimiento y muerte de macollos al cambio a lo largo del tiempo de su densidad poblacional (Matthew *et al.*, 2013). Si bien todas las estaciones del año son importantes en lo que a dinámica de

reclutamiento y muerte de macollos se refiere, es de especial importancia la primavera y verano dado que en estas estaciones las tasas de aparición y muerte, o sea la tasa de recambio de macollos, es elevada (Matthew *et al.*, 2013). Por un lado, en la primavera el desarrollo reproductivo altera los procesos normales de aparición y muerte de macollos. Asimismo, la primavera y el verano constituyen un período de vulnerabilidad a la supervivencia de macollos ante variaciones drásticas de los patrones climáticos, principalmente situaciones de déficit hídrico y elevadas temperaturas en verano (Brock y Hay 1993, Edwards y Chapman 2011). Mantener o incrementar la densidad poblacional de macollos en primavera es crucial para lograr que la pastura persista (Valentine y Matthew 1999), pero más importante aún es la supervivencia estival de los mismos para que estos incrementos en la densidad en primavera se reflejen en densidades adecuadas en el otoño siguiente.

Durante el período de floración en la primavera, una gran proporción de la biomasa de la pastura la aportan los macollos en estado reproductivo, en desmedro de la contribución de los macollos vegetativos de menor tamaño (Korte, 1986). El crecimiento y desarrollo de macollos reproductivos es un factor que condiciona negativamente la persistencia estival de las gramíneas forrajeras (Thom *et al.*, 1998, Bahmani *et al.*, 2001). Si la pastura se pastorea laxamente y ocurre una profusa floración, la mayor tasa de crecimiento de los macollos en estado reproductivo (Parsons, 1988) lleva a que éstos compitan ventajosamente por nutrientes (Colvill y Marshall, 1984) y luz (Sugiyama *et al.*, 1985, Casal *et al.*, 1987) frente a los macollos vegetativos adyacentes, de menor tamaño, provocando generalmente la muerte de estos. Esta es una vía de reducción de la densidad poblacional de la pastura de gran importancia (Alberda y Sibma 1982, Colvill y Marshall 1984, L'Huillier 1987) y por ende de generación de espacios libres de plantas, por donde ocurre la entrada y competencia de malezas con la

pastura (Thorhalsdottir, 1990). Al finalizar la floración, el proceso de reemplazo tardío de macollos puede contribuir a un aumento de la densidad poblacional de macollos vegetativos previo al verano (Matthew *et al.*, 1993, Bahmani 1999). Como contrapartida, estos macollos vegetativos tardíos son altamente susceptibles a las condiciones de estrés hídrico y térmico estivales (Thom *et al.*, 1998).

Si bien la floración es un factor de gran incidencia en la disminución de la densidad poblacional en primavera y por ende de la degradación de las pasturas, existe evidencia experimental concluyente en el efecto positivo que tiene la interrupción de la misma sobre la densidad de macollos y la productividad de la pastura. Los macollos reproductivos suelen estar muy cercanamente acompañados por una gran densidad de macollos vegetativos (Lafarge, 2006). La interrupción temprana de la floración (Korte *et al.*, 1984) va a promover el crecimiento de los macollos vegetativos existentes (Lafarge, 2006) al permitirles acceder a las reservas de los macollos reproductivos (Matthew, 1991b) y a la luz (Casal *et al.*, 1987), pero además también va a promover el macollaje más tardío (Korte *et al.*, 1984). En cambio, si el control se realiza en estadios más avanzados de floración, se promueve el macollaje tardío (Korte *et al.*, 1985, Korte 1986, Xia *et al.*, 1990) pero no se promueve el crecimiento y la supervivencia de los macollos vegetativos ya existentes. La decapitación de los macollos reproductivos por el pastoreo es la principal forma de eliminar macollos reproductivos de forma temprana (Chapman *et al.*, 1984, L'Huillier 1987), para así promover un incremento en la densidad poblacional en primavera-verano y otoño.

El aumento en la densidad poblacional de la pastura, a través de la interrupción de la floración por medio del manejo del pastoreo en primavera, generalmente se traduce en aumentos en la producción primavero-estivo-otoñal de la pastura (Matthew *et al.*, 1989, Xia *et al.*, 1990, Hernández

Garay *et al.*, 1997a, 1997b, Da Silva *et al.*, 2004). Medidas de manejo de la pastura que no hagan una utilización intensa en algún momento de la primavera, o cuyos pastoreos sean infrecuentes en esta estación, pueden llegar a ser negativos para la calidad nutritiva debido a la acumulación de una elevada proporción de material vegetal reproductivo y de material muerto. Asociado al control de la floración, pasturas de mayor densidad poblacional y por ende más foliosas van a presentar una mayor calidad nutritiva a lo largo del verano y otoño (Korte y Chu 1983, Korte *et al.*, 1984, Da Silva *et al.*, 2004). En términos de productividad animal este incremento en la calidad de la pastura se traduce en beneficios en variables de producción de leche (Da Silva *et al.*, 2004).

.

1.4. HETEROGENEIDAD DE LAS PASTURAS

La heterogeneidad espacial de las pasturas per se, en la manera como es percibida por los investigadores, es la varianza en estado de la vegetación y es un fenómeno emergente de los sistemas pastoriles (Parsons *et al.*, 2000). Tal varianza se puede desagregar en los estados de las distintas unidades de heterogeneidad, parches, los cuales van a presentar distintos atributos morfogenéticos que van a determinar diferencias en estructura y crecimiento de la pastura (Illius *et al.*, 1987, Cid y Brizuela 1998, Cid *et al.*, 2008). Parches de baja altura presentarán elevada densidad de macollos de menor tamaño, mientras que parches de mayor altura presentarán menor densidad de macollos de mayor tamaño (Marriott y Carrere 1998). Macollos de menor tamaño van a presentar menor tasa de elongación foliar (Berone *et al.*, 2007), y mayor producción de macollos debido a una favorable relación radiación del rango de longitud de onda roja sobre radiación del rango de longitud de onda rojo lejano (Casal *et al.*, 1985). Sin embargo si el tamaño de los macollos es menor al límite inferior del tamaño en el cual la pastura compensa tamaño por densidad de macollos (Matthew *et al.*, 1995), se puede suprimir el macollaje, y eventualmente su tamaño condicionará la

supervivencia de los mismos (Ong *et al.*, 1978). Entonces, las variaciones en estructura y dinámica poblacional que puedan generar distintas intensidades de pastoreo van a estar supeditadas al lugar, tipo de parche, en el cual se esté midiendo tales respuestas.

1.5. HIPÓTESIS

1. Una mayor intensidad de pastoreo a fines de invierno/principios de primavera disminuirá la densidad de inflorescencias en parches bajos, medios y altos.
2. En los tres tipos de parches, la disminución de la densidad de inflorescencias se asociará con mayor densidad de macollos en primavera, mayores tasas de supervivencia y de producción de macollos en verano, y consecuentemente, mayor densidad de macollos a fines del verano.
3. Habrá efectos de la intensidad de pastoreo sobre la dinámica poblacional de la pastura, asociados al tipo de parche, e independientes a la remoción de inflorescencias.

1.6. OBJETIVOS

1.6.1. Objetivo general

Contribuir a al conocimiento sobre los factores que controlan la persistencia de festuca en condiciones edafoclimáticas restrictivas.

1.6.2. Objetivo específico

Analizar el efecto de la remoción de inflorescencias mediante pastoreo intenso a fines de invierno/principios de primavera sobre la producción, muerte y supervivencia de macollos en verano, en parches bajos, medios y altos, para discriminar los efectos directos de la presencia de inflorescencias de otros efectos del pastoreo sobre la estructura de la pastura.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. SITIO EXPERIMENTAL

El experimento se llevó a cabo en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni” (EEMAC), en la localidad de Paysandú, Uruguay (32°22'17.26"S, 58° 2'32.37"O, en un potrero ubicado sobre suelos de la unidad San Manuel, Formación Fray Bentos. Los suelos predominantes son Brunosoles Éutricos Háplicos y Típicos y Solonetz Solodisados Melánicos según la Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay 1:1.000.000. Las características edáficas de los suelos predominantes se enlistan en el Cuadro N°1.

EL experimento se instaló sobre una pradera de tercer año de festuca (*Festuca arundinacea* Schreb.) sembrada en otoño del año 2009 con festuca cultivar “La Sorpresa” (cultivar de origen genético continental), trébol blanco cultivar “Zapicán”, llantén cultivar “Tonic”, achicoria cultivar “Lacerta”. El método de siembra fue siembra directa con una distancia entre hileras de 17 cm. En la primavera 2011 la misma estaba completamente dominada por festuca, y las líneas de siembra se encontraban claramente definidas. El experimento se desarrolló entre el 1/9/2011 y el 15/03/2012.

Cuadro N°1. Características edáficas de suelos dominantes de Unidad San Manuel.

Brunosol Éútrico Háptico

Horizonte	Profundidad	Textura	pH (en H ₂ O)	% M.O.	CIC (pH 7)	% Sat. Bases
A	0 - 35	Franco arcilloso	6,3	4,8	38,9	93
Cca	35 - 45	Franco arcilloso	7,1	2,7	43,4	100
R	> 45	tosca calcárea				

Brunosol Éútrico Típico

Horizonte	Profundidad	Textura	pH (en H ₂ O)	% M.O.	CIC (pH 7)	% Sat. Bases
A	0 - 20	Franco arcilloso	7,1	7,9	32,7	100
B1	21 - 39	Franco arcilloso	7	4,7	31,1	100
B2t	40 - 57	Arcilloso	7,1	2,4	33,3	100
B3	58 - 75	Arcilloso	7,2	1,4	33	100
R	> 75	tosca calcárea				

Solonetz Solodizado Melánico

Horizonte	Profundidad	Textura	pH (en H ₂ O)	% M.O.	CIC (pH 7)	% Sat. Bases
A	0 - 10	Franco	6,4	3,3	18	88
B21t	10 - 25	Franco arcilloso	7,6	2,7	30,7	96
B22t	26 - 38	Arcilloso	8,2	2,2	35,1	99
B23t	38 - 50	nd	8,4	1,9	42	100
B3	51 - 65	Arcilloso	8,8	1,2	36,7	100
C	> 65	Arcilloso	8,9	0,8	36,9	100

2.2. CONDICIONES CLIMÁTICAS

Para la caracterización climática del lugar donde se ubicó el área experimental se utilizaron las normales climatológicas históricas del Instituto Uruguayo de Meteorología (INUMET, 2015) correspondientes a la localidad de Paysandú para el período 1961-1990. El clima en dicha localidad se caracteriza por tener una temperatura media anual de 17,9°C, una temperatura máxima promedio anual de 23,8°C y una temperatura mínima promedio anual de 12,2°C. El mes más frío del año es junio con una temperatura mínima promedio mensual de 6,9°C, y el mes más cálido corresponde a diciembre con una temperatura máxima promedio mensual de 29,7°C (Figura N° 1). La precipitación acumulada anual promedio es de 1218 mm/año, la cual presenta una distribución estacional con mayores precipitaciones acumuladas en primavera (media mensual de 118 mm) y principios de otoño (media mensual de 140 mm), y menores precipitaciones en invierno (media mensual de 73 mm). De acuerdo a un balance hídrico decádico histórico para el período 1961-1996 la demanda de agua por evapotranspiración potencial supera a la evapotranspiración real en el período de octubre a marzo (Cruz *et al.*, 2000).

Para el período experimental las variables meteorológicas precipitación, temperatura del aire, mínima y máxima, humedad relativa, velocidad del viento y radiación solar fueron recopiladas por medio de la estación meteorológica automática (Vantage Pro 2®) instalada en EEMAC.

Se realizó un balance hídrico para el período experimental (Figura N° 2) por el método de Thornthwaite-Mather (1955). La evapotranspiración potencial necesaria para realizar el balance fue obtenida por medio de cálculo de acuerdo con Penmann Monteith, FAO (Allen *et al.*, 1998), considerando las variables meteorológicas temperatura máxima y mínima, Humedad relativa, velocidad del viento y radiación solar. Se calcularon los déficits y excesos hídricos en relación a un almacenamiento de agua potencialmente disponible neta (APDN) del suelo, definido para la unidad de suelos San Manuel de 117, 3 mm, (Molfino y Califra, 2001), y sobre precipitación y evapotranspiración potencial acumuladas en períodos de 5 días.

En base a la evapotranspiración real y potencial, obtenidas por medio del balance hídrico, se calculó el índice de bienestar hídrico, de acuerdo con Petrasovits (1990). Este indicador muestra el grado de estrés hídrico de plantas, en un gradiente de 1 (estrés nulo) a 0 (estrés agudo). A su vez, con los datos de temperatura media cada 30 minutos para todo el período experimental, se calculó la cantidad de horas del día con temperaturas por encima de 25 °C, por encima de 30 °C y por encima de 35 °C, agrupadas por mes.

2.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental fue de bloques al azar, con 2 tratamientos y 4 bloques. El área experimental comprendió 1,68 ha donde cada parcela tuvo un área de 0,21 ha. Los dos tratamientos consistieron en 2 intensidades de pastoreo:

- Pastoreo intenso (PI): se definió a través de pastoreo de las parcelas con 10 animales/parcela y dejando una altura remanente post pastoreo de 6 cm
- Pastoreo laxo (PL): se definió a través de pastoreo de las parcelas con 5 animales/parcela y dejando una altura remanente post pastoreo de 12 cm.

Se realizaron 3 ciclos de pastoreo, (1/09/2011, 3 días de pastoreo – 23/09/2011, 2 días de pastoreo y 16/10/2011 2 días de pastoreo) con vacas holando en ordeño y peso promedio de 605 kg. Para determinar la finalización de cada ciclo de pastoreo, después de cada sesión de pastoreo se determinó altura de la pastura con “*rising plate meter*”, en recorrido zigzag tomando una determinación cada 5 pasos en total de alrededor de 100 determinaciones por parcela. La fecha de inicio del segundo y tercer ciclo de pastoreo fue definida a partir del momento en que la pastura había acumulado 250 °Celsius Día (°CD) desde el pastoreo anterior. El 15 de diciembre se realizó un pastoreo de homogeneización de toda el área a una altura remanente de 9 cm.

2.4. DEFINICIÓN DE PARCHES DE MUESTREO.

Posteriormente a la definición de los tratamientos de intensidad de pastoreo, en primavera del 2011, se recorrió el área de cada tratamiento, para identificar sitios (desde ahora parches) con distinta biomasa aérea de la pastura. Mediante apreciación visual de la pastura, se definieron en cada parcela 3 tipos de parches de distinta biomasa presente, llamados alto, medio y bajo, según mayor a menor biomasa presente. En cada parcela, para cada tipo de parche se marcaron 3 áreas de alrededor de 1 m², con estacas y chapas a nivel de suelo, de distinto color según el tipo de parche. Sobre estos parches se realizaron las determinaciones que se enumeran a continuación.

2.5. DETERMINACIONES

2.5.1. Primavera 2011

Las determinaciones fueron realizadas en el período de primavera 2011, entre el 15/11/2011 y el 15/12/2011 en una secuencia según orden en el que se presentan a continuación:

2.5.1.1. Densidad de macollos

Entre el 15 y el 20/11/2011 en un parche alto, uno medio y uno bajo en cada parcela se eligió un lugar representativo del tapiz de ese parche. En ese lugar, se contabilizó y marcó con alambres de colores la totalidad de los macollos vegetativos sobre 30 cm de línea, dentro de un marco de 20*30 cm, para su posterior seguimiento de supervivencia. Los valores de densidad se expresan en metros⁻².

2.5.1.2. Índice de Área Foliar y altura de la pastura

El 20 – 21/11/2011 para tres parches altos, tres medios y tres bajos, en cada parcela, se estimó el IAF con un analizador de canopia LI-COR IAF-2000 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), tomando 1 lectura de radiación fotosintéticamente activa difusa sobre el tapiz y 3 lecturas por debajo del tapiz. Simultáneamente, con cada determinación de IAF, se determinó con regla centimetrada, en 5 puntos dentro del parche, altura de la pastura como altura del horizonte de mayor densidad foliar del tapiz (es el horizonte donde se encuentra la mayoría de las hojas del total del tapiz).

2.5.1.3. Peso de macollos, porcentaje de lámina y largo del pseudotallo

En tres parches altos, tres medios y tres bajos, en cada parcela se colectó una muestra de plantas, el 22 – 23/11/2011. En el laboratorio, de la muestra se tomaron al azar y limpiaron 10 macollos por muestra. Se determinó el peso promedio de macollo en balanza de precisión de 0,1 g. Se separó la

fracción lámina de la fracción vaina para los 10 macollos y se pesaron las fracciones frescas en balanza de precisión. EL porcentaje de lámina se obtuvo de la proporción de peso de la fracción lámina sobre el de la fracción vaina. Se determinó el largo promedio del pseudotallo, con regla milimetrada para los 10 macollos de la muestra.

2.5.1.4. Número de inflorescencias

Entre el 23 – 30/11/2011 para tres parches altos, tres medios y tres bajos en cada parcela se contabilizó la cantidad de inflorescencias presentes en un largo de 50 cm en 3 líneas de siembra contiguas. Los valores de densidad se expresan en metros².

2.5.1.5. Proporción de parches y suelo desnudo

El 5/12/2011 se registró la proporción de cada parche y de suelo desnudo mediante 50 determinaciones cada 5 pasos dentro de cada parcela.

2.5.1.6. Biomasa aérea

En un parche alto, medio y bajo por parcela se determinó biomasa aérea total (materia seca verde más materia seca de material muerto) mediante corte a nivel del suelo de biomasa en dos líneas de siembra paralelas, de 30 cm de largo, el 25/11/2011, dentro de un marco de 30*30 cm. Se determinó peso fresco en balanza de precisión. Las muestras se secaron en estufa a 60 °C por 48 horas, y se determinó peso seco en balanza de precisión.

Con la información anterior se estimó biomasa aérea por hectárea de parche bajo, medio y alto, para cada tratamiento y biomasa aérea por hectárea promedio, para cada tratamiento.

2.5.2. Otoño 2012

Entre el 1/3/2012 y el 15/3/2012 se llevaron a cabo las siguientes determinaciones:

2.5.2.1. Índice de Área Foliar y altura de la pastura

Entre el 1 – 3/3/2012 en 3 parches altos medios y bajos de cada parcela se estimó el IAF con la misma metodología a lo explicado previamente en el punto 2.5.1.2.

2.5.2.2. Dinámica poblacional

Entre el 5 – 10/3/2012 En los 30 cm de línea, dentro de un marco de 20*30 cm, ubicados en un parche alto, medio y bajo dentro de cada parcela, en los cuales en primavera se contabilizó y marcó la totalidad de macollos, se determinó:

- La cantidad de macollos con alambres de colores, o sea los macollos que sobrevivieron el período diciembre-enero-febrero.
- La cantidad de alambres sueltos, o alambres en macollos muertos, para cuantificar mortalidad de macollos en el período diciembre-enero-febrero.
- La cantidad de macollos sin alambre, o sea los macollos que fueron producidos en el período diciembre-enero-febrero.

La cantidad de macollos sobrevivientes, muertos y nuevos se expresaron en macollos metro⁻².

2.5.2.3. Biomasa aérea

El 11/3/2012, en un parche alto, medio y bajo por parcela se determinó biomasa aérea total (materia seca verde más materia seca de material muerto) mediante corte a nivel del suelo de biomasa en dos líneas de siembra paralelas, de 30 cm de largo, dentro de un marco de 30*30 cm. Se determinó peso fresco en balanza de precisión. Las muestras se secaron en estufa a 60 °C por 48 horas, y se determinó peso seco en balanza de precisión.

Con la información anterior se estimó biomasa aérea por hectárea de parche bajo, medio y alto, para cada tratamiento biomasa aérea por hectárea promedio ponderado por la proporción de los distintos tipos de parche, para cada tratamiento.

2.5.2.4. Proporción de parches y suelo desnudo

El 13/3/2012 para el área de cada repetición de cada tratamiento se determinó proporción de parches altos medios y bajos y suelo desnudo, y además altura promedio de estos, en 50 determinaciones cada 10 pasos. Se calculó la proporción de parches en cada parcela. La altura se determinó con regla centimetrada, como altura del horizonte de mayor densidad foliar.

2.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para las variables de estado en primavera densidad de inflorescencias (infl m⁻²), número de inflorescencias cada 100 macollos (infl 100 macollos⁻¹ m⁻²), altura (cm), IAF, biomasa aérea (kg MS ha⁻¹), porcentaje de lámina, largo del pseudotallo (cm), peso de macollos (g), y las relaciones biomasa/ IAF (kg unidad IAF⁻¹), biomasa/altura (kg cm⁻¹) y altura/ IAF (cm unidad IAF⁻¹) se definió el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \alpha_j + \gamma_{k(j)} + (\alpha\gamma)_{jk} + \varepsilon_{ijkl}$$

Términos del modelo:

μ : Media poblacional.

β_i : Efecto del i-ésimo bloque.

α_j : Efecto del j-ésimo tratamiento de control de floración.

