

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

FRECUENCIA E INTENSIDAD DE DEFOLIACIÓN DE *Paspalum dilatatum*
Poiret Y *Paspalum quadrifarium* Lamarck EN CAMPO NATURAL Y CAMPO
NATURAL MEJORADO

por

María Fernanda PLATERO STIRLING
María Fernanda RAVASCHIO ARIAS
Karen Astrid SHAW SCHANDY

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2022

Tesis aprobada por:

Director: _____
Ing. Agr. Pablo Boggiano

Ing. Agr. Nicolás Caram

Ing. Agr. Felipe Casalás

Fecha: 12 de julio de 2022

Autores: _____
María Fernanda Platero Stirling

María Fernanda Ravaschio Arias

Karen Astrid Shaw Schandy

AGRADECIMIENTOS

A nuestras familias, por el apoyo brindado a lo largo de toda nuestra carrera.

A nuestros amigos por los buenos momentos compartidos y por acompañarnos durante este proceso.

A nuestro director de tesis, Ing. Agr. Pablo Boggiano por la motivación y la enseñanza que nos brindó, y a la Ing. Agr. Mónica Cadenazzi por la orientación en el análisis de los datos cuantitativos.

A los Ingenieros Agrónomos Felipe Casalás y Nicolás Caram, por la ayuda brindada en la parte práctica y teórica.

Y, por último, a la Estación Experimental Mario A. Cassinoni (EEMAC) por brindarnos el lugar para la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDOS

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VIII
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. OBJETIVO GENERAL	1
1.1.1. Objetivos específicos.....	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	2
2.1. CARACTERIZACIÓN DE PASTURAS NATURALES.....	2
2.2. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA	3
2.2.1. Características morfogénicas.....	5
2.2.1.1 Tasa de aparición foliar (TAF).....	6
2.2.1.2.Tasa de extensión foliar (TEF)	7
2.2.1.3.Vida media foliar	8
2.2.2. Características estructurales	8
2.2.2.1.Tamaño foliar.....	9
2.2.2.2.Densidad de macollos	9
2.2.2.3.Número de hojas vivas por macollo.....	9
2.2.2.4.Índice de área foliar (IAF)	9
2.2.3. Factores ambientales que afectan los procesos morfogénicos y variables estructurales de las pasturas	10
2.2.3.1.Temperatura	10
2.2.3.2.Agua.....	11
2.2.3.3.Nitrógeno	11
2.2.4. Senescencia.....	12
2.3. FACTORES DE MANEJO QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LA PASTURA	13
2.3.1. Mejoramientos extensivos.....	13
2.3.2. Oferta de forraje	15

2.3.3. Método de pastoreo	17
2.4. SELECTIVIDAD ANIMAL	19
2.5. FRECUENCIA E INTENSIDAD DE DEFOLIACIÓN	20
2.5.1. Frecuencia.....	20
2.5.2. Intensidad	21
2.6. CLASIFICACIÓN DE ESPECIES SEGÚN TIPO PRODUCTIVO	22
2.7. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO	24
2.7.1. Características generales	24
2.7.1.1. <i>Paspalum dilatatum</i>	24
2.7.1.2. <i>Paspalum quadrifarium</i>	25
2.7.2. Composición de tejidos	26
2.7.3. Atributos foliares y valor nutritivo	27
3. HIPÓTESIS.....	29
4. MATERIALES Y MÉTODOS	30
4.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES	30
4.1.1. Ubicación y período de evaluación	30
4.1.2. Descripción del sitio experimental	30
4.1.3. Tipo de suelos.....	30
4.2. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS.....	31
4.3. ESPECIES ESTUDIADAS, MARCADO Y MEDICIÓN DE MACOLLOS.....	32
4.4. VARIABLES EVALUADAS	33
4.4.1. Tasa de extensión foliar.....	33
4.4.2. Tasa de senescencia foliar	33
4.4.3. Tasa líquida	34
4.4.4. Número de hojas en extensión (HE).....	34
4.4.5. Número de hojas vivas por macollo (N hojas)	34
4.4.6. Longitud de lámina íntegra (LI)	34
4.4.7. Longitud de lámina media (Lmedia)	34