$\gamma_{k(j)}$: Efecto del k-ésimo tipo de parche anidado al j-ésimo tratamiento de control de floración .

ε_{ijk} : Error residual.

Se realizó un análisis de varianza en el que se testeó el efecto del tratamiento y el tipo de parche anidado al tratamiento sobre las variables enumeradas a través del procedimiento "aov" de la librería "agricolae" del software estadístico R (R Core Team 2013).

Para la variable proporción de parches en primavera y las variables ponderadas altura (cm), IAF, peso biomasa aérea (kg MS*ha⁻¹) se definió el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \alpha_j + (\beta\alpha)_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Términos del modelo:

μ : Media poblacional.

β_i : Efecto del i-ésimo bloque.

α_j : Efecto del j-ésimo tratamiento de control de floración.

$(\alpha\gamma)_{ij}$: Efecto de la ij-ésima interacción entre i-ésimo bloque con el j-ésimo tratamiento de control de floración.

ε_{ij} : Error residual.

Se realizó un análisis de varianza en el que se testeó el efecto del tratamiento y el tipo de parche sobre las variables enumeradas a través del procedimiento "aov" de la librería "agricolae" del software estadístico R (R Core Team 2013).

Para el análisis de ajuste de funciones de respuesta entre las variables:

- IAF primavera en función de altura primavera.
- Peso macollos en función de IAF primavera.
- Largo pseudotallo en función de altura primavera.
- Densidad de macollos en primavera en función de IAF primavera.
- Densidad de macollos en otoño en función de IAF otoño.
- Producción de macollos en 90 días sobre IAF otoño.
- Supervivencia porcentual de macollos en función de IAF otoño.

Se eligió el modelo de respuesta con mejor coeficiente de regresión en base a comparación de modelos por su coeficiente de regresión. Para cada relación entre variables se ajustó un modelo por cada tratamiento y los dos ajustes (dos tratamientos) se compararon a través de la prueba de cociente de verosimilitudes de Wilks, por medio de análisis de varianza. Si la comparación entre ajustes no era significativa al $p < 0,05$, entonces se supone un único modelo de respuesta para la relación entre variables, y no efecto del tratamiento sobre esta.

3. RESULTADOS

3.1. VARIABLES AGROMETEOROLÓGICAS

La temperatura media diaria para todo el período experimental osciló en un rango entre 31,75 °C y 9,65 °C, con una media similar a la media histórica para dicho período (20,8 °C vs 20,9 °C respectivamente) (Figura N°1). La temperatura máxima diaria osciló entre 38,9 °C y 13,6 °C con una máxima media diaria también muy similar a la máxima media histórica de dicho período (26,9 °C vs 27,0 °C respectivamente). A su vez la temperatura mínima diaria osciló entre 25,6 °C y 3,6 °C con una mínima media diaria también levemente superior a la mínima media diaria histórica de dicho período (15 °C vs 14,7 °C respectivamente). En verano las temperaturas mínimas diarias oscilaron entre los 9,2 °C y 25,6 °C y las máximas oscilaron entre 38,9 °C y 22,6 °C. Cabe resaltar que para los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero la cantidad de horas por día con temperaturas por encima de 25 °C osciló entre 10 y 13 horas por encima de 30 °C entre 7 y 10,5 horas y por encima de 35 °C entre 4,5 y 8,7 horas (Cuadro N° 2).

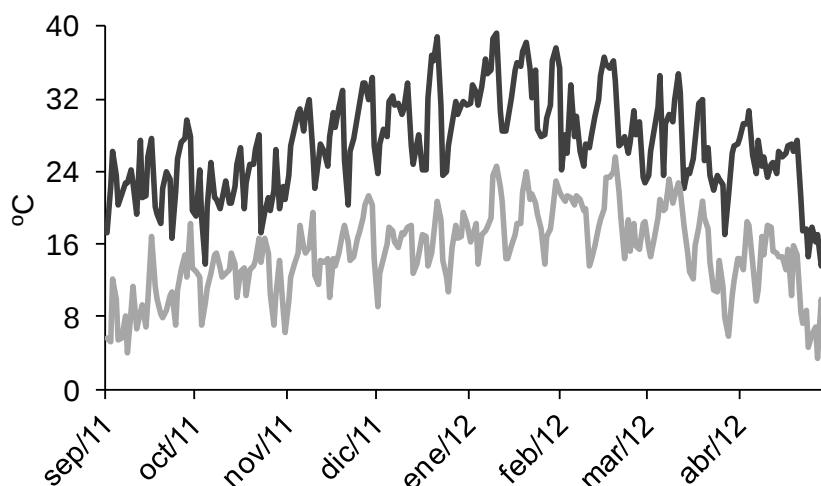


Figura N°1: Temperaturas de aire máxima (—) y mínima (—) diarias durante el período experimental (septiembre 2011-mayo 2012). Sensor ubicado a 5 cm sobre la superficie.

Cuadro N°2: Cantidad de horas al día con temperaturas del aire por encima de 25 °C, 30 °C y 35 °C para el período experimental. Sensor ubicado a 5 cm sobre la superficie.

	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Prom
<25 °C	0,39	1,38	0,79	7,05	8,06	13,16	8,71	5,13	7,15
<30 °C	0,13	0,00	0,00	1,98	2,87	6,24	2,59	1,37	2,51
<35 °C	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	1,61	0,47	0,00	0,42

Cuadro N° 3: Días por mes con Índice de Bienestar Hídrico (IBH) mayor a 0,8; entre 0,8 y 0,5; entre 0,5 y 0,3 y menor a 0,3 para el período experimental.

	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Sum
>0,8	26	16	26	25	5	16	23	31	126
0,5 - 0,8	0	15	5	5	10	0	5	0	25
0,3 - 0,5	0	0	0	0	16	5	0	0	21
<0,3	0	0	0	0	0	10	0	0	10

Si bien para el período agosto-marzo las precipitaciones acumuladas fueron superiores a las precipitaciones históricas (1980-2009) (INIA, 2016) acumuladas para ese mismo período (825 mm vs 727 mm), en los meses de noviembre, diciembre y enero existieron deficiencias hídricas (Figura N°2). Para esos meses la evapotranspiración real fue de un 87, 61 y 60,4 % la evapotranspiración potencial. En diciembre y enero ocurrieron valores de IBH (Petrasovits, 1990) por debajo de 0,5 para 30 días (Cuadro N°3), lo cual indica que el estrés hídrico para ese período fue severo.

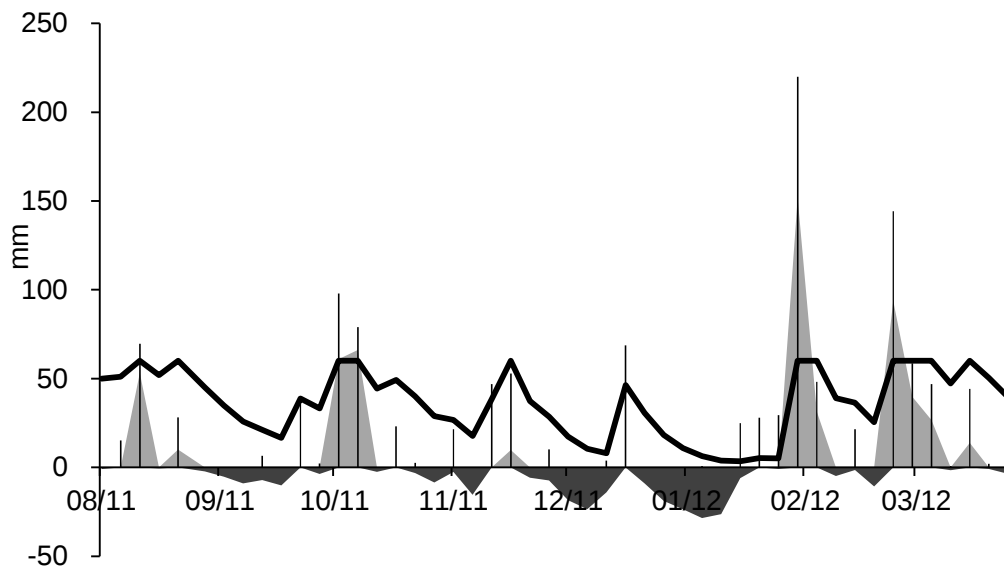


Figura N°2 Balance hídrico para el período setiembre 2011-abril 2012 para un suelo de 60 mm de almacenaje de agua teórico, indicando déficit hídrico (mm, área gris oscura), excesos (mm, área gris clara), agua disponible en el suelo (mm, —), y precipitaciones (mm, barras). Datos meteorológicos de la estación meteorológica automática localizada en EEMAC.

3.2.COMPROBACIÓN DEL DISEÑO EXPERIMENTAL

El tratamiento PI generó significativamente menor cantidad de inflorescencias* m^{-2} en los parches altos y medios, respecto del tratamiento PL. Mientras tanto en los parches bajos el PI no generó variaciones de significancia en la densidad de inflorescencias respecto de PL. El número de inflorescencias en los sitios con PL fue significativamente menor en parches bajos respecto de medios y altos, mientras que se mantuvo a un nivel de en promedio entre 150 - 200 inflorescencias* m^{-2} para todos los sitios con PI (Figura N° 3).

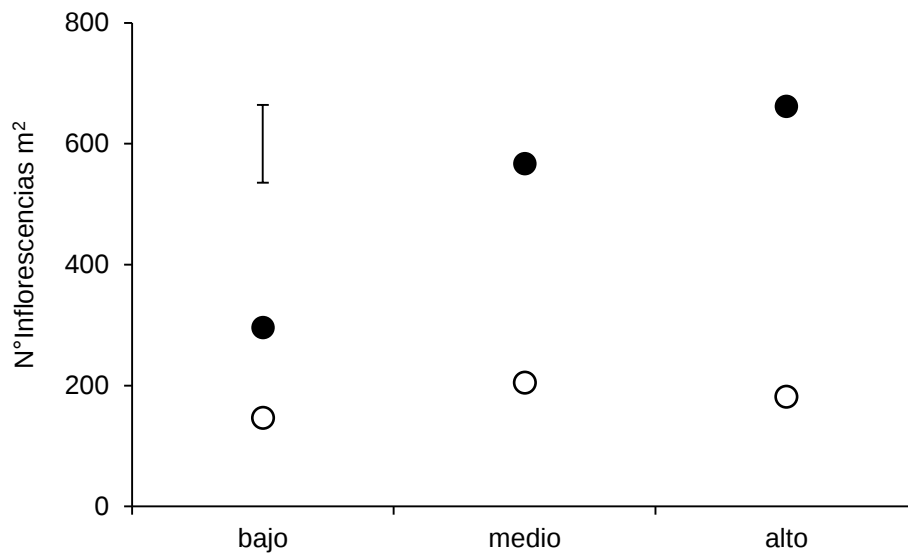


Figura N°3. Densidad inflorescencias en tres tipos de parche (alta, media y baja altura), en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. $n = 4$.

En el mismo orden que para la variable densidad de inflorescencias, el PI provocó que los parches altos y medios tengan una menor cantidad de macollos reproductivos por cada 100 macollos que los parches altos y medios del tratamiento PL (Figura N°4). En cambio, para los parches bajos la disminución en la proporción de macollos reproductivos debida a PI no fue significativa. En el PI la proporción de macollos reproductivos fue en promedio de 7 para los distintos parches, mientras que en el PL esta proporción fue significativamente mayor para parches altos que medios y bajos, 25 17 y 12 inflorescencias cada 100 macollos respectivamente.

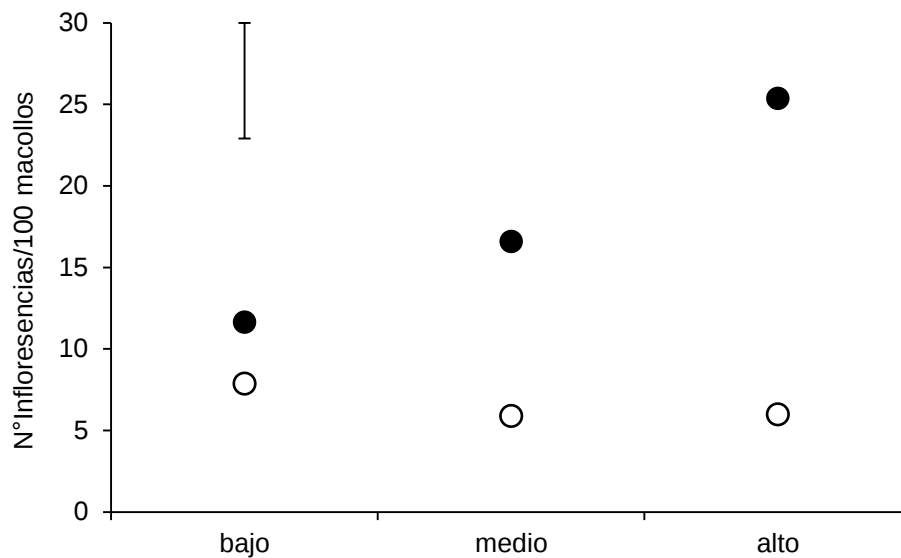


Figura N°4. Porcentaje de macollos con inflorescencias en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. $n = 4$.

3.3.EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO EN LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL

Al final de la primavera la proporción de parches bajos fue significativamente mayor ($p < 0,05$) en el tratamiento PI respecto del tratamiento PL. La proporción de parches altos fue inferior (0,12 vs 0,23) en PI que en PL y la proporción de suelo desnudo fue inferior (0,02 vs 0,12) en PI que en PL respectivamente, aunque sin significancia estadística ($p < 0,05$) (Figura N°5).

Para ambos tratamientos los parches medios estuvieron presentes en una significativamente mayor proporción ($p < 0,05$) que los restantes parches. Luego le siguieron en proporción parches bajos y parches altos en PI, sin diferencias significativas entre estos ($p < 0,05$). Para PL parches altos, bajos y suelo desnudo no difirieron estadísticamente ($p < 0,05$) en sus proporciones

(0,12 – 0,23), las cuales fueron estadísticamente inferiores a las de los parches medios (Figura N°5).

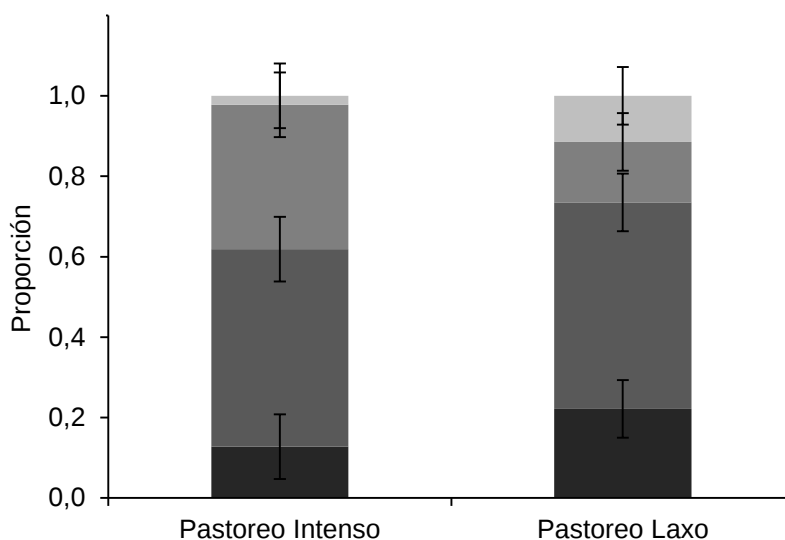


Figura N°5. Proporción de parches altos (gris oscuro), medios (gris más claro), bajos (gris más claro), y de suelo desnudo (gris más claro), en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

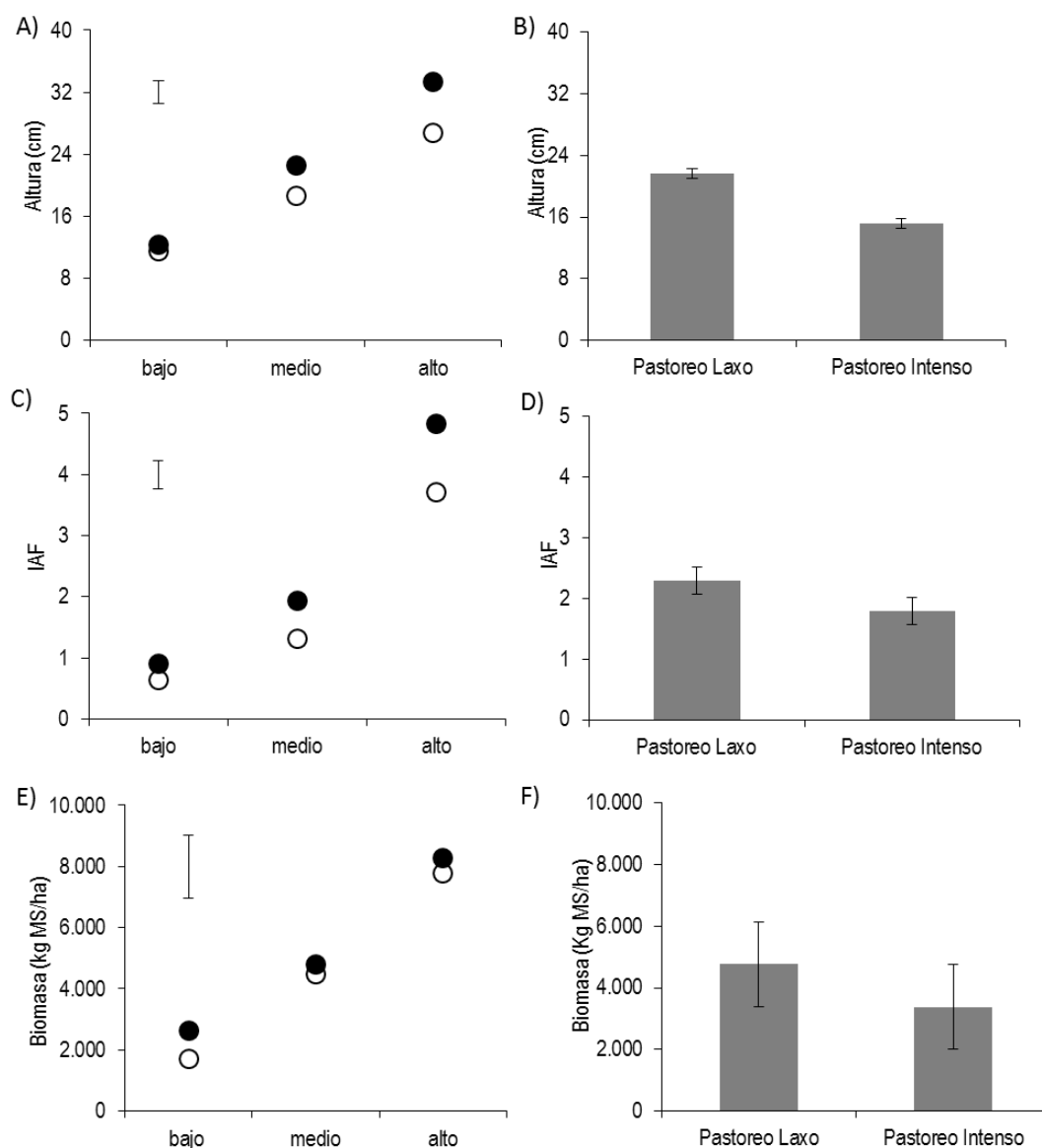


Figura N°6. Altura de la cubierta, Índice de Área Foliar (IAF) y biomasa, en noviembre en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL) , ●) en Septiembre y Octubre, en parches de alta, media y baja altura (A, C, E) y promedio ponderado de las parcelas (B, D, F). Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

3.4.EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO EN LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y RELACIONES ENTRE ESTAS

Las respuestas de las características estructurales (IAF, altura, biomasa aérea, largo del pseudotallo y porcentaje de lámina) de los 3 tipos de parches a las variaciones en la intensidad con que se pastoreó la pastura en primavera fueron dependientes del tipo de parche (Figura N° 6), es decir el efecto anidado del tratamiento al cual pertenecían los parches fue significativo. Los parches bajos fueron insensibles a los efectos de las variaciones en intensidad de pastoreo para todas las variables. En cambio, para IAF y altura, los parches medios y altos difirieron entre tratamientos, aunque no siempre de manera significativa ($p < 0,05$). De forma similar, los parches altos presentaron variaciones entre tratamientos en largo del pseudotallo y peso de macollos (Figura N°7) aunque no significativas ($p < 0,05$). Por el contrario, el porcentaje de lámina fue insensible a variaciones en intensidad de pastoreo y tipo de parche. Para las características ponderadas altura, IAF y biomasa (Figura N° 6 B), D) y F)), los valores fueron superiores para el tratamiento PL respecto del PI, pero no significativa ($p < 0,05$) para biomasa.

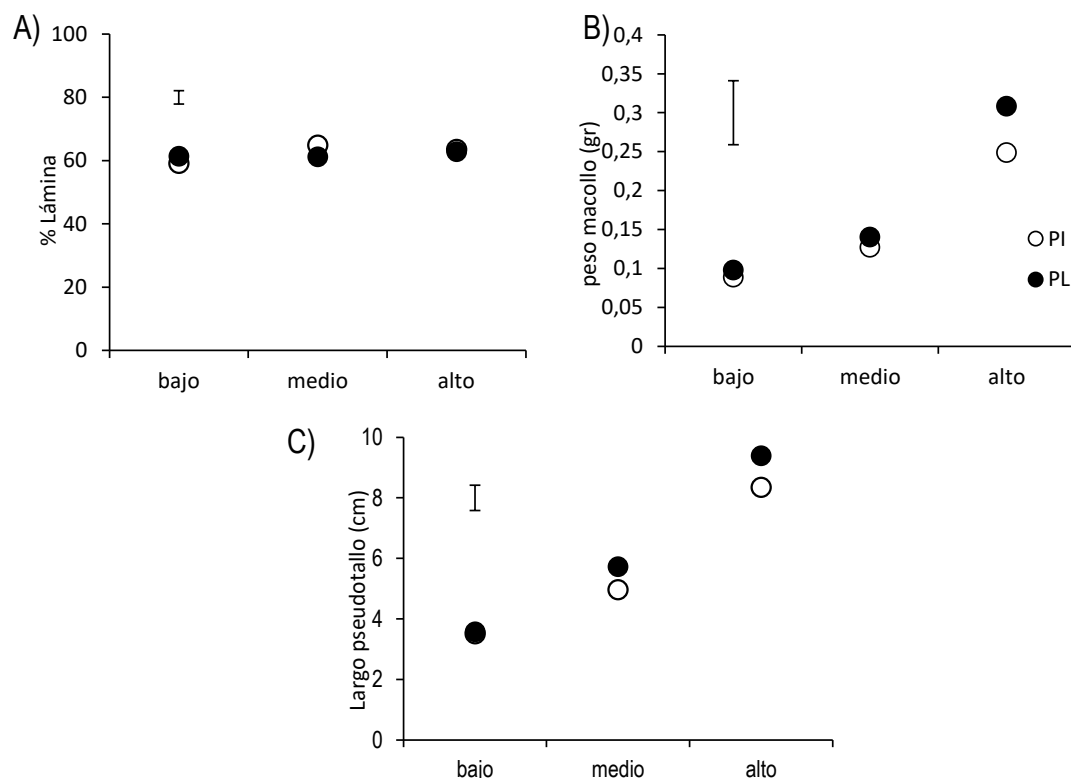


Figura N°7. Porcentaje de lámina(A), largo pseudotallo (B), peso de macollos en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL) , ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

IAF y altura aumentaron de forma significativa de parches bajos, a medios, a altos (Figura N° 6). Largo del pseudotallo y biomasa aérea también fueron mayores en parches altos que bajos. En general, estos aumentos en el orden parche bajo, a medio y a alto, fueron de menor magnitud en el tratamiento PI que en el tratamiento PL.

3.5. RELACIONES ENTRE VARIABLES

Las características estructurales de las pasturas para cada tipo de parche (Figura N° 8), no evidenciaron diferencias entre tratamientos en las

relaciones $\text{biomasa} \cdot \text{IAF}^{-1}$, $\text{biomasa} \cdot \text{altura}^{-1}$, y $\text{altura} \cdot \text{IAF}^{-1}$. La relación $\text{altura} \cdot \text{IAF}^{-1}$ fue menor en los parches altos que los parches medios y bajos.

En la figura N° 9 se muestran las relaciones entre las variables $\text{altura} \cdot \text{IAF}^{-1}$, $\text{IAF} \cdot \text{peso de macollos}^{-1}$, $\text{largo del pseudotallo} \cdot \text{altura}^{-1}$. Las 3 evidenciaron relaciones potencialmente lineales, y una única relación para ambos tratamientos, en cada caso, según el test de cociente de verosimilitudes de Wilks. Esto implica que los tratamientos de intensidad de pastoreo no generaron variaciones en la estructura vertical de la pastura, más allá de las variaciones en IAF y altura, vistas en la sección anterior.

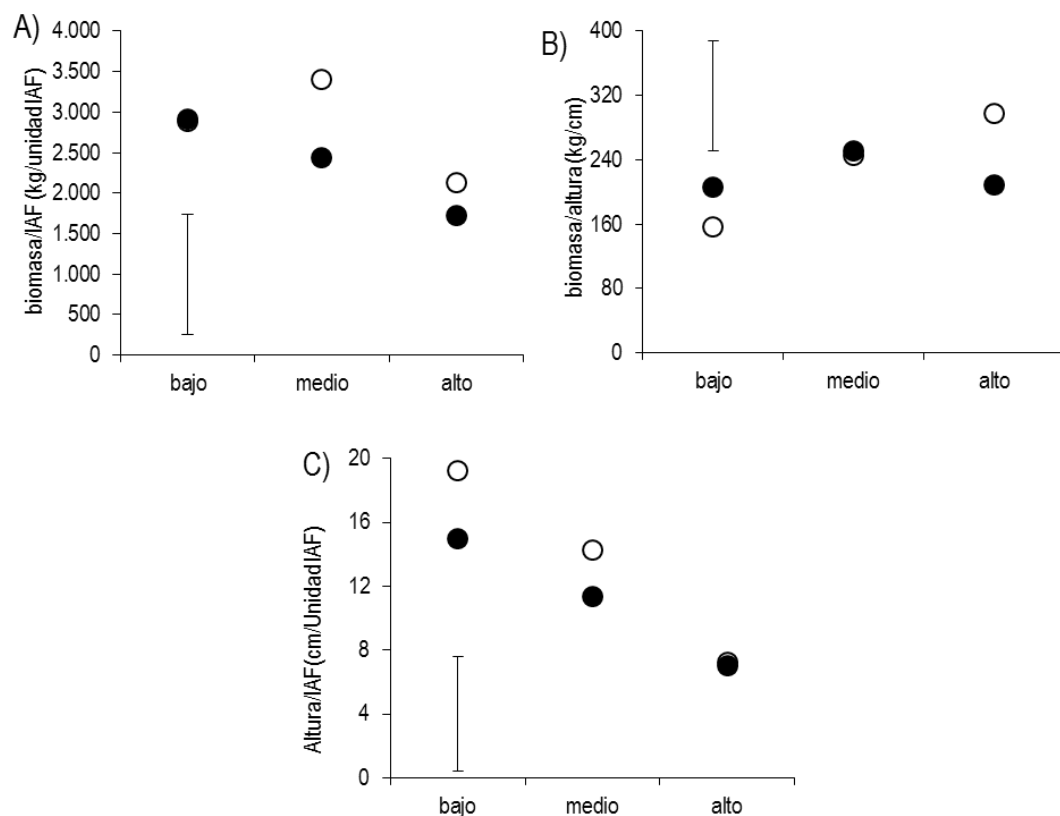


Figura N°8. Biomasa por unidad de Índice de Área Foliar (IAF) (A) y por cm de altura (B), y altura por unidad de IAF (C), en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a

alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

3.6. SUPERVIVENCIA EN FUNCION DEL TIPO DE PARCHE

Los valores promedio de porcentaje de supervivencia para cada parche variaron en un rango entre 27 y 61 % (Figura N°10). El gráfico muestra una tendencia a que el porcentaje de supervivencia de macollos sea mayor en parches medios y altos respecto de bajos. Pero las diferencias en esta variable no fueron significativas ($p < 0,05$) ni entre parches ni entre tratamientos para cada parche.

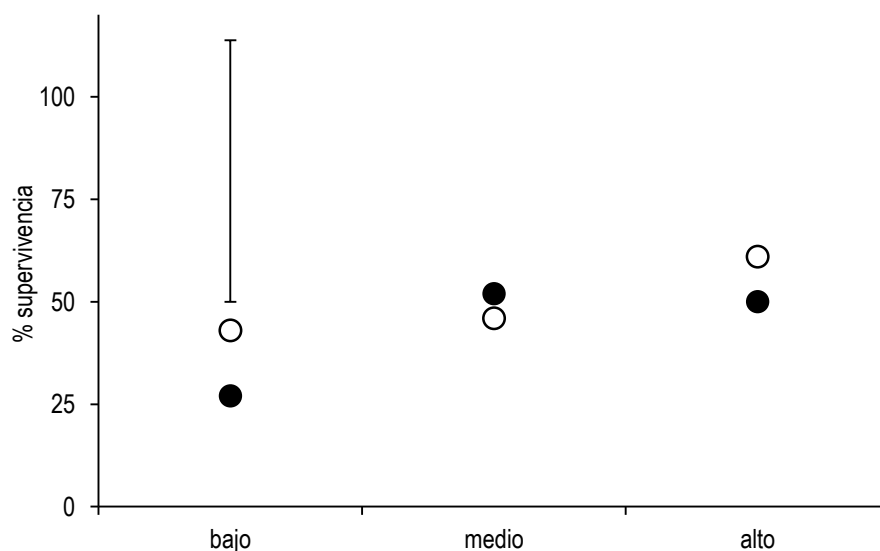


Figura N° 10. Porcentaje de supervivencia de macollos según tipo de parche (parche de alta, media y baja altura) en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

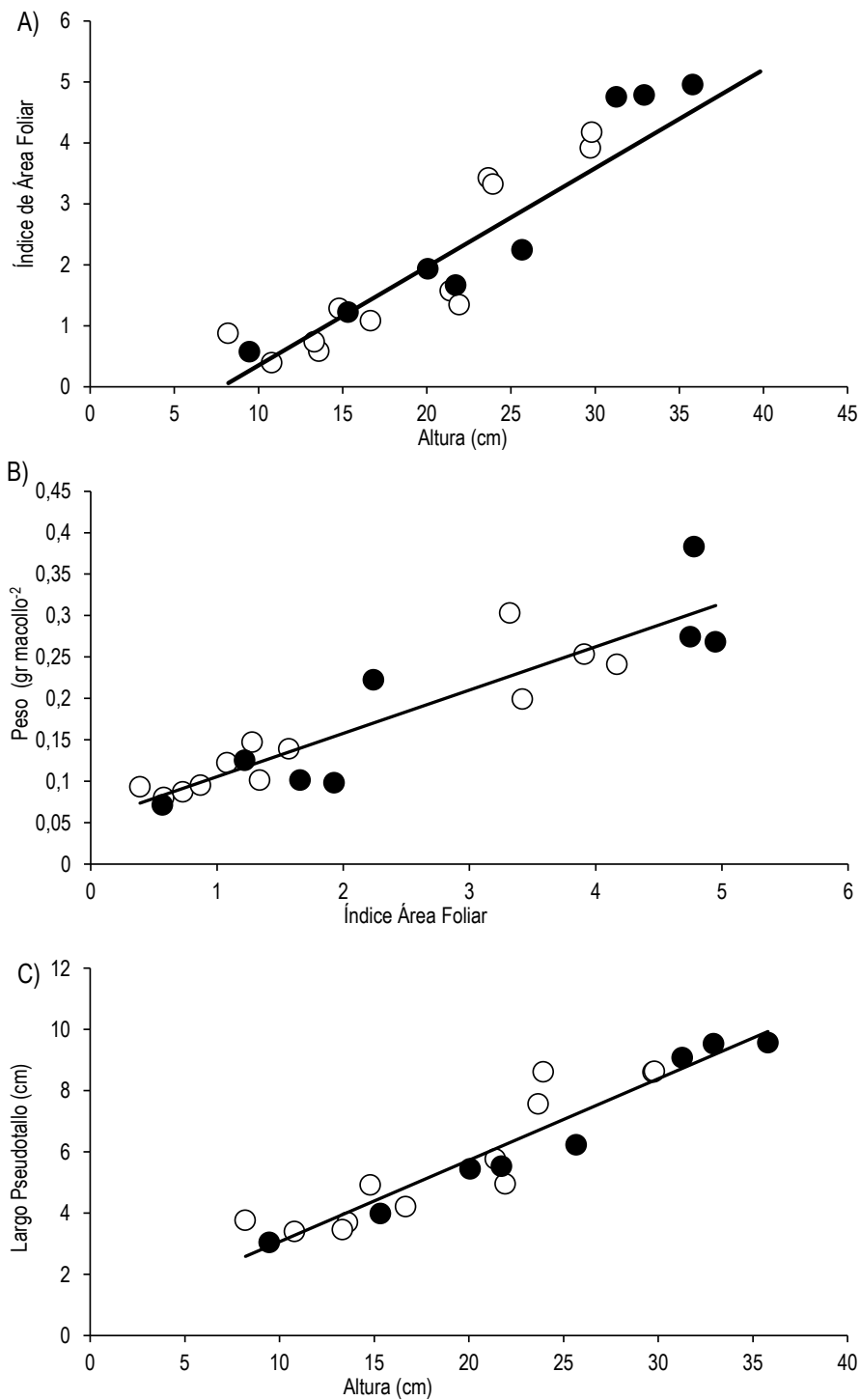


Figura N°9: Índice de Área Foliar (IAF) vs. altura de parche (A), peso de macollo vs. Índice de Área Foliar (B), largo de pseudotallo vs. altura de parche (C) en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas

remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL) , ●) en Septiembre y Octubre. Línea negra indica modelo de respuesta lineal. n= 1.

3.7. DINÁMICA POBLACIONAL

Como se puede ver en la Figura N°11 no existió efecto de la intensidad de pastoreo en primavera sobre la densidad de macollos en los distintos parches. Aunque no estadísticamente significativa al 5 % los parches medios de ambos tratamientos tuvieron más densidad de macollos que los parches altos y estos últimos que los bajos. La supervivencia estival de los macollos contabilizados en primavera, aunque tampoco estadísticamente significativa al 5 %, tendió a ser mayor en parches medios que en altos, y en estos últimos que en los parches bajos. A su vez tampoco hubo efecto del tratamiento sobre la supervivencia estival de macollos.

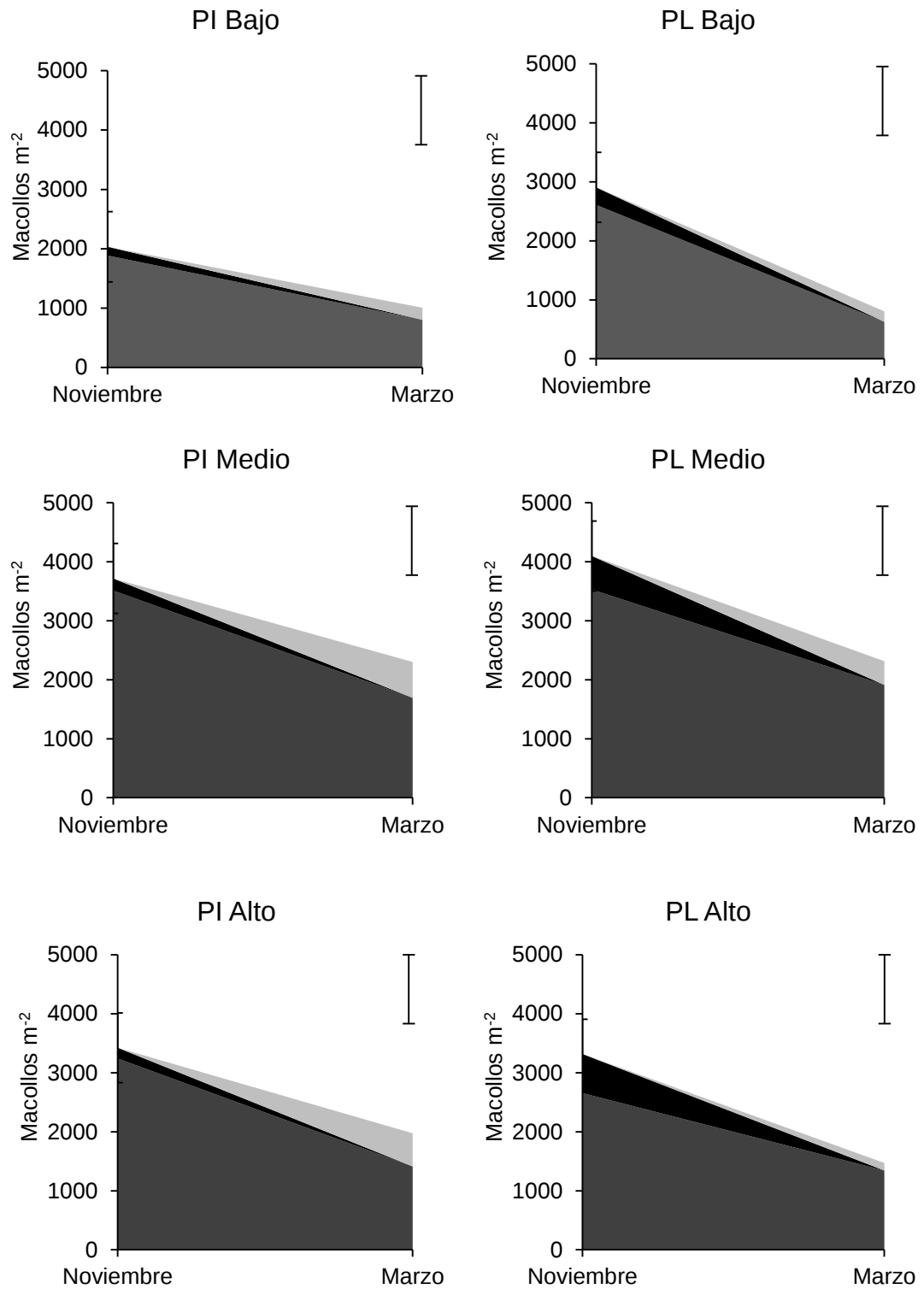


Figura N°11. Evolución de la densidad de tres cohortes de macollos en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en pasturas de festuca

pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI)) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL)) en Septiembre y Octubre. Cohorte negra: macollos reproductivos de primavera, Cohorte gris oscuro: macollos vegetativos de primavera, y cohorte gris claro: macollos producidos en verano.

En lo que respecta a la producción de macollos nuevos en el período de 90 días entre el conteo de noviembre de 2011 y marzo de 2012, existió una tendencia a tener una mayor producción de macollos el tratamiento PI para los tres tipos de parches tenga (Figura N°11). A su vez, aunque tampoco estadísticamente significativa al 5% parches medios tendieron a producir mas macollos que parches altos y estos últimos que los bajos. El efecto de los tratamientos y del tipo de parche sobre la supervivencia estival de los macollos primaverales y sobre la producción de macollos en los 90 días, trajo como consecuencia que a principios de marzo los parches medios tengan más densidad de macollos que los parches bajos, y que los parches altos tengan una densidad intermedia y no estadísticamente significativa al 5% entre estos últimos dos.

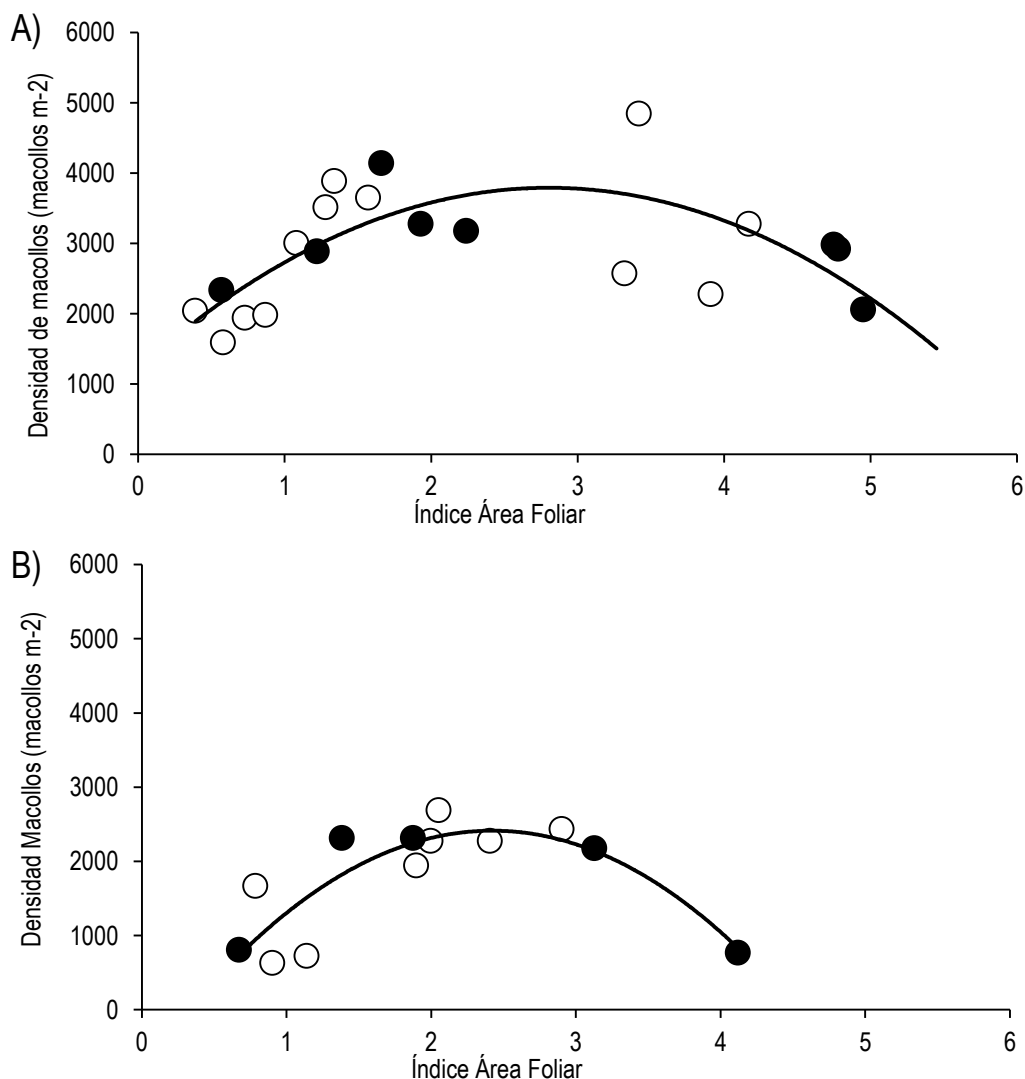


Figura N°12: Densidad de macollos en función del Índice de Área Foliar (IAF) en noviembre (A) y en marzo (B) en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso, ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo, ●) en Septiembre y Octubre. Línea negra indica modelo de respuesta cuadrática. n=1.

3.8.RELACIONES ENTRE IAF Y DINÁMICA POBLACIONAL

La relación entre IAF de los parches en primavera y densidad de macollos de los parches en primavera (Figura N° 12 A) se ajustó estadísticamente ($p < 0,05$) a un modelo de respuesta polinomial de segundo orden y no estadísticamente diferente ($p < 0,05$) para los dos tratamientos, PI y PL,

según el test de cociente de verosimilitudes de Wilks. En la medida que aumenta el IAF de parches bajos a medios, en ambos tratamientos el aumento en la densidad de macollos sigue una misma tendencia. De manera inversa a lo anterior, al continuar con los incrementos en IAF de parches medios a altos, la densidad de macollos sigue un mismo patrón de disminución para ambos tratamientos.

Para la relación IAF de otoño y densidad de macollos de otoño para los distintos parches de los 2 tratamientos (Figura N°12 B) el rango de variación en densidad de macollos se trasladó hacia niveles más bajos que en primavera. A su vez el rango de áreas foliares disminuyó al disminuir los valores máximos de IAF, de los parches altos. Al igual que para las respuestas primaverales en densidad de macollos ante variaciones en IAF entre parches en ambos tratamientos, en otoño el incremento de IAF trae una respuesta parabólica en la densidad de macollos, al pasar de valores de 0,5 a 2 de IAF, las densidades de macollos se incrementan de alrededor de 600 hasta 2500 macollos*m⁻², y esta respuesta se invierte al seguir aumentando el IAF.

En relación a la producción de macollos en el período estival (12/2011 – 02/2012) en función del IAF otoñal de cada parche (Figura N° 13) el tipo de respuesta que tiene un mejor ajuste es polinomial, aunque el modelo no ajuste de manera significativa ($p < 0,05$). Además no existen diferencias significativas entre los estimadores de los parámetros de los modelos polinomiales de los dos tratamientos, por lo que un único modelo polinomial explica la respuesta en densidad de macollos producidos en los 90 días ante variaciones de IAF entre parches en otoño. Por lo tanto la tendencia de la respuesta en producción de macollos en el período estival ante variaciones de IAF es parabólica e igual para los dos tratamientos.

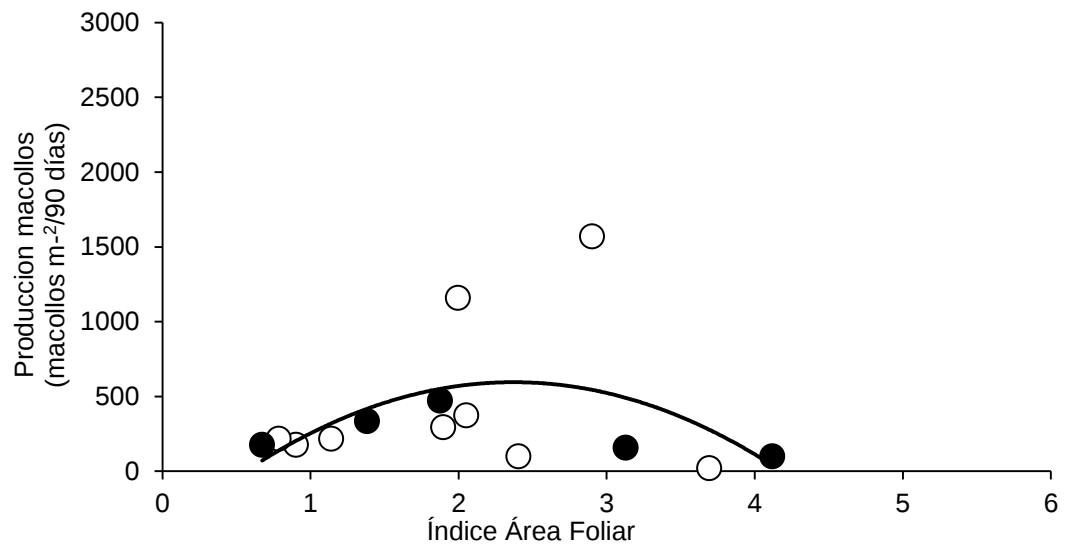


Figura N°13: Macollos producidos entre diciembre y febrero en relación al Índice de Área Foliar (IAF) de otoño, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Línea negra indica modelo de respuesta cuadrática.

Los valores porcentuales de supervivencia de macollos no presentaron un patrón de respuesta de ajuste estadístico significativo ($p < 0,05$) para las variaciones en IAF entre parches para ambos tratamientos (Figura N°14).

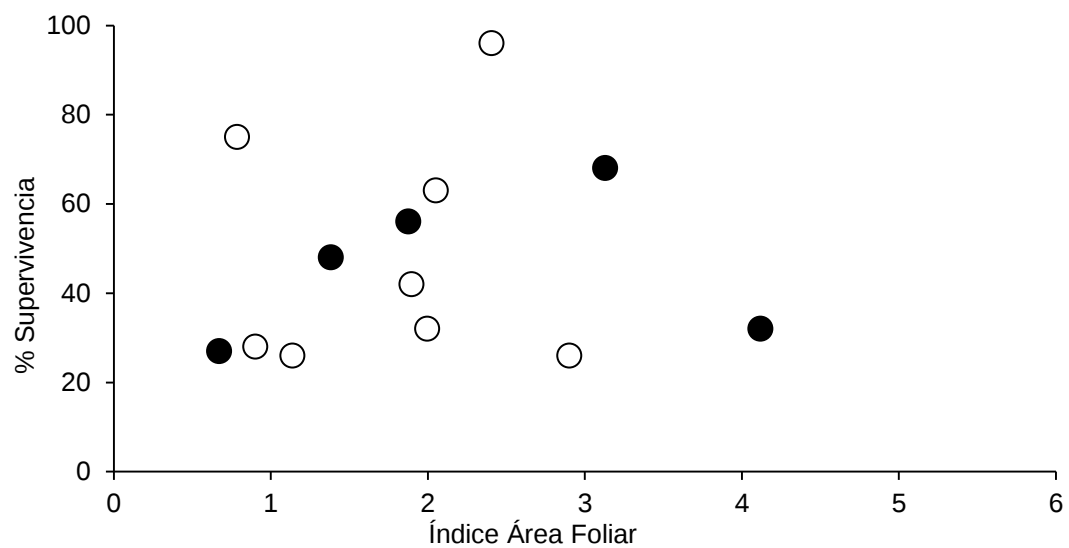


Figura N°14: Supervivencia de macollos entre el 5/11/2011 y el 15/03/2012 en relación al Índice de Área Foliar (IAF) de otoño, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL) , ●) en Septiembre y Octubre. n = 1.

4. DISCUSIÓN

4.1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA PASTURA POR EFECTO DEL MANEJO DEL PASTOREO.

Varios trabajos anteriores al que se presenta en este documento (Korte *et al.*, 1984, 1985, Korte 1986, Matthew *et al.*, 1989, Matthew, 1991a, 1992, Xia *et al.*, 1990, Xia 1991, Thom 1991, Hernández Garay *et al.*, 1993, 1997a, 1997b, Da Silva *et al.*, 2004) han evaluado el impacto del control de la densidad de inflorescencias con el manejo del pastoreo en primavera sobre la dinámica poblacional de las pasturas y su productividad y persistencia. Sin embargo, solamente Korte *et al.*, (1984) cuantificó la magnitud de los cambios en desarrollo reproductivo. Por lo tanto, en los trabajos restantes no se puede discernir en qué medida los resultados obtenidos son fruto de variaciones en densidad de inflorescencias o consecuencia de otras variaciones estructurales generadas por las distintas intensidades de pastoreo. En función de la propuesta de las hipótesis, se acepta la hipótesis 1.

El presente trabajo cuantifica que (i) diferencias en intensidad de pastoreo en primavera generaron diferencias en cantidad y proporción de inflorescencias, y también diferencias en IAF, altura, largo del pseudotallo y biomasa. Además, muestra que (ii) los efectos de intensidades de pastoreo diferenciales para estas variables estructurales fueron dependientes del tipo de parche en el que se midió la variable. Para los parches bajos, una mayor intensidad de pastoreo no generó diferencias en ninguna de las variables estructurales, mientras que para parches medios y altos una mayor intensidad de pastoreo generó variaciones en 5 de las 7 variables estructurales evaluadas.

Las relaciones entre variables, expuestas en las secciones 3.4. y 3.5. (Figura N°8 A), B) y C) y Figura N°10 A), B) y C)) para todos los parches y

tratamientos presentan un mismo comportamiento lineal y común. La variación entre estas relaciones continua y común para todos los parches y tratamientos permite usar la variable IAF como descriptor único de los cambios estructurales entre parches y tratamientos.

4.2. RECLUTAMIENTO PRIMAVERAL DE MACOLLOS

Al momento de estudiar el problema de persistencia de pasturas de especies templadas en ambientes subtropicales los esfuerzos han consistido en explorar la utilización de cultivares con endófitos (Wheatley *et al.*, 2003, Bouton *et al.*, 1993) o la utilización de materiales con dormancia estival (Anderson *et al.*, 1999, Nie y Norton 2009, Volaire *et al.*, 2009a, 2009b). Es escasa la investigación sobre manejo del pastoreo y persistencia estival en ambientes subtropicales.

La investigación desarrollada para incrementar la persistencia a través de manejo del pastoreo se ha llevado a cabo principalmente en *Lolium perenne* y *Trifolium repens* en ambientes templados (ej. Nueva Zelanda, Da Silva *et al.*, 2004). La lógica de manipular la intensidad de pastoreo en primavera para incrementar la densidad poblacional en pasturas perennes y por ende promover su persistencia surge de las observaciones o resultados anteriores que establecen que en primavera y verano, simultáneo a la etapa reproductiva de las pasturas, ocurre una alta tasa de recambio de macollos (Korte 1986, Matthew *et al.*, 1989). Estos trabajos han identificado que la recuperación de la densidad poblacional post-floración es clave para promover la persistencia de pasturas templadas, y que esta recuperación puede lograrse en gran medida a través de la imposición de medidas de manejo de la pastura (Bryant y L´Huillier 1986, Thom y Bryant 1993, Matthew *et al.*, 2013). Por ejemplo, en pasturas de raigrás perenne, eliminar el desarrollo de macollos reproductivos es clave para incrementar la densidad de macollos vegetativos en primavera, verano y otoño (Korte *et al.*, 1984,

1985, Korte 1986, Matthew *et al.*, 1989, Matthew, 1991a, 1992, Xia *et al.*, 1990, Xia 1991, Thom 1991, Hernández Garay *et al.*, 1993, 1997a, 1997b, Da Silva *et al.*, 2004). Este trabajo contribuye con conocimiento novedoso acerca de la respuesta a medidas de manejo en fines de invierno/principios de primavera para festuca en un ambiente subtropical.

Los experimentos que reportan una variación en cantidad de macollos reproductivos por unidad de área fruto de distintas medidas de manejo de la pastura en primavera (Korte *et al.*, 1985; Hernández Garay *et al.*, 1993) reportan también una rápida variación en cantidad de macollos vegetativos. En esos casos los tratamientos con menos inflorescencias post pastoreo son aquellos donde se encuentra la mayor cantidad de macollos vegetativos previo al inicio de verano. Matthew (2002) atribuye este fenómeno de incremento en la densidad poblacional al beneficio en crecimiento y macollaje de macollos vegetativos que genera la supresión del desarrollo y crecimiento de los macollos reproductivos al ser decapitados por el pastoreo. La menor cantidad de inflorescencias en los tres tipos de parche en el tratamiento de pastoreo intenso, a 30 días de finalización de los pastoreos, no trajo aparejado ninguna variación de significancia en la densidad de macollos vegetativos, si bien las tendencias fueron a disminuir en parches bajos e incrementarse en altos. Son varias las causas posibles para explicar esta falta de respuesta generalizada en aumento de densidad de macollos fruto del control de la floración a través de una mayor intensidad de pastoreo. El período post-control de la floración en que se podría esperar un aumento en la densidad poblacional transcurrió con elevadas cantidades de horas con temperaturas por encima de los 25 °C (Cuadro N° 2), y en condiciones de estrés hídrico moderado (Cuadro N° 3). En estas situaciones, no solo el macollaje disminuye (Korte y Chu 1983, Matthew *et al.*, 2000) sino que también hay un incremento en la mortandad de macollos recientemente reclutados (Thom *et al.*, 1998). Dada la variación en tamaño de los macollos

de los distintos parches muestreados a mediados de noviembre (Figura N° 7) podemos asumir que los posibles macollos reclutados en esos 30 días previos fueran de distinto tamaño para los distintos parches. Macollos de parches bajos, con menor tamaño, son más susceptibles a morir en tales condiciones ambientales (Hoen 1968, Ong *et al.*, 1978).

4.3. ESTRATEGIA DE FESTUCA PARA PERSISTIR

Al interpretar los resultados obtenidos en este trabajo cabe pensar en la estrategia que emplea festuca para persistir. ¿Esta estrategia se ve favorecida por el pastoreo intenso en primavera? Como se mencionó anteriormente, la mayoría de los antecedentes en estrategias de manejo de la pastura en primavera para incrementar la densidad poblacional se ha desarrollado en ryegrass perenne (Edwards y Chapman, 2011). Esta especie, además de tener una mayor tasa de macollaje que festuca (Hume y Brock, 1997) debida a una mayor tasa de aparición de hojas y un mayor site filling (Norris 1982, Kemp *et al.*, 2001), tiene un mayor porcentaje de reclutamiento de macollos reproductivos (Gastal y Matthew 2005, Matthew *et al.*, 1993). Aumentar la intensidad de pastoreo al momento de floración podría tener como consecuencia resultados distintos en variaciones de densidad poblacional en ambas especies.

Matthew *et al.*, (1993) presentan evidencias de que frente la imposición de iguales medidas de manejo en la etapa reproductiva de pasturas de ryegrass perenne y festuca, 10 y 3 cm de altura remanente en pastoreo rotativo, las pasturas que se obtienen como resultado de estos manejos presentan una estructura poblacional distinta entre especies. Al aumentar la intensidad de pastoreo en ambas especies la disminución en proporción de inflorescencias es de igual magnitud porcentual. Sin embargo al momento de la floración la participación de los macollos vegetativos producidos antes de esta es de 31% (10 cm altura remanente) y 39 % (3 cm altura remanente) para ryegrass

perenne, mientras que para festuca es de 87 % y 89 % respectivamente. En cuanto a los macollos producidos post-floración, la contribución que hacen en diciembre los macollos vegetativos producidos de los reproductivos es: en raigrás perenne de un 57 % (10 cm altura post-pastoreo) y un 37 % (3 cm altura post-pastoreo) mientras que para festuca es de 7,8 % (10 cm altura post-pastoreo) y 3,4 % (3 cm altura post-pastoreo). De estos antecedentes se desprende que para festuca la densidad de macollos en primavera es poco sensible a la imposición de medidas de manejo para generar variaciones, y a principios de verano la población de macollos vegetativos estará principalmente constituida por macollos vegetativos generacionalmente previos al reclutamiento primaveral de macollos.

En este antecedente nos apoyamos con la información de este experimento, con estas condiciones edafoclimáticas, para afirmar que el control de la floración en un cultivar continental de festuca por medio del aumento de la intensidad de pastoreo en primavera tiene pocas posibilidades de generar *per se* nuevos macollos vegetativos en primavera/verano.

4.4. SUPERVIVENCIA ESTIVAL DE MACOLLOS.

Para que una pastura persista en el tiempo, es decir para que la población de unidades de crecimiento de la especie se prolongue en el tiempo, debe ocurrir un continuo reclutamiento de nuevos individuos (macollos) y la tasa de supervivencia de los mismos debe ser mayor que la tasa de muerte (Matthew *et al.*, 2000). Para varias especies de gramíneas templadas, la primavera es un momento de elevadas tasas de recambio de macollos (Matthew *et al.*, 2013) donde, a su vez, estas tasas se ven condicionadas por la dinámica de floración. En cuanto a festuca, lograr incrementar la supervivencia estival parece tener un rol clave en el mantenimiento de la población de puntos de crecimiento dado que es el momento del año donde ocurren las mayores tasas de muerte de individuos (Scheneiter y Améndola,

2012). Sin embargo, no existen evidencias de estrategias de manipulación de la supervivencia estival de esta especie a través de la imposición de medidas de manejo en primavera.

Para el caso de pasturas de *Lolium perenne* en condiciones templadas, un aumento de la supervivencia estival de macollos se logra a través de una mayor intensidad de pastoreo en primavera, la cual genera además una disminución en la presencia de estructuras reproductivas (Korte *et al.*, 1985, L'Huillier 1987, Hernández Garay *et al.*, 1993). Los macollos reproductivos compiten ventajosamente por recursos frente a los macollos vegetativos (Ong *et al.*, 1978, Colvill y Marshall 1984) reduciendo la supervivencia de los mismos (Ong *et al.*, 1978; Korte *et al.*, 1984). La remoción de los macollos reproductivos favorecería a los macollos vegetativos adyacentes en la competencia por recursos promoviendo su supervivencia (Matthew, 2002). Por el contrario, la supervivencia estival de macollos vegetativos en las pasturas de festuca de este experimento no fue promovida por una mayor intensidad de pastoreo a través de la remoción de las estructuras reproductivas para ninguno de los parches.

Además de no evidenciar diferencias en supervivencia de macollos vegetativos entre tratamientos de intensidad de pastoreo, tampoco se evidenciaron diferencias en supervivencia en macollos vegetativos fruto del tipo de parche en que fue cuantificada la dinámica poblacional. Cabría esperar diferencias en supervivencia entre parches dadas las diferencias en tamaño de macollos entre parches bajos y medios y altos. Tal relación entre tamaño de macollo y supervivencia estival ya ha sido puesta en evidencia por (Hoen 1968, Ong *et al.*, 1978). Encontramos en el ambiente edafoclimático en que se desarrolló el experimento una probable explicación a la falta de efecto del tamaño y de la presencia de macollos reproductivos sobre la supervivencia estival. En este experimento el 85 % de los parches

tuvieron una supervivencia entre 0,26 – 0,68. Estos valores de supervivencia son sustancialmente más bajos que para Korte *et al.*, (1984) (0,57-0,92) y Bahmani *et al.*, (2001) (0,58-0,98) en *Lolium perenne*, y que para festuca (Scheneiter y Améndola, 2012) (0,57 – 0,95). Coincidentemente la combinación de elevadas temperaturas con Índice de Bienestar Hídrico severo, determinaron que el ambiente en el cual ocurrió el período experimental fue particularmente severo. Por un lado ante valores de temperatura de suelo elevados se puede ver afectada la densidad de macollos en pasturas de especies invernales (Stringer *et al.*, 1981, Xu y Huang 2001a, 2001b), así como también debido a estreses hídricos (Horst *et al.*, 1978, Volaire *et al.*, 1998). Y esta combinación de estreses puede generar más complicaciones fisiológicas que cuando ocurren estrés hídrico o por calor por separado (Jiang y Huang 2000, 2001, Du *et al.*, 2008). Por lo tanto atribuimos a las características ambientales extremas del verano en que se realizó el experimento la falta de respuesta estadísticamente significativa en supervivencia frente a la heterogeneidad en tamaño de macollos y respecto a la remoción de estructuras reproductivas en primavera. En base a la propuesta de la hipótesis dos, contrastada con los resultados aquí discutidos, el trabajo rechaza esta hipótesis.

Las variantes en dinámica poblacional que presentaron los distintos parches, se asocian a las distintas estructuras vegetativas que estos parches presentaron. Claramente si manejamos una pastura de festuca bajo pastoreo, a distintas estructuras objetivo, en el decir de distintos IAF o alturas, vamos a lograr pasturas con distinto tamaño y densidad de macollos (Cordero 1996, Assuero 1998). De forma clara se visualiza en este tamaño que valores de IAF de entre 2 y 3 van a generar pasturas de alrededor de 3500 macollos en noviembre, y 2800 en marzo.

La remoción de área foliar por medio del pastoreo, o el mantener a la pastura a distintas estructuras objetivo, también por medio del pastoreo, tiene efectos sobre otro tipo de variables relacionadas a las condiciones microclimáticas de la pastura. Pasturas mantenidas a valores de IAF por debajo de 2, van a presentar en la base de los macollos una relación de radiación de longitud de onda en el rango del rojo sobre radiación de longitud de onda en el rango del rojo lejano mayor que pasturas con estructuras con IAF mayores a 2. La variación en esta relación trae aparejado cambios en la morfología de las plantas, y en las pasturas una mayor relación promueve el macollaje, mientras que una menor relación en la base de las plantas, fruto de estructuras vegetales que sombrean las bases de las plantas, no promoverá el macollaje (Casal *et al.*, 1985). Por otra parte este tipo de variantes estructurales incide sobre los regímenes térmicos a nivel del suelo o por debajo de este, e incide en la dinámica poblacional de las pasturas, al afectar la sobrevivencia y el crecimiento (Stringer *et al.*, 1981, Malinowsky *et al.*, 2003, Jones *et al.*, 2015). En lo que respecta a la hipótesis 3, el trabajo acepta esta hipótesis.

5. CONCLUSIONES

Este estudio, bajo las condiciones agroclimáticas descritas, y para un cultivar templado de *Festuca arundinacea*, no halló evidencias de que la remoción de inflorescencias a fines invierno/principios de primavera por medio de elevada intensidad de pastoreo genera por sí misma cambios de significancia en la dinámica primavero-estival de macollos. La densidad poblacional de la pastura en primavera-verano sí se ve modificada por la intensidad de pastoreo a fines invierno/principios de primavera a través de cambios que dicho manejo determina en el IAF de la pastura; específicamente, las mayores densidades de macollos se observaron a IAFs de entre 2 y 3. Por lo tanto, el análisis de las variaciones en dinámica de macollos en primavera enfocado en la heterogeneidad de la estructura de la pastura en términos de variaciones de altura e IAF podría permitir modular la persistencia de pasturas de festuca.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Agnusdei MG, Assuero SG, Fernández Grecco RC, Cordero JJ, Burghi VH. 2007. Influence of sward condition on leaf tissue turnover in tall fescue and tall wheatgrass swards under continuous grazing. *Grass and Forage Science*. 62(1): pp 55 - 65.
- Alberda T, Sibma L. 1982. The influence of length of growing period, nitrogen fertilization and shading on tillering of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Netherlands Journal of Agricultural Science*. 30(2): pp 127 - 135.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 1998. Crop evapotranspiration- Guidelines for computing crop water requirements. En: *FAO Irrigation and drainage paper 56*. Rome. FAO. 300(9)1: pp D05109.
- Anderson MW, Cunningham PJ, Reed KFM, Byron A. 1999. Perennial grasses of Mediterranean origin offer advantages for central western Victorian sheep pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 39(3): pp 275 - 284.
- Assuero SG. 1998 Mediterranean and temperate tall fescues: Physiological and morphological responses to water deficit, and the effect of nitrogen on winter and early spring field performance under grazing. Ph. D. Thesis. Massey, Nueva Zelanda. Institute of Natural Resources, College of Sciences, Massey University.
- Bahmani ER, Thom C, Matthew C, Lemaire G. 2001. Effect of nitrogen fertilizer on reproductive tiller development in perennial ryegrass. En: *International Grassland Congress (19°, 2001, Brasil)*. Proceedings. Piracicaba, Brasil: FEALQ. pp 39 – 40
- Bahmani I. 1999. Tiller dynamics and leaf growth processes of the perennial ryegrass cultivars "Ellett" and "Grasslands Ruanui" as influenced by environmental factors: a Ph. D. Thesis. Massey, New Zealand. Institute of Natural Resources, College of Sciences, Massey University. 190p.

- Bartholomew PW, Burner DM, West CP. 2013. Productivity and Persistence of Summer-Active and Summer-Dormant Tall Fescue Cultivars in the Southern Great Plains. *Forage and Grazinglands*, 11(1): pp 0-0.
- Berone GD, Lattanzi FA, Colabelli MR, Agnusdei MG. 2007. A comparative analysis of the temperature response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: Intrinsic and size-mediated effects. *Annals of Botany*, 100(4): pp 813 - 820.
- Bouton JH, Gates RN, Belesky DP, Owsley M 1993. Yield and persistence of tall fescue in the southeastern Coastal Plain after removal of its endophyte. *Agronomy Journal* 85(1): pp 52 - 55.
- Brock JL, Hay RJM. 1993. An ecological approach to forage management. En: International Grassland Congress (17°, 1993, Nueva Zelandia) Proceedings. Palmerston North, Nueva Zelandia: New Zealand Grassland Association. pp 837 - 842.
- Bryant AM, L'Huillier PJ. 1986. Better use of pastures. In: Ruakura Farmer's Conference (°38, 1986, Ruakura) Proceedings. Ruakura. pp 43 - 51.
- Cardozo G, Uribe E, Chilibroste P. 2010. Evaluación de indicadores de sustentabilidad en sistemas pastoriles de producción de leche en el litoral oeste del Uruguay. *Revista Argentina de Producción Animal*. 30(1): pp 153 - 155.
- Carrow RN. 1996. Drought avoidance characteristics of diverse tall fescue cultivars. *Crop Science*. 36(2): pp 371 - 377.
- Casal JJ, Sanchez RA, Deregibus VA. 1987. Tillering response of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38(9): pp 1432 - 1439.
- Chapman DF, Clark DA, Land CA, Dymock N. 1984. Leaf and tiller or stolon death of *Lolium perenne*, *Agrostis* spp. and *Trifolium repens* in set stocked and rotationally grazed hill pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 27(3): pp 303 - 312.

- Chilibroste P, Meikle A, Mattiauda DA, Bentancur O, Soca P, 2010. The American Holstein Dairy Cow During Early Lactation: Grazer or Browser?. En: An overview of research and pastoral-based system in the Southern part of South America (1°, 2010, Tandil, República Argentina). Proceedings. Tandil, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. pp 154 – 167.
- Cid MS, Ferri CM, Brizuela MA, Sala O. 2008. Structural heterogeneity and productivity of a tall fescue pasture grazed rotationally by cattle at four stocking densities. *Grassland science*. 54(1): pp 9 - 16.
- Cid MS, Brizuela MA. 1998. Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*. pp 644 - 649.
- Colabelli M, Agnusdei M, Mazzanti A, Labreveux M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. *Boletín técnico*, N° 148. 15 p.
- Colvill KE, Marshall C. 1984. Tiller dynamics and assimilate partitioning in *Lolium perenne* with particular reference to flowering. *Annals of Applied Biology*. 104(3): pp 543 - 557.
- Cordero, J.J. 1996. Dinámica del crecimiento y eficiencia de utilización de una pastura de *Festuca arundinacea* Schreb. Bajo pastoreo continuo de ovinos. Tesis Magister Scientiae. Balcarce, Argentina. Escuela de Postgrado en Producción Animal. Unidad Integrada Balcarce. 81 p.
- Cruz G, Munka G, Pedocchi R. 2000. Caracterización agroclimática de la región litoral centro oeste de la República Oriental del Uruguay. *Agrociencia Uruguay*. 4(1): pp 87 - 92.
- Da Silva SC, Hodgson J, Matthew C, Matthews PNP, Holmes CW. 2004. Herbage production and animal performance on perennial rygrass/white clover pastures under alternative spring grazing managements. *Journal of Agricultural Science*. 142(1): pp 97 - 108

- Du, H., Wang, Z., y Huang, B. (2008). Differential responses of tall fescue and zoysiagrass to heat and drought stress. *Acta Horticulturae*. 783: pp 207 - 214.
- Edwards GR, Chapman DF. 2011. Defoliation management and persistence. *Pasture Persistence – Grassland Research and Practice Series 15*: pp 39 – 46.
- Ervin EH, Koski AJ. 1998. Drought avoidance aspects and crop coefficients of kentucky bluegrass and tall fescue turfs in the semiarid west. *Crop Science*. 38(3): pp 788 - 795.
- Formoso F. 2010. *Festuca arundinacea*, manejo para producción de forraje y semillas. Serie Técnica INIA 182. Uruguay. 200 p.
- Gastal F, Matthew C. 2005. Long-term tiller population dynamics in sward grasses with contrasting persistence strategy. En: O'Mara F.P. (ed.) XX International Grasslands Congress, (20°, 2005, Dublin, Ireland): Offered papers. Wageningen, the Netherlands: Wageningen Academic Publishers. 203 pp.
- Hannaway DB, Daly C, Halbleib MD, James D, West CP, Volenec JJ, Chapman D, Li X, Cao W, Shen J, Shi X, Johnson S. 2009. Development of suitability maps with examples for the United States and China. En: Fribourg HA, Hannaway DB, West CP, (Eds). *Tall Fescue for the Twenty-first Century*. Madison, Wisconsin. (Agronomy Monograph; N° 53). ASA, CSSA, SSSA. pp 33 - 47.
- Hernández Garay A, Hodgson J, Matthew C. 1997a. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures: 1. Tissue turnover and herbage accumulation. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 40(1): pp 25 - 35.
- Hernández Garay A, Matthew C, Hodgson J. 1997b. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures. 2. Tiller and growing point densities and population dynamics. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 40(1): pp 37 - 50.

- Hernández Garay A, Hodgson J, Matthew C. 1993. Spring grazing management and tiller dynamics in a ryegrass/white clover pasture. En Proceedings of the New Zealand Grassland Association . 55(133): pp 133 - 136.
- Hoen K. 1968. The effect of plant size and developmental stage on summer survival of some perennial grasses. Animal Production Science, 8(31): pp 190 - 196.
- Horst GL, Nelson CJ, Asay KH. 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotype. Crop Science.18(5): pp 715 - 719.
- Hume DE, Brock JL. 1997. Morphology of tall fescue (*Festuca arundinacea*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*) plants in pastures under sheep and cattle grazing. Journal of Agricultural Science. 129(1): pp 19 - 31.
- Illius AW, Wood-Gush DGM, Eddison JC. 1987. A study of the foraging behaviour of cattle grazing patchy swards. Biology of Behaviour. pp 12 – 33.
- INASE (Instituto Nacional de Semillas). 2015. Estadísticas. Estadística de semillas. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. <http://www.inase.org.uy/Sitio/Estadisticas/Default.aspx>
- INUMET (Instituto Uruguayo de Meteorología). 2015. Estadísticas climatológicas. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/tablasEstadisticas>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change: Mitigation of Climate Change. En: Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Metz B, Davidson OR, Bosch PR, Dave R, Meyer LA, (Eds). (Cambridge, UK). Cambridge Univ Press. 851 pp.
- Jiang Y, Huang B. 2001. Physiological responses to heat stress alone or in combination with drought: A comparison between tall fescue and perennial ryegrass. HortScience. 36(4): pp 682 - 686.

- Jiang Y, Huang B. 2000. Effects of drought or heat stress alone and in combination on Kentucky bluegrass. *Crop Science*. 40(5): pp 1358 - 1362.
- Johns GG. 1978. Transpirational, Leaf Area, Stomatal and Photosynthetic Responses to Gradually Induced Water Stress in Four Temperate Herbage Species. *Australian Journal of Plant Physiology*. 5(2): pp 113 – 125
- Jones G. 2015. Orchardgrass die-off: How harvest management and heat stress may be reducing the persistence of orchardgrass hay stands. *Crops and Soils*. 48(3): pp 4 - 8.
- Kemp PD, Tavakoli H, Hodgson J. 2001. Physiological and morphological responses of tall fescue and perennial ryegrass to leaf defoliation. En: *10th Australian Agronomy Conference*. (°29, 2001, Hobart, Tasmania). Proceedings. Hobart, Tasmania. Agronomy Society of Australia. pp 1600 - 1730.
- Korte CJ. 1986: Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards. 2. Seasonal pattern of tillering and age of flowering tillers with two mowing frequencies. *New Zealand journal of agricultural research*. 29(4): pp 629 - 638.
- Korte CJ, Watkin BR, Harris W. 1985. Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards 1. Effect of cutting treatments on tiller appearance and longevity, relationship between tiller age and weight, and herbage production. *New Zealand journal of agricultural research*. 28(4): pp 437 - 447.
- Korte CJ, Watkin BR, Harris W. 1984. Effects of the timing and intensity of spring grazings on reproductive development, tillering, and herbage production of perennial ryegrass dominant pasture. *New Zealand journal of agricultural research*. 27(2): pp 135 - 149.

- Korte CJ, Chu ACP. 1983. Some effects of drought on perennial ryegrass swards. Proceedings of the New Zealand Grassland Association. 44: pp 211 - 216.
- Labreveux ME. 1998. Caracterizacion de la produccion de forraje y de la morfogenesis de ocho especies de gramineas forrajeras de la Pampa humeda argentina. Tesis Magister Scientiae. Balcarce, Argentina. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. 146p
- Lafarge M. 2006. Reproductive tillers in cut tall fescue swards: differences according to sward age and fertilizer nitrogen application, and relationships with the local dynamics of the sward. Grass and Forage Science. 61(2): pp 182 - 191.
- Lemaire G. 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps. Effets des facteurs climatiques. Thèse Doctorat és Sciences Naturelles. Caen, France. Université de Caen, 138p.
- L'Huillier PJ. 1987. Tiller appearance and death of *Lolium perenne* in mixed swards grazed by dairy cattle at two stocking rates. New Zealand journal of agricultural research. 30(1): pp 15 – 22.
- Malinowski DP, Pinchak WE. 2015. Summer dormancy trait as a strategy to provide perennial cool-season grass forage alternatives in southern latitude environments affected by climate change. Agronomy Journal. 107(4): pp 1227 - 1234.
- Malinowski DP, Hopkins AA, Pinchak WE, Sij JW, Ansley RJ. 2003. Productivity and survival of defoliated wheatgrasses in the Rolling Plains of Texas. Agronomy Journal. 95(3): pp 614 - 626.
- Marriott CA, Carrere P. 1998. Structure and dynamics of grazed vegetation. In Annales de Zootechnie. 47: pp 359 - 369.
- Matthew C, Agnusdei MG, Assuero SG, Sbrissia AF, Scheneiter O, Da Silva SC. 2013. State of knowledge in tiller dynamics. En: International

- Grassland Congress, Proceedings of the (°22, 2013, Sydney, Australia) Proceedings. Sydney, Australia: New South Wales Department of Primary Industry. pp 1041 - 1044.
- Matthew C. 2002. Translocation from flowering to daughter tillers in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Crop and Pasture Science. 53(1): pp 21 - 28.
- Matthew C, Assuero SG, Black CK, Sackville Hamilton NR. 2000. Tiller dynamics of grazed swards. En: Lemaire G, Hodgson J, Moraes A, Nabinger C, Carvalho PCF. (Eds.). Grassland ecophysiology and grazing ecology. Curitiba. CABI Publishing. pp 109 - 133.
- Matthew C, Lemaire G, Hamilton NS, Hernandez-Garay, A. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. Annals of Botany, 76(6): pp 579 - 587.
- Matthew C, Black CK, Butler BM. 1993. Tiller dynamics of perennation in three herbage grasses. En: International Grassland Congress (17°, 1993, New Zealand) Proceedings. Palmerston North, New Zealand: New Zealand Grassland Association. 1: pp 141 - 143.
- Matthew C. 1992. A study of seasonal root and tiller dynamics in swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). PhD Thesis. Palmerston North, New Zealand. Massey University. 110p
- Matthew C, Chu ACP, Hodgson J, Mackay AD. 1991b. Early summer pasture control: what suits the plant?. Proceedings of the New Zealand Grassland Association. 53: pp. 73 - 77.
- Matthew C. 1991a. "Late Control"—what is it, and why should it work?. Dairyfarming annual. 43: pp 37 - 42.
- Matthew C, Xia JX, Hodgson J, Chu ACP. 1989. Effect of late spring grazing management on tiller age profiles and summer–autumn pasture growth rates in a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) sward. En: International Grassland Congress, (°16, 1989 Nice, France). Proceedings. Versailles, France. AFPP. pp 521 - 522

- Mattiauda DA, Chilibroste P, Bentancur O, Soca P. 2009. Intensidad de pastoreo y utilización de pasturas perennes en sistemas de producción de leche:¿ Que niveles de producción permite y que problemas contribuye a solucionar. En: Jornadas Uruguayas de Buiatría.(°37, 2009, Paysandú, Uruguay) Proceedings. Paysandú, Uruguay. pp 96 - 110.
- Mazzanti A, Arosteguy JC. 1985. Comparación del rendimiento estacional de forraje de cultivares de Festuca arundinacea Schreb. Revista Argentina de Producción Animal. 5(11-12): pp 691 - 697.
- McCallum MH, Kirkegaard JA, Green TW, Cresswell HP, Davies SL, Angus JF, Peoples MB. 2004. Improved subsoil macroporosity following perennial pastures. Animal Production Science. 44(3): pp 299 - 307.
- MGAP DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2014. Producción [En línea]. En: Estadísticas Agropecuarias. Estadísticas del sector agropecuario 2014. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). Consultado en 15/09/2015. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/portal/hgxpp001.aspx?7,5,104,O,S,0,MNU;E;39;12;MNU;MGAP->
- Milne GD. 2011. Can pasture persistence be improved through the use of non-ryegrass species? Pasture Persistence – Grassland Research and Practice Series 15: pp 157 - 162.
- Molfino JH, Califra A. 2001. Agua disponible de las tierras del Uruguay. Segunda aproximación. Uruguay. MGAP. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. http://www.cebra.com.uy/renare/wp-content/files_mf/1376398534Agua_disponible.pdf
- Nie Z, Norton MR. 2009. Stress tolerance and persistence of perennial grasses: the role of the summer dormancy trait in temperate Australia. Crop Science. 49(6): pp 2405 - 2411.

- Norris IB. 1982. Soil moisture and growth of contrasting varieties of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca* species. Grass and Forage Science. 37(4): pp 273 - 283.
- Ong CK, Marshall C, Saoar GR. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. Grass and Forage Science. 33(3): pp 205 - 211.
- Parsons AJ, Carrère P, Schwinning S. 2000. Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. En: Lemaire G, Hodgson J, Moraes A, Nabinger C, Carvalho PCF. (Eds.). Grassland ecophysiology and grazing ecology. Curitiba. CABI Publishing. pp 289 - 315.
- Parsons AJ. 1988. The effect of season and management on the growth of temperate grass swards. En: Jones MB, Lazenby A. (Eds.). The Grass Crop - The Physiological Basis of Production. London: Chapman and Hall. pp 129 - 177.
- Petrasovits I. 1990. General review on drought strategies. International Congress on Irrigation and Drainage. (°14, 1990 Rio de Janeiro, Brazil). Proceedings. Rio de Janeiro, Brazil. pp 1 - 11.
- Qian YL, Fry JD, Upham WS. 1997. Rooting and drought avoidance of warm-season turfgrasses and tall fescue in Kansas. Crop Science. 37(3): pp 905 - 910.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raeside MC, Friend MA, Behrendt R, Lawson AR, Clark SG. 2012. A review of summer-active tall fescue use and management in Australia's high-rainfall zone. New Zealand Journal of Agricultural Research. 55(4): pp 393 - 411.
- Scheneiter O, Améndola C. 2012. Tiller demography in tall fescue (*Festuca arundinacea*) swards as influenced by nitrogen fertilization, sowing method and grazing management. Grass and Forage Science. 67(3): pp 426 - 436.

- Schiller JMA, Lazenby A. 1975. Yield performance of tall fescue (*Festuca arundinacea*) populations on the Northern Tableland of New South Wales. *Animal Production Science*. 15(74): pp 391 - 399.
- Soca P, Faber A, Do Carmo M, Chilibroste P. 2009. Productividad en pasturas perennes para producción de leche sometidas a cambios en intensidad de pastoreo. *Revista Argentina de Producción Animal*. 2(1): pp 401 - 610.
- Stork PR, Jerie PH. 2003. Initial studies of the growth, nitrogen sequestering, and de-watering potential of perennial grass selections for use as nitrogen catch crops in orchards. *Crop and Pasture Science*. 54(1): pp 27 - 37.
- Stringer WC, Wolf DD, Blaser RE. 1981). Summer regrowth of tall fescue: stubble characteristics and microenvironment. *Agronomy Journal*. 73(1): pp 96 - 100.
- Sugiyama S, Yoneyama M, Takahashi N. 1985. Canopy structure and productivity of *festuca arundinacea* Schreb. swards during vegetative and reproductive growth. *Grass and Forage Science*. 40(1): pp 49 - 55.
- Thom ER, Waugh CD, McCabe RJ. 1998. Growth and persistence of perennial and hybrid ryegrasses when grazed by dairy cows in the central Waikato region of New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 41(4): pp 477 - 486.
- Thom ER, Bryant AM. 1993. Effects of grazing management on the grass tiller density characteristics of a ryegrass/white clover dairy pasture. *International Grassland Congress (17°, 1993, Nueva Zelanda) Proceedings*. Palmerston North, Nueva Zelandia: New Zealand. pp 877 - 878.
- Thom ER. 1991. Effect of early spring grazing frequency on the reproductive growth and development of a perennial ryegrass tiller population. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 34(4): pp 383 - 389.
- Thomas WD, Lazenby A. 1971. Effects of defoliation on populations of *Festuca arundinacea* Schreb. sown in spring and autumn. Seasonal and total herbage yield. *The Journal of Agricultural Science*. 76(03): pp 391 - 400.

- Thorhalsdottir TE. 1990. The dynamics of five grass and white clover in a simulated mosaic sward. *The Journal of Ecology*. 78: pp 909 - 923.
- Thornthwaite CW, Matter JR. 1955. The Water Balance. *Climatology*. 8: pp 1 - 104.
- Ueyama Y, Sato S, Nakajima K. 1985. Seasonal growth of Mediterranean tall fescue populations. En: *Proceedings of the 15th International Grassland Congress*. (°15, 1985, Nishi Nasuno, Japan). *Proceedings*. Nishi Nasuno, Japan The Science Council of Japan. pp 137 - 139.
- Valentine I, Matthew C. 1999. Plant growth, development and yield. En: White J. and Hodgson J. (Eds.) *New Zealand pasture and crop science*. Oxford, Cambridge University Press. pp 11 – 27.
- Volaire F, Norton MR, Lelièvre F. 2009a. Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses in Mediterranean areas. *Crop Science*. 49(6): pp 2386 - 2392.
- Volaire F, Seddaiu G, Ledda L, Lelievre F. 2009b. Water deficit and induction of summer dormancy in perennial Mediterranean grasses. *Annals of botany*. 103(8): pp 1337 - 1346.
- Volaire F, M Norton. 2006. Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany*. 98(5): pp 927 - 933.
- Volaire F, Thomas H, Lelievre F. 1998. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist*. 140(3): pp 439 - 449.
- West CP, Oosterhuis DM, Wullschleger SD. 1990. Osmotic adjustment in tissues of tall fescue in response to water deficit. *Environmental Experimental Botany*. 30(2): pp 149 - 156.
- Wheatley WM, Hume DE, Kemp HW, Monk MS, Lowe KF, Popay AJ, Baird DB, Tapper BA. 2003. Effects of fungal endophyte on the persistence and productivity of tall fescue at three sites in eastern Australia. *Solutions for a better environment*. Australian Agronomy Conference, (°11, 2003,

Geelong, Victoria). Proceedings. Geelong, Victoria. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015.

<http://www.regional.org.au/au/asa/2003/p/12/wheatley.htm>

- Xia J. 1991. The effects of defoliation on tissue turnover and pasture production in perennial ryegrass, prairie grass and smooth brome grass pasture: PhD Thesis. Massey, New Zealand. Massey University. 173p.
- Xia JX, Hodgson J, Matthews C. Chu ACP. 1990 Tiller population and tissue turnover in a perennial ryegrass pasture under hard and lax spring and summer grazing. Proceedings of the New Zealand Grassland Association. 51: 119–122
- Xu Q, Huang B. 2001a. Morphological and physiological characteristics associated with heat tolerance in creeping bentgrass. Crop Science. 41(1): pp 127 - 133.
- Xu Q, Huang B. 2001b. Lowering soil temperatures improves creeping bentgrass growth under heat stress. Crop Science. 41(6): pp 1878 - 1883.

7. ANEXOS

Persistencia de Festuca (*Festuca arundinacea* SCHREB): Dinámica poblacional estival en pasturas con diferente desarrollo reproductivo¹

Resumen

La utilización de pasturas plurianuales en Uruguay se ve limitada por su baja persistencia. Para incrementar la persistencia de pasturas de *Festuca arundinacea* Schreb. se diseñó un experimento que evaluó si la manipulación de la estructura aérea de la pastura en setiembre-octubre logra incrementos en la densidad de macollos y mayor supervivencia estival de macollos. Se llevaron a cabo dos tratamientos de intensidad de pastoreo entre el 1/09 y el 16/10/2011: pastoreo a 6 cm de altura remanente (PI) y pastoreo a 12 cm de altura remanente (PL). Para incorporar el efecto de la heterogeneidad espacial, se estimó la proporción de parches con baja, media y alta densidad foliar de la pastura y suelo desnudo, y se los caracterizó en términos de índice de área foliar (IAF), altura, masa de forraje, peso de macollos, largo del pseudotallo y porcentaje de lámina. En noviembre 2011, en los tres tipos de parche, se marcaron macollos en un área de en 0,09 m² y contaron macollos vegetativos y reproductivos. En marzo 2012, se contó la cantidad de macollos marcados, muertos y producidos en verano, y se determinaron las mismas variables que en primavera. Una mayor intensidad de pastoreo en setiembre-octubre generó menor cantidad de inflorescencias en los parches medios y altos pero no incrementó la densidad de macollos. Entonces las variaciones en supervivencia y producción de macollos no se relacionaron con variaciones en desarrollo reproductivo. La falta de efectos del pastoreo sobre la dinámica estival de macollos puede deberse al ambiente edafoclimático restrictivo.

Palabras clave: persistencia, festuca, dinámica poblacional, intensidad pastoreo, heterogeneidad

¹ Manuscrito a ser presentado en la revista AGROCIENCIA

Tall Fescue (*Festuca arundinacea* SCHREB.) persistence: Summer population dynamics on pastures with different reproductive development.

Summary

The utilization of perennial pastures in Uruguay is limited by its low persistence. An experiment was performed on Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) pastures, to test if manipulation of the aerial structure of the pasture on September - October, can increase tiller density and summer survival. Two grazing intensities were applied between 1/09 and 16/10/2011: grazing at a pasture height after grazing of 6 cm, and grazing at a pasture height after grazing of 12 cm. Tall, medium and short patches were characterized in terms of leaf area index, height, forage mass, tiller weight, pseudostem length and percentage of lamina of tillers. In November 2011, in the three classes of patches, all tillers inside 0.09 m² delimited areas were tagged, and vegetative and reproductive tillers were counted. In March 2012 all dead tagged tillers, living tagged tillers, and living tillers not tagged were counted and tiller survival percentage was calculated. Besides, for each patch the same structural characterization as in spring was carried out. A higher grazing intensity in September – October led to a lower density of inflorescences in tall and medium patches, but didn't led to increases in tiller density. This was due to that variations on tiller survival and tiller production during the experimental period were not related to structural differences between the treatments in the pasture. That lack of effect of the grazing intensity on summer tiller dynamics could be related with the water deficit and high temperatures during the experimental period.

Keywords: persistence, tall fescue, population dynamics, grazing intensity, heterogeneity

Introducción

La adopción de las pasturas artificiales plurianuales como estrategia forrajera ha decrecido en los últimos años en Uruguay (MGAP DIEA, 2014), debido a su baja persistencia (Formoso, 2010). Esta tendencia trae asociada un mayor costo de producción, un elevado uso de insumos y suplemento alimenticio animal (Cardozo *et al.*, 2010) y una mayor vulnerabilidad a la degradación de los recursos naturales producto del impacto de los eventos climáticos extremos (IPCC *et al.*, 2007). Sin embargo la utilización de pasturas plurianuales persistentes en sistemas agropecuarios pastoriles puede mejorar la sustentabilidad de estos.

La especie modelo de estudio

Festuca (*Festuca arundinacea* Schreb) es una de las gramíneas forrajeras perennes más utilizadas en los sistemas ganaderos del mundo, extendiéndose hasta ambientes donde ocurren restricciones hídricas y altas temperaturas estivales (Hannaway *et al.*, 2009). Para el caso de Uruguay festuca es en la actualidad la alternativa forrajera perenne de mayor adopción en los sistemas ganaderos y lecheros (INASE, 2015).

Esta especie conjuga varios mecanismos adaptativos a condiciones de estrés hídrico. Tiene la capacidad de enrollar las hojas (Johns, 1978). Una alta partición de carbono a producción radicular les permite desarrollar un sistema radical profundo, y buscar agua en zonas profundas (Carrow 1996, Qian *et al.*, 1997; Ervin y Koski 1998). Y a través del ajuste osmótico, principalmente en tejidos meristemáticos, logra tolerar potenciales hídricos bajos (West *et al.*, 1990).

Persistencia de pasturas de festuca

La primavera y verano son estaciones de importancia para la persistencia de pasturas porque allí la tasa de recambio de macollos es elevada (Matthew *et al.*, 2013). Por eso estas estaciones constituyen un período de vulnerabilidad a la supervivencia de macollos ante variaciones drásticas de los patrones climáticos (Brock y Hay 1993, Edwards y Chapman 2011). Mantener o incrementar la densidad poblacional de macollos en primavera es crucial para lograr que la pastura persista (Valentine y Matthew 1999), pero más importante aún es la supervivencia estival de los mismos para que estos incrementos en la densidad en primavera se reflejen en densidades adecuadas en el otoño siguiente.

El desarrollo reproductivo en primavera condiciona la persistencia estival de las gramíneas forrajeras (Thom *et al.*, 1998, Bahmani *et al.*, 2001). Si la pastura se pastorea laxamente y ocurre una profusa floración, la mayor tasa de crecimiento de los macollos en estado reproductivo (Parsons, 1988) lleva a que éstos compitan ventajosamente por nutrientes (Colvill y Marshall, 1984) y luz (Sugiyama *et al.*, 1985, Casal *et al.*, 1987) frente a los macollos vegetativos adyacentes, de menor tamaño, provocando generalmente la muerte de estos.

La interrupción de la floración (Korte *et al.*, 1984) va a promover el crecimiento de los macollos vegetativos existentes (Lafarge, 2006) al permitirles acceder a las reservas de los macollos reproductivos (Matthew *et al.*, 1991b) y a la luz (Casal *et al.*, 1987), pero además también va a promover el macollaje más tardío (Korte *et al.*, 1984). A través del manejo del pastoreo en primavera, buscando interrumpir la floración, se pueden lograr aumentos en la producción primavero-estivo-otoñal de la pastura a través de incrementos de la densidad

primaveral de macollos vegetativos y de la supervivencia de los existentes (L'Hullier 1987, Xia *et al.*, 1990).

Heterogeneidad de las pasturas

La heterogeneidad espacial de las pasturas trae consigo variabilidad en atributos morfogenéticos que va a determinar diferencias en estructura y crecimiento de la pastura (Illius *et al.*, 1987, Cid y Brizuela 1998, Cid *et al.*, 2008). Parches de baja altura presentarán elevada densidad de macollos de menor tamaño, mientras que parches de mayor altura presentarán menor densidad de macollos de mayor tamaño (Marriott y Carrere 1998). Macollos de menor tamaño van a presentar menor tasa de elongación foliar (Berone *et al.*, 2007), y mayor producción de macollos debido a una favorable relación de radiación rojo/ rojo lejano (Casal *et al.*, 1987). Sin embargo si el tamaño de los macollos es menor al límite inferior del tamaño en el cual la pastura compensa tamaño por densidad de macollos (Matthew *et al.*, 1995), se puede suprimir el macollaje, y eventualmente su tamaño condicionará la supervivencia de los mismos (Ong *et al.*, 1978).

El objetivo del presente trabajo es analizar el efecto de la remoción de inflorescencias mediante pastoreo intenso a en setiembre - octubre sobre la producción, muerte y supervivencia de macollos en verano, en parches bajos, medios y altos, para discriminar los efectos directos de la presencia de inflorescencias de otros efectos del pastoreo sobre la estructura de la pastura.

Materiales y Métodos

Sitio experimental

El experimento se llevó a cabo en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni” (EEMAC), en la localidad de Paysandú, Uruguay (32°22'17.26"S, 58° 2'32.37"O. Los suelos predominantes son Brunosoles Éutricos Háplicos y Típicos y Solonetz Solodisados Melánicos según la Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay 1:1000000. EL ensayo se instaló sobre una pradera de tercer año de festuca alta (*Festuca arundinacea* Schreb.) sembrada en otoño del año 2009. El experimento se desarrolló entre el 1/9/2011 y el 15/03/2012.

Condiciones climáticas

El clima en dicha localidad (INUMET, 2015) se caracteriza por tener una temperatura media anual de 17.9°C, una temperatura máxima promedio anual de 23.8°C y una temperatura mínima promedio anual de 12.2°C. El mes más frío del año es junio con una temperatura mínima promedio mensual de 6.9°C, y el mes más cálido corresponde a diciembre con una temperatura máxima promedio mensual de 29.7°C (Figura N° 1). La precipitación acumulada anual promedio es de 1218 mm/año, con mayores precipitaciones acumuladas en primavera (media mensual de 118 mm) y otoño (media mensual de 140 mm), y menores precipitaciones en invierno (media mensual de 73 mm). Promedialmente la demanda de agua por evapotranspiración potencial supera a la evapotranspiración real en el período de octubre a marzo (Cruz *et al.*, 2000).

Se realizó un balance hídrico para el período experimental (Figura N° 2) por el método de Thornthwaite-Mather (1955) y con cálculo de evapotranspiración potencial de acuerdo con

Penmann Monteith, FAO (Allen *et al.*, 1998). Se calcularon déficit y excesos hídricos en relación a un almacenamiento de agua potencialmente disponible neta (APDN) del suelo, definido para la unidad de suelos San Manuel de 60 mm, (Molfino y Califra, 2001), y sobre precipitación y evapotranspiración potencial acumuladas en períodos de 5 días.

El diseño experimental es de bloques al azar, con 2 tratamientos y 4 bloques. Cada parcela tiene un área de 0,21 ha. Los tratamientos consistieron en 2 intensidades de pastoreo de la pastura: pastoreo intenso (PI) (10 animales/parcela, altura remanente post pastoreo de 6 cm.); pastoreo laxo (PL) (5 animales/parcela, altura remanente post pastoreo de 12 cm.). Se efectuaron 3 ciclos de pastoreo entre el 1/09/2011 y el 16/10/2011. El intervalo entre pastoreos fue definido a partir del momento en que la pastura había acumulado 250 °CelsiusDía (°CD) desde el pastoreo anterior.

Después de los pastoreos, en primavera del 2011, mediante apreciación visual de la pastura, se definieron en cada parcela 3 tipos de parches de distinta biomasa, llamados alto, medio y bajo, según mayor a menor altura, marcando áreas de 1 m². Sobre estos parches se realizaron las determinaciones que se enumeran más adelante.

Determinaciones

Primavera 2011

Entre el 15/11/2011 y el 15/12/2011 se determinó densidad de macollos mediante marcado con alambres de colores y conteo de todos los macollos presentes en áreas de 0,09 m², en un parche alto, uno medio y uno bajo en cada parcela. En tres parches altos, tres medios y tres bajos, en cada parcela, se estimó el IAF con un analizador de canopia LI-COR 2000 (LI-

COR Inc., Lincoln, NE, USA). Se determinó con regla centimetrada, en 5 puntos dentro del parche altura de la pastura. En los mismos parches, en cada parcela se colectó una muestra de macollos. A 10 macollos por muestra se determinó el peso promedio de macollo en balanza de precisión 0.1 g. Se separó la fracción lámina de la fracción vaina para los 10 macollos y se pesaron las fracciones frescas en balanza de precisión y se calculó el porcentaje de lámina. Se determinó el largo promedio del pseudotallo, con regla milimetrada para los 10 macollos. En los mismos parches en cada parcela se contabilizó la cantidad de inflorescencias presentes en un área de 0,25 m². Además se registró la proporción de cada parche y de suelo desnudo mediante 50 determinaciones cada 5 pasos dentro de cada parcela.

Otoño 2012

Entre el 1/3/2012 y el 15/3/2012 en 3 parches altos medios y bajos de cada parcela se estimó el IAF con la misma metodología que para las determinaciones en primavera. En las áreas con macollos marcados en primavera, se cuantificó la cantidad de macollos marcados (de primavera), macollos muertos y macollos producidos en el período estival. A su vez se determinó en un parche alto, medio y bajo por parcela la cantidad de materia seca total (materia seca verde más materia seca de material muerto) mediante corte a nivel del suelo de biomasa en cuadros de 0,09 m². Las muestras se secaron en estufa a 60 °C por 48 horas, y se determinó peso seco en balanza de precisión. Con la información anterior se estimó biomasa aérea por ha de parche bajo, medio y alto, para cada tratamiento y biomasa aérea por ha promedio, para cada tratamiento. Para el área de cada repetición de cada tratamiento

se determinó proporción de parches altos medios y bajos y suelo desnudo, y además altura promedio de estos, en 50 determinaciones cada 10 pasos.

Análisis estadístico

Para las variables de estado en primavera se realizó un análisis de varianza en el que se testeó el efecto del tratamiento y el tipo de parche anidado al tratamiento a través del procedimiento "aov" de la librería "agricolae" del software estadístico R (R Core Team 2013).

Para la variable proporción de parches en primavera y las variables ponderadas se realizó un análisis de varianza en el que se testeó el efecto del tratamiento y el tipo de parche sobre las variables enumeradas a través del procedimiento "aov" de la librería "agricolae" del software estadístico R (R Core Team 2013).

Para el análisis de ajuste de funciones de respuesta entre variables se eligió el modelo de respuesta con mayor coeficiente de regresión. Para cada relación entre variables se ajustó un modelo por cada tratamiento y los dos ajustes (dos tratamientos) se compararon a través del test de cociente de verosimilitudes de Wilks, por medio de análisis de varianza. Si la comparación entre ajustes no era significativa al $p < 0,05$, entonces se supone un único modelo de respuesta para la relación entre variables, y no efecto del tratamiento sobre esta.

Resultados

Variables agrometeorológicas

Para los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero la cantidad de horas por día con temperaturas por encima de 25 °C osciló entre 7 y 13 horas, por encima de 30 °C entre 2 y 7 horas y por encima de 35 °C entre 0,5 y 2 horas (Cuadro N° 1).

Cuadro N°1: Cantidad de horas al día con temperaturas del aire por encima de 25 °C, 30 °C y 35 °C para el período experimental. Sensor ubicado a 5 cm sobre la superficie.

	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Prom
<25 °C	0,39	1,38	0,79	7,05	8,06	13,16	8,71	5,13	7,15
<30 °C	0,13	0,00	0,00	1,98	2,87	6,24	2,59	1,37	2,51
<35 °C	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	1,61	0,47	0,00	0,42

En los meses de noviembre, diciembre y enero existieron deficiencias hídricas. Para esos meses la evapotranspiración real fue de un 87, 61 y 60,4 % la evapotranspiración potencial. En diciembre y enero ocurrieron valores de IBH (Petrasovits, 1990) por debajo de 0,5 para 30 días (Cuadro N°2), lo cual indica que el estrés hídrico para ese período fue severo.

Cuadro N° 2: Días por mes con Índice de Bienestar Hídrico (IBH) mayor a 0,8; entre 0,8 y 0,5; entre 0,5 y 0,3 y menor a 0,3 para el período experimental.

	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Sum
>0,8	26	16	26	25	5	16	23	31	126
0,5 - 0,8	0	15	5	5	10	0	5	0	25
0,3 - 0,5	0	0	0	0	16	5	0	0	21
<0,3	0	0	0	0	0	10	0	0	10

Comprobación del diseño experimental

El tratamiento PI generó significativamente menor cantidad de inflorescencias*m⁻² en los parches altos y medios, respecto del tratamiento PL. Mientras tanto en los parches bajos el PI no generó variaciones de significancia en la densidad de inflorescencias respecto de PL (Figura N° 3).

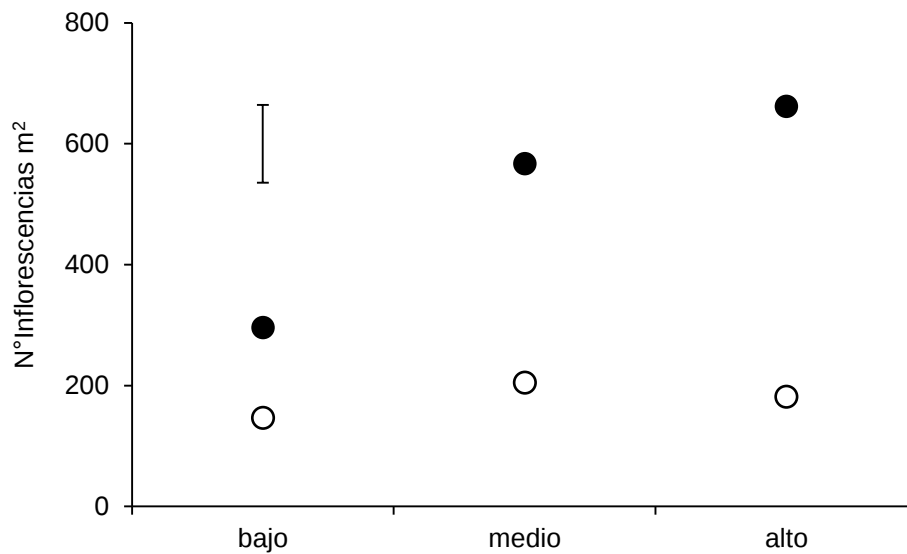


Figura N°3. Densidad inflorescencias en tres tipos de parche (alta, media y baja altura), en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. $n = 4$.

Características estructurales y relaciones entre estas

Las respuestas de las características estructurales (IAF, altura, biomasa, largo del pseudotallo y porcentaje de lámina) de los 3 tipos de parches a las variaciones en la intensidad con que se pastoreó la pastura en primavera fueron dependientes del tipo de parche (Figura N° 4). Los parches bajos fueron insensibles a los efectos de las variaciones en intensidad de pastoreo para todas las variables. En cambio, para IAF y altura, los parches medios y altos difirieron entre tratamientos, aunque no siempre de manera significativa ($p < 0,05$).

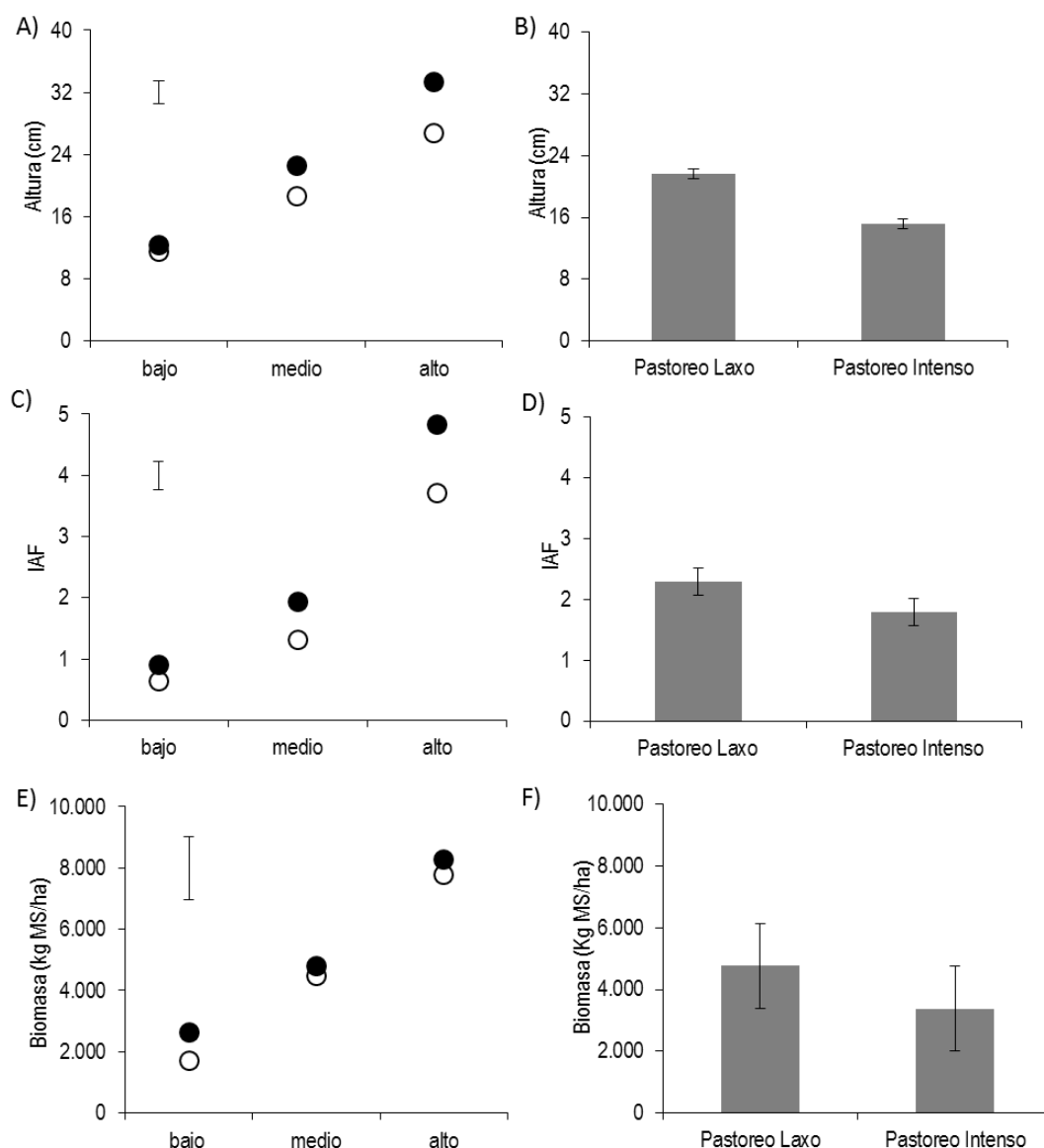


Figura N°4. Altura de la cubierta, Índice de Área Foliar (IAF) y biomasa, en noviembre en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre, en parches de alta, media y baja altura (A, C, E) y promedio ponderado de las parcelas (B, D, F). Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

Los parches altos tendieron a variar entre tratamientos en largo del pseudotallo (Figura N° 5).

Por el contrario, el porcentaje de lámina fue insensible a variaciones en intensidad de pastoreo y tipo de parche. IAF y altura aumentaron de forma significativa de parches bajos, a

medios, a altos (Figura N° 4). Largo del pseudotallo y biomasa aérea también fueron mayores en parches altos que bajos. En general, estos aumentos en el orden parche bajo, a medio y a alto, fueron de menor magnitud en el tratamiento PI que en el tratamiento PL.

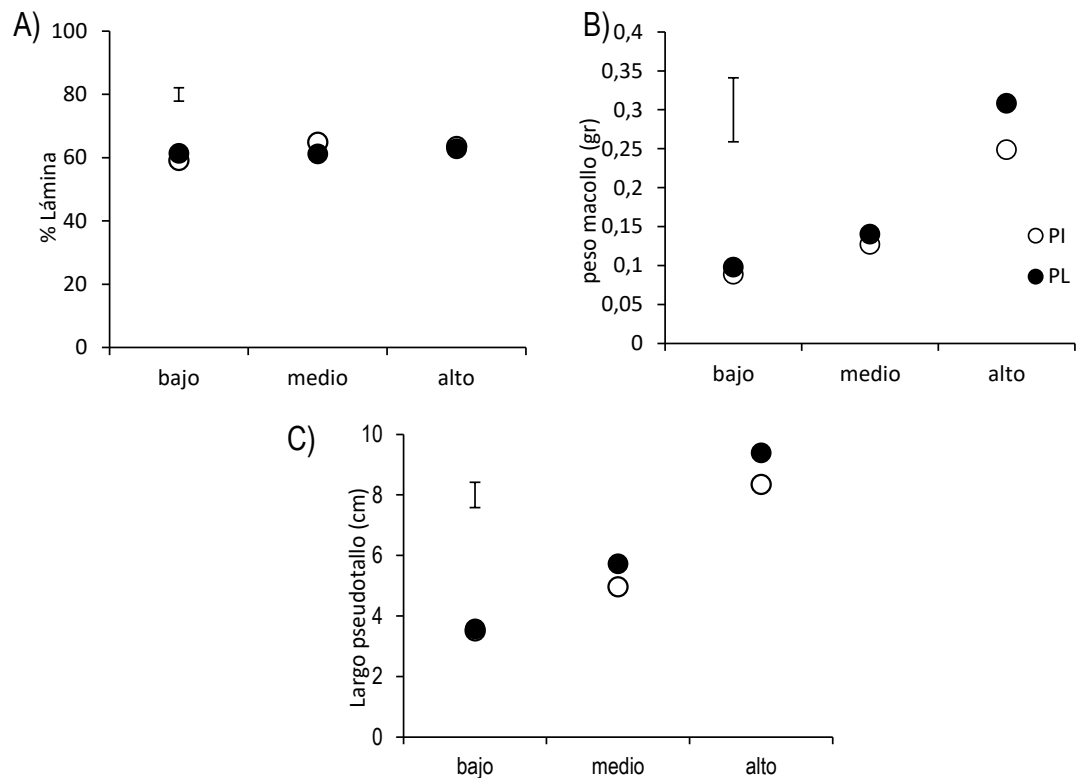


Figura N°5. Porcentaje de lámina(A), largo pseudotallo (B), peso de macollos en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en noviembre, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Barra de error corresponde a error estándar. n = 4.

Dinámica poblacional

Como se puede ver en la Figura N° 6 no existió efecto de la intensidad de pastoreo en primavera sobre la densidad de macollos en los distintos parches. La supervivencia estival de

los macollos contabilizados en primavera tendió a ser mayor en parches medios que en altos, y en estos últimos que en los parches bajos. Tampoco hubo efecto del tratamiento sobre la supervivencia estival de macollos.

En lo que respecta a la producción de macollos nuevos, el tratamiento PI para los tres tipos de parches tuvo mayor producción de macollos, aunque no significativa al 5% (Figura N°7). El efecto de los tratamientos y del tipo de parche sobre la supervivencia estival de los macollos primaverales y sobre la producción de macollos en los 90 días, trajo como consecuencia que a principios de marzo los parches medios tengan más densidad de macollos que los parches bajos, y que los parches altos tengan una densidad intermedia y no estadísticamente significativa al 5% entre estos últimos dos.

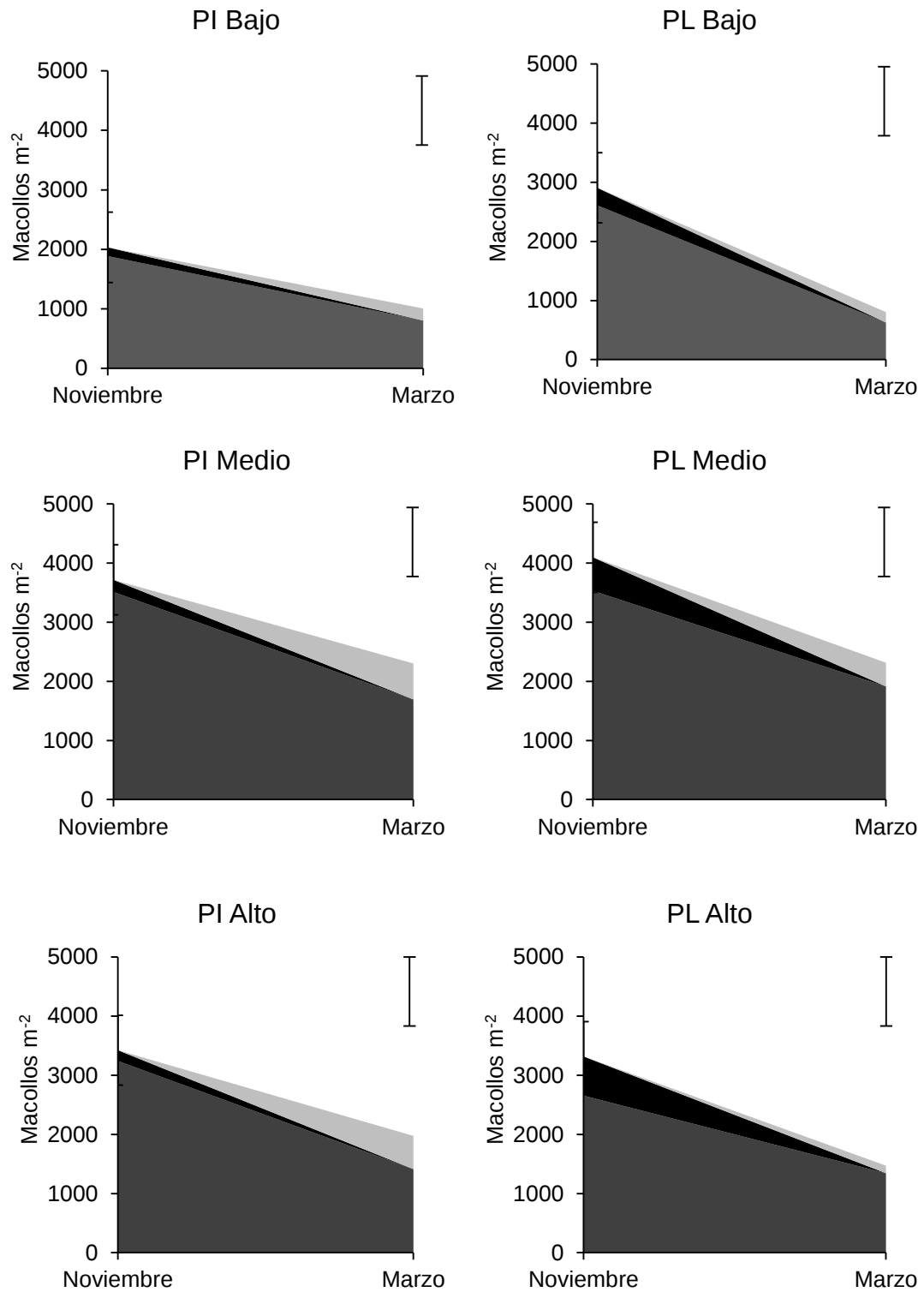


Figura N°6. Evolución de la densidad de tres cohortes de macollos en tres tipos de parche (alta, media y baja altura) en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm

(Pastoreo Intenso (PI)) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL)) en Septiembre y Octubre. Cohorte negra: macollos reproductivos de primavera, Cohorte gris oscuro: macollos vegetativos de primavera, y cohorte gris claro: macollos producidos en verano.

Relaciones entre IAF y dinámica poblacional

La relación entre IAF de los parches en primavera y densidad de macollos de los parches en primavera (Figura N° 7 A) se ajusta estadísticamente ($p < 0,05$) a un modelo de respuesta polinomial de segundo orden y no estadísticamente diferente ($p < 0,05$) para los dos tratamientos.

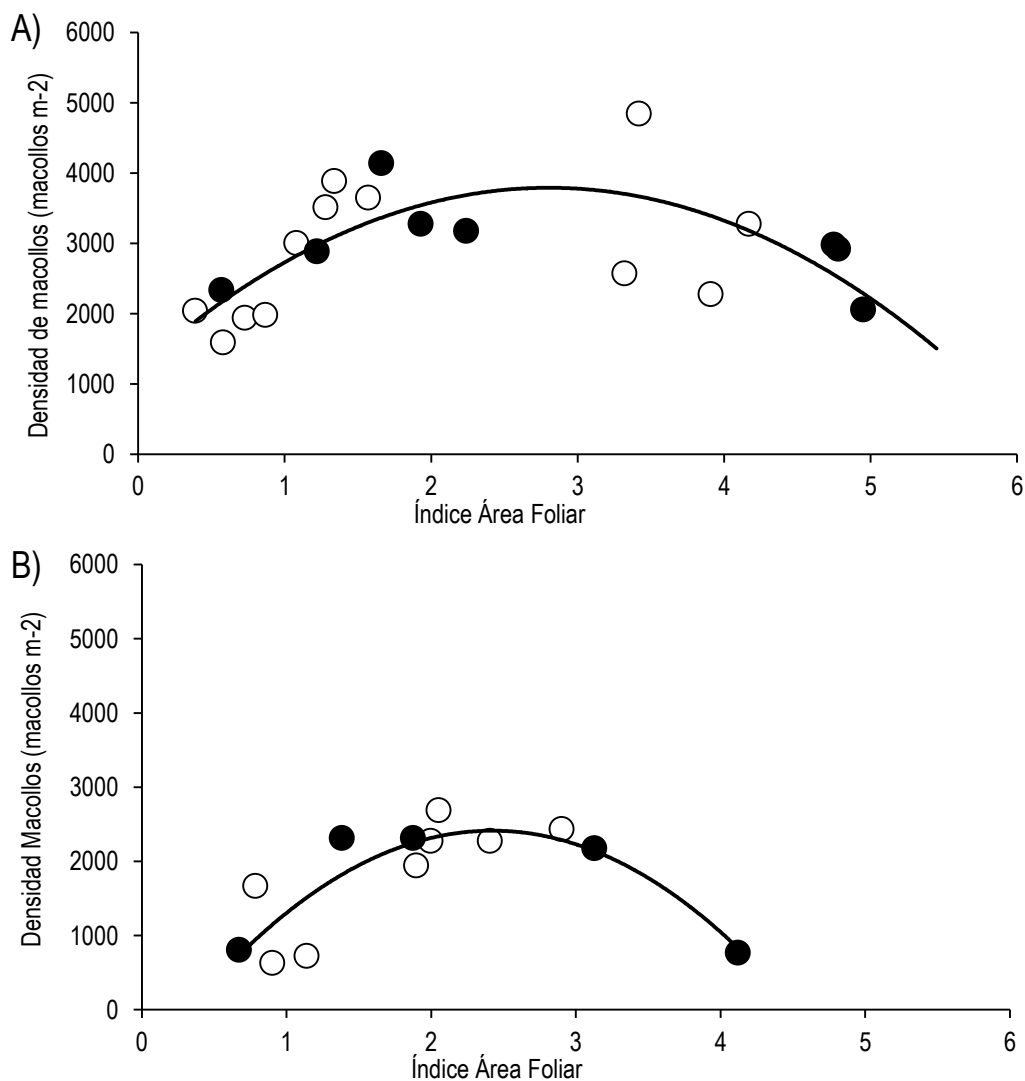


Figura N°7: Densidad de macollos en función del Índice de Área Foliar (IAF) en noviembre (A) y en marzo (B) en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso, ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo, ●) en Septiembre y Octubre. Línea negra indica modelo de respuesta cuadrática. n=1.

Para la relación IAF de otoño y densidad de macollos de otoño para los distintos parches de los 2 tratamientos (Figura N° 7 B) el rango de variación en densidad de macollos fue menor que en primavera. A su vez el rango de áreas foliares disminuyó al disminuir los valores

máximos de IAF, de los parches altos. Al igual que para las respuestas primaverales en densidad de macollos ante variaciones en IAF entre parches en ambos tratamientos, en otoño el incremento de IAF trae una respuesta parabólica en la densidad de macollos.

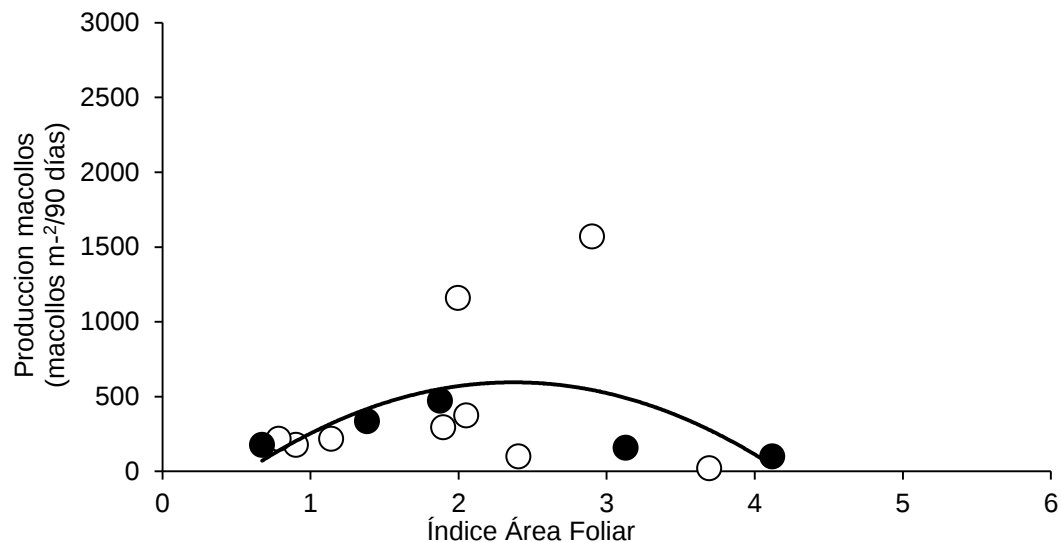


Figura N°8: Macollos producidos entre diciembre y febrero en relación al Índice de Área Foliar (IAF) de otoño, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. Línea negra indica modelo de respuesta cuadrática.

En relación a la producción de macollos en el período estival (12/2011 – 02/2012) en función del IAF otoñal de cada parche (Figura N° 8) la respuesta es polinomial, aunque el modelo no ajuste de manera significativa ($p < 0,05$). Además no existen diferencias significativas entre los parámetros de los modelos polinomiales de los dos tratamientos, por lo que un único modelo polinomial explica la respuesta en densidad de macollos producidos ante variaciones de IAF entre parches en otoño.

Los valores de supervivencia de macollos porcentual no presentan un patrón de respuesta de ajuste estadístico significativo ($p < 0,05$) para las variaciones en IAF entre parches para ambos tratamientos (Figura N°9).

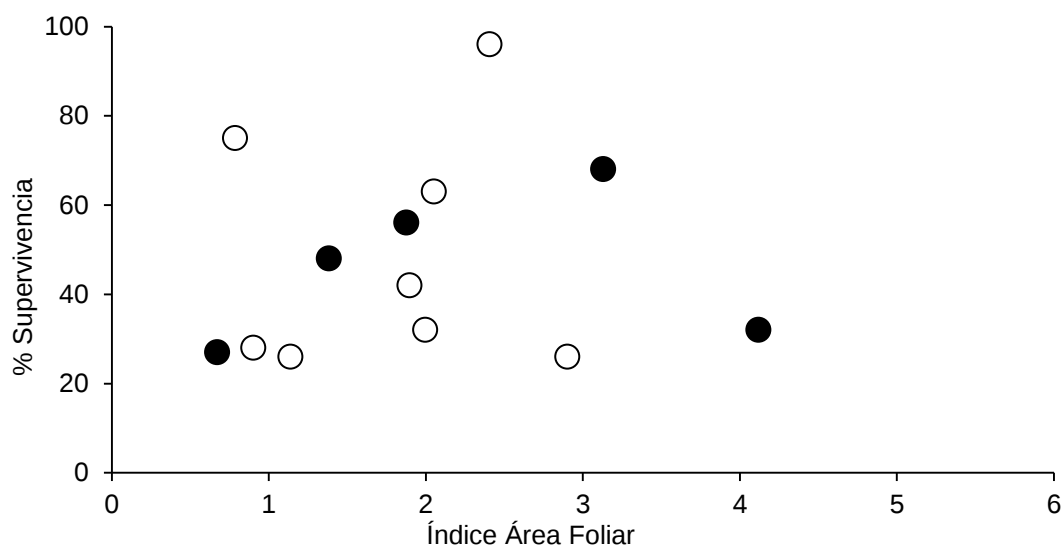


Figura N°9: Supervivencia de macollos entre el 5/11/2011 y el 15/03/2012 en relación al Índice de Área Foliar (IAF) de otoño, en pasturas de festuca pastoreadas a alturas remanente de 6 cm (Pastoreo Intenso (PI), ○) ó 12 cm (Pastoreo Laxo (PL), ●) en Septiembre y Octubre. $n = 1$.

Discusión

Reclutamiento primaveral de macollos

La investigación desarrollada para incrementar persistencia a través de manejo del pastoreo se ha llevado a cabo principalmente en *Lolium perenne* y *Trifolium repens* en ambientes templados (ej. Nueva Zelanda, Da Silva *et al.*, 2004). La manipulación del pastoreo en primavera para incrementar la densidad poblacional en pasturas perennes para promover su persistencia surge de las observaciones o resultados anteriores que establecen que en primavera y verano, simultáneo a la etapa reproductiva de las pasturas, ocurre una alta tasa de recambio de macollos (Korte 1986, Matthew *et al.*, 1989). Estos trabajos han identificado que la recuperación de la densidad poblacional post-floración es clave para promover la persistencia de pasturas templadas, y que esta recuperación puede lograrse a través de la imposición de medidas de manejo de la pastura (Bryant y L'Huillier 1986, Thom y Bryant 1993, Matthew *et al.*, 2013). Por ejemplo, en pasturas de raigrás perenne, eliminar el desarrollo de macollos reproductivos es clave para incrementar la densidad de macollos vegetativos en primavera, verano y otoño (Korte *et al.*, 1984, 1985, Korte 1986, Matthew *et al.*, 1989, Matthew, 1991a, 1992, Xia *et al.*, 1990, Xia 1991, Thom 1991, Hernández Garay *et al.*, 1993, 1997a, 1997b, Da Silva *et al.*, 2004). La respuesta a medidas de manejo en fines de invierno/principios de primavera para festuca en un ambiente subtropical es el avance que logra esta tesis.

Los experimentos que reportan una variación en cantidad de macollos reproductivos por unidad de área fruto de distintas medidas de manejo de la pastura en primavera (Hernández Garay *et al.*, 1993) reportan también una rápida variación en cantidad de macollos

vegetativos. Los tratamientos con menos inflorescencias post pastoreo son aquellos donde se encuentra la mayor cantidad de macollos vegetativos previo al inicio de verano. Matthew (2002) atribuye este fenómeno de incremento en la densidad poblacional al beneficio en crecimiento y macollaje de macollos vegetativos que genera la supresión del desarrollo y crecimiento de los macollos reproductivos, decapitados por el pastoreo.

A 30 días de finalización de los pastoreos, las variaciones logradas en cantidad de inflorescencias en los distintos tipos de parche, en nuestro trabajo, no generaron ninguna variación de significancia en la densidad de macollos vegetativos. Esto podría ser debido a que el período post-control de la floración, en que se podría esperar un aumento en la densidad poblacional, transcurrió en general con temperaturas por encima de los 25 °C (Cuadro N° 1). En estas situaciones, no solo el macollaje disminuye (Korte y Chu 1983, Matthew *et al.*, 2000) sino que también hay un incremento en la mortandad de macollos recientemente reclutados (Thom *et al.*, 1998).

Supervivencia estival de macollos.

Para que una pastura persista en el tiempo, debe ocurrir un continuo reclutamiento de nuevos individuos (macollos) y la tasa de supervivencia de los mismos debe ser mayor que la tasa de muerte (Matthew *et al.*, 2000). Para varias especies de gramíneas templadas, la primavera es un momento de elevadas tasas de recambio de macollos (Matthew *et al.*, 2013) donde, a su vez, estas tasas se ven influenciadas por la dinámica de floración. En cuanto a festuca, lograr incrementar la supervivencia estival parece tener un rol clave en el mantenimiento de la población de puntos de crecimiento dado que es el momento del año donde ocurren las mayores tasas de muerte de individuos (Scheneiter y Améndola, 2012). Sin embargo, no

existen evidencias de estrategias de manipulación de la supervivencia estival de esta especie a través de la imposición de medidas de manejo en primavera.

Para el caso de pasturas de *Lolium perenne* en condiciones templadas, un aumento de la supervivencia estival de macollos se logra a través de una mayor intensidad de pastoreo en primavera, la cual genera además una disminución en la presencia de estructuras reproductivas (Korte *et al.*, 1985, L'Huillier 1987, Hernández Garay *et al.*, 1993). Los macollos reproductivos compiten ventajosamente por recursos frente a los macollos vegetativos (Ong *et al.*, 1978, Colvill y Marshall 1984) reduciendo la supervivencia de los mismos (Ong *et al.*, 1978; Korte *et al.*, 1984). La remoción de los macollos reproductivos favorecería a los macollos vegetativos adyacentes en la competencia por recursos promoviendo su supervivencia (Matthew, 2002). Por el contrario, la supervivencia estival de macollos vegetativos en las pasturas de festuca de este experimento no fue promovida por una mayor intensidad de pastoreo a través de la remoción de las estructuras reproductivas para ninguno de los parches.

Además de no evidenciar diferencias en supervivencia de macollos vegetativos entre tratamientos de intensidad de pastoreo, tampoco se evidenciaron diferencias en supervivencia en macollos vegetativos fruto del tipo de parche en que fue cuantificada la dinámica poblacional. Cabría esperar diferencias en supervivencia entre parches dadas las diferencias en tamaño de macollos entre parches bajos y medios y altos. Tal relación entre tamaño de macollo y supervivencia estival ya ha sido puesta en evidencia por (Hoen 1968, Ong *et al.*, 1978). Encontramos en el ambiente edafoclimático en que se desarrolló el experimento una probable explicación a la falta de efecto del tamaño y de la presencia de

macollos reproductivos sobre la supervivencia estival. Coincidentemente la combinación de elevadas temperaturas con Índice de Bienestar Hídrico severo, determinaron que el ambiente en el cual ocurrió el período experimental fue particularmente severo. Por un lado ante valores de temperatura de suelo elevados se puede ver afectada la densidad de macollos en pasturas de especies invernales (Stringer *et al.*, 1981, Xu y Huang 2001a, 2001b), así como también debido a estreses hídricos (Horst *et al.*, 1978, Volaire *et al.*, 1998). Y esta combinación de estreses puede generar más complicaciones fisiológicas que cuando ocurren estrés hídrico o por calor por separado (Jiang y Huang 2000, 2001, Du *et al.*, 2008). Por lo tanto atribuimos a las características ambientales extremas del verano en que se realizó el experimento la falta de respuesta estadísticamente significativa en supervivencia frente a la heterogeneidad en tamaño de macollos y respecto a la remoción de estructuras reproductivas en primavera.

Conclusiones

Este estudio, bajo las condiciones agroclimáticas descritas, y para un cultivar templado de *Festuca arundinacea*, no halló evidencias de que la remoción de inflorescencias a fines invierno/principios de primavera por medio de elevada intensidad de pastoreo genera por sí misma cambios de significancia en la dinámica primavero-estival de macollos. La densidad poblacional de la pastura en primavera-verano sí se ve modificada por la intensidad de pastoreo a fines invierno/principios de primavera a través de cambios que dicho manejo determina en el IAF de la pastura; específicamente, las mayores densidades de macollos se observaron a IAFs de entre 2 y 3. Por lo tanto, el análisis de las variaciones en dinámica de macollos en primavera enfocado en la heterogeneidad de la estructura de la pastura en términos de variaciones de altura e IAF podría permitir modular la persistencia de pasturas de festuca.

Bibliografía

Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 1998. Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements. En: FAO Irrigation and drainage paper 56. FAO, Rome, 300(9)1: pp D05109.

Bahmani ER, Thom C, Matthew C, Lemaire G. 2001. Effect of nitrogen fertilizer on reproductive tiller development in perennial ryegrass. En: International Grassland Congress (19°, 2001, Brasil). Proceedings. Piracicaba, Brasil: FEALQ. pp 39 – 40

Berone GD, Lattanzi FA, Colabelli MR, Agnusdei MG. 2007. A comparative analysis of the temperature response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: Intrinsic and size-mediated effects. *Annals of Botany*, 100(4): pp 813 - 820.

Brock JL, Hay RJM. 1993. An ecological approach to forage management. En: International Grassland Congress (17°, 1993, Nueva Zelandia) Proceedings. Palmerston North, Nueva Zelandia: New Zealand Grassland Association. pp 837 - 842.

Bryant AM, L'Huillier PJ. 1986. Better use of pastures. En: Ruakura Farmer's Conference (°38, 1986, Ruakura) Proceedings. Ruakura. pp 43 - 51.

Cardozo G, Uribe E, Chilibroste P. 2010. Evaluación de indicadores de sustentabilidad en sistemas pastoriles de producción de leche en el litoral oeste del Uruguay. *Revista Argentina de Producción Animal*. 30(1): pp 153 - 155.

Carrow RN. 1996. Drought avoidance characteristics of diverse tall fescue cultivars. *Crop Science*. 36(2): pp 371 - 377.

- Casal JJ, Sanchez RA, Deregibus VA. 1987. Tillering response of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38(9): pp 1432 - 1439.
- Cid MS, Ferri CM, Brizuela MA, Sala O. 2008. Structural heterogeneity and productivity of a tall fescue pasture grazed rotationally by cattle at four stocking densities. *Grassland science*. 54(1): pp 9 - 16.
- Cid MS, Brizuela MA. 1998. Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*. pp 644 - 649.
- Colvill KE, Marshall C. 1984. Tiller dynamics and assimilate partitioning in *Lolium perenne* with particular reference to flowering. *Annals of Applied Biology*. 104(3): pp 543 - 557.
- Cruz G, Munka G, Pedocchi R. 2000. Caracterización agroclimática de la región litoral centro oeste de la República Oriental del Uruguay. *Agrociencia Uruguay*. 4(1): pp 87 - 92.
- Da Silva SC, Hodgson J, Matthew C, Matthews PNP, Holmes CW. 2004. Herbage production and animal performance on perennial ryegrass/white clover pastures under alternative spring grazing managements. *Journal of Agricultural Science*. 142(1): pp 97 – 108.
- Du, H., Wang, Z., y Huang, B. (2008). Differential responses of tall fescue and zoysiagrass to heat and drought stress. *Acta Horticulturae*. 783: pp 207 - 214.
- Edwards GR, Chapman DF. 2011. Defoliation management and persistence. Pasture Persistence – Grassland Research and Practice Series 15: pp 39 – 46.
- Ervin EH, Koski AJ. 1998. Drought avoidance aspects and crop coefficients of kentucky bluegrass and tall fescue turfs in the semiarid west. *Crop Science*. 38(3): pp 788 - 795.
- Formoso F. 2010. *Festuca arundinacea*, manejo para producción de forraje y semillas. Serie Técnica INIA 182. 200 p.

Hannaway DB, Daly C, Halbleib MD, James D, West CP, Volenec JJ, Chapman D, Li X, Cao W, Shen J, Shi X, Johnson S. 2009. Development of suitability maps with examples for the United States and China. En: Fribourg HA, Hannaway DB, West CP, (Eds). Tall Fescue for the Twenty-first Century. Madison, Wisconsin. (Agronomy Monograph; N° 53). ASA, CSSA, SSSA. pp 33 - 47.

Hernández Garay A, Hodgson J, Matthew C. 1997a. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures: 1. Tissue turnover and herbage accumulation. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 40(1): pp 25 - 35.

Hernández Garay A, Matthew C, Hodgson J. 1997b. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures. 2. Tiller and growing point densities and population dynamics. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 40(1): pp 37 - 50.

Hernández Garay A, Hodgson J, Matthew C. 1993. Spring grazing management and tiller dynamics in a ryegrass/white clover pasture. En: Proceedings of the New Zealand Grassland Association . 55(133): pp 133 - 136.

Hoer K. 1968. The effect of plant size and developmental stage on summer survival of some perennial grasses. *Animal Production Science*. 8(31): pp 190 - 196.

Horst GL, Nelson CJ, Asay KH. 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotype. *Crop Science*. 18(5): pp 715 - 719.

INASE (Instituto Nacional de Semillas). 2015. Estadísticas. Estadística de semillas. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. <http://www.inase.org.uy/Sitio/Estadisticas/Default.aspx>

INUMET (Instituto Uruguayo de Meteorología). Estadísticas climatológicas. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/tablasEstadisticas>

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change: Mitigation of Climate Change. En: Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Metz B, Davidson OR, Bosch PR, Dave R, Meyer LA, (Eds). (Cambridge, UK). Cambridge University Press. 851 pp.

Jiang Y, Huang B. 2000. Effects of drought or heat stress alone and in combination on Kentucky bluegrass. *Crop Science*. 40(5): pp 1358 - 1362.

Jiang Y, Huang B. 2001. Physiological responses to heat stress alone or in combination with drought: A comparison between tall fescue and perennial ryegrass. *HortScience*. 36(4): pp 682 - 686.

Johns GG. 1978. Transpirational, Leaf Area, Stomatal and Photosynthetic Responses to Gradually Induced Water Stress in Four Temperate Herbage Species. *Australian Journal of Plant Physiology*. 5(2): pp 113 – 125

Korte CJ. 1986: Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards. 2. Seasonal pattern of tillering and age of flowering tillers with two mowing frequencies. *New Zealand journal of agricultural research*. 29(4): pp 629 - 638.

Korte CJ, Watkin BR, Harris W. 1985. Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards 1. Effect of cutting treatments on tiller appearance and longevity, relationship between tiller age and weight, and herbage production. *New Zealand journal of agricultural research*. 28(4): pp 437 - 447.

Korte, C. J.; Watkin, B. R.; Harris, W. 1984. Effects of the timing and intensity of spring grazings on reproductive development, tillering, and herbage production of perennial ryegrass dominant pasture. *New Zealand journal of agricultural research*. 27(2): pp 135 - 149.

- Korte CJ, Chu ACP. 1983. Some effects of drought on perennial ryegrass swards. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*. 44: pp 211 - 216.
- Lafarge M. 2006. Reproductive tillers in cut tall fescue swards: differences according to sward age and fertilizer nitrogen application, and relationships with the local dynamics of the sward. *Grass and Forage Science*. 61(2): pp 182 - 191.
- Marriott CA, Carrere P. 1998. Structure and dynamics of grazed vegetation. In *Annales de Zootechnie*. 47: pp 359 - 369.
- Matthew C, Agnusdei MG, Assuero SG, Sbrissia AF, Scheneiter O, Da Silva SC. 2013. State of knowledge in tiller dynamics. En: *International Grassland Congress, Proceedings of the (°22, 2013, Sydney, Australia) Proceedings*. Sydney, Australia: New South Wales Department of Primary Industry. pp 1041 - 1044.
- Matthew C. 2002. Translocation from flowering to daughter tillers in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Crop and Pasture Science*. 53(1): pp 21 - 28.
- Matthew C, Assuero SG, Black CK, Sackville Hamilton NR. 2000. Tiller dynamics of grazed swards. En: Lemaire G, Hodgson J, Moraes A, Nabinger C, Carvalho PCF. (Eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Curitiba. CABI Publishing. pp 109 - 133.
- Matthew C, Lemaire G, Hamilton NS, Hernandez-Garay A. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany*, 76(6): pp 579 - 587.
- Matthew C. 1992. A study of seasonal root and tiller dynamics in swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). PhD Thesis. Palmerston North, New Zealand. Massey University. 110p.
- Matthew C. 1991a. "Late Control"—what is it, and why should it work?. *Dairyfarming annual*. 43: pp 37 - 42.

Matthew C, Chu ACP, Hodgson J, Mackay AD. 1991b. Early summer pasture control: what suits the plant?. Proceedings of the New Zealand Grassland Association. 53: pp. 73 - 77.

Matthew C, Xia JX, Hodgson J. Chu ACP. 1989. Effect of late spring grazing management on tiller age profiles and summer–autumn pasture growth rates in a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) sward. En: International Grassland Congress, (°16, 1989 Nice, France). Proceedings. Versailles, France. AFPP. pp 521 - 522

MGAP DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2014. Producción [En línea]. En: Estadísticas Agropecuarias. Estadísticas del sector agropecuario 2014. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca).

Consultado en 15/09/2015. Disponible en:
<http://www.mgap.gub.uy/portal/hgxpp001.aspx?7,5,104,O,S,0,MNU;E;39;12;MNU;MGAP->

Molfino, J. H., y Califra, A. (2001). Agua disponible de las tierras del Uruguay. Segunda aproximación. [En línea]. Fecha de consulta 1/7/2015. http://www.cebra.com.uy/renare/wp-content/files_mf/1376398534Agua_disponible.pdf

Ong CK, Marshall C, Saoar GR. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *Grass and Forage Science*. 33(3): pp 205 - 211.

Parsons AJ. 1988. The effect of season and management on the growth of temperate grass swards. En: Jones MB, Lazenby A. (Eds.). *The Grass Crop - The Physiological Basis of Production*. London: Chapman and Hall. pp 129 - 177.

Petrasovits I. 1990. General review on drought strategies. International Congress on Irrigation and Drainage. (°14, 1990 Rio de Janeiro, Brazil). Proceedings. Rio de Janeiro, Brazil. pp 1 - 11.

Qian YL, Fry JD, Upham WS. 1997. Rooting and drought avoidance of warm- season turfgrasses and tall fescue in Kansas. *Crop Science*. 37(3): pp 905 - 910.

R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Scheneiter O, Améndola C. 2012. Tiller demography in tall fescue (*Festuca arundinacea*) swards as influenced by nitrogen fertilization, sowing method and grazing management. *Grass and Forage Science*. 67(3): pp 426 - 436.

Stringer WC, Wolf DD, Blaser RE. 1981). Summer regrowth of tall fescue: stubble characteristics and microenvironment. *Agronomy Journal*. 73(1): pp 96 - 100.

Sugiyama S, Yoneyama M, Takahashi N. 1985. Canopy structure and productivity of festuca arundinacea Schreb. swards during vegetative and reproductive growth. *Grass and Forage Science*. 40(1): pp 49 - 55.

Thom ER, Waugh CD, McCabe RJ. (1998). Growth and persistence of perennial and hybrid ryegrasses when grazed by dairy cows in the central Waikato region of New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 41(4): pp 477 - 486.

Thom ER, Bryant AM. 1993. Effects of grazing management on the grass tiller density characteristics of a ryegrass/white clover dairy pasture. International Grassland Congress (17°, 1993, Nueva Zelanda) Proceedings. Palmerston North, Nueva Zelandia: New Zealand. pp 877 - 878.

Thom ER. 1991. Effect of early spring grazing frequency on the reproductive growth and development of a perennial ryegrass tiller population. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 34(4): pp 383 - 389.

- Thornthwaite CW, Matter JR. 1955. The Water Balance. Publications in Climatology. 8(1): 104p.
- Valentine I. and Matthew C. 1999. Plant growth, development and yield. En: White J. and Hodgson J. (Eds.) New Zealand pasture and crop science. Oxford, Cambridge University Press. pp 11 – 27.
- Volaire F, Thomas H, Lelievre F. 1998. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist*. 140(3): pp 439 - 449.
- West CP, Oosterhuis DM, Wullschlegel SD. 1990. Osmotic adjustment in tissues of tall fescue in response to water deficit. *Environmental Experimental Botany*. 30(2): pp 149 - 156.
- Xia J. 1991. The effects of defoliation on tissue turnover and pasture production in perennial ryegrass, prairie grass and smooth brome grass pasture: PhD Thesis. Massey, New Zealand. Massey University. 173p.
- Xia JX, Hodgson J, Matthew C, Chu ACP. 1990. Tiller population and tissue turnover in a perennial ryegrass pasture under hard and lax spring and summer grazing. Proceedings of the New Zealand Grassland Association. 51: 119–122
- Xu Q, Huang B. 2001a. Morphological and physiological characteristics associated with heat tolerance in creeping bentgrass. *Crop Science*. 41(1): pp 127 - 133.
- Xu Q, Huang B. 2001b. Lowering soil temperatures improves creeping bentgrass growth under heat stress. *Crop Science*. 41(6): pp 1878 - 1883.