4.4.8. Lámina verde (LV).....	34
4.4.9. Defoliación media en cm (D tot).....	34
4.4.10. Intensidad de defoliación por hoja (IH).....	34
4.4.11. Intensidad de defoliación por macollo (IM).....	34
4.4.12. Frecuencia.....	35
4.5. MANEJO DEL PASTOREO	35
4.6. OFERTA DE FORRAJE.....	35
4.7. ANÁLISIS DE DATOS	37
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	40
5.1. ANÁLISIS CLIMÁTICO.....	40
5.1.1. Condiciones climáticas y precipitaciones.....	40
5.1.2. Balance hídrico.....	41
5.2. VARIABLES ESTUDIADAS	42
5.2.1. Senescencia y Extensión.....	42
5.2.1.1. Tasa de extensión.....	42
5.2.1.2. Tasa de senescencia	44
5.2.1.3. Tasa líquida.....	44
5.2.1.4. Hojas en extensión (HE)	45
5.2.2. Número de hojas, tamaño de hoja y lámina verde.....	45
5.2.2.1. Número de hojas vivas por macollo.....	45
5.2.2.2. Longitud de lámina íntegra (LI).....	46
5.2.2.3. Longitud de lámina media (Lmedia).....	47
5.2.2.4. Lámina verde (LV)	48
5.2.3. Defoliación en cm e intensidad de defoliación (%).....	49
5.2.3.1. Defoliación media en cm (Dtot)	49
5.2.3.2. Intensidad de defoliación por hoja (IH).....	49
5.2.3.3. Intensidad de defoliación por macollo (IM)	50
5.2.4. Frecuencia de defoliación.....	50

5.3. FRECUENCIA E INTENSIDAD SEGÚN LOS DISTINTOS MOMENTOS DE PASTOREO.....	51
5.3.1. Frecuencia de defoliación según los distintos momentos de pastoreo ...	51
5.3.1.1.Campo natural.....	51
5.3.1.2.Campo natural mejorado.....	52
5.3.2. Intensidad de defoliación según los distintos momentos de pastoreo	53
5.3.2.1.Campo natural.....	53
5.3.2.2.Campo natural mejorado.....	54
6. CONCLUSIÓN	55
7. RESUMEN.....	56
8. SUMMARY	57
9. BIBLIOGRAFÍA	58

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Composición de tejidos (%) de <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i>	26
2. Grupos funcionales basados en CMSF y AFE.....	28
3. Ofertas de forraje (%) para las distintas pasturas (CN y CNM) y bloques (3,4 y 1) a través de los diferentes momentos de muestreo dentro de los períodos de pastoreo.....	35
4. Altura (cm) y disponibilidad de forraje (kg MS. ha ⁻¹) para las distintas pasturas (CN y CNM) y bloques (3,4 y 1) a través de los diferentes momentos de muestreo dentro de los períodos de pastoreo.....	36
5. Resultados estadísticos para las variables evaluadas.....	42
6. Tasa de extensión media (cm.°C ⁻¹) por hoja y por macollo según las especies de estudio.....	43
7. Tasa líquida promedio (cm.°C ⁻¹) por macollo según las especies de estudio.....	44
8. Número de hojas vivas por macollo promedio según especie.....	46
9. Longitud de lámina promedio (cm) según especie y pastura.....	48
10. Longitud de lámina verde (cm) según especie y pastura.....	48
11. Intensidad de defoliación por hoja (%) para <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i>	50
12. Frecuencia de defoliación para las especies en estudio.....	51
13. Frecuencia de defoliación media para <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i> en el CNM.....	52
14. Intensidad de defoliación por hoja (%) para <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i> en el CN.....	53

Figura No.

1. Relación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura.....	6
2. Mapa de suelos del área experimental	31
3. Croquis representativo de la disposición de los bloques y pasturas del diseño experimental.....	32
4. Temperatura máxima, media y mínima (°C) y precipitaciones diarias (mm) en los meses de noviembre y diciembre del 2020 a través de los bloques.....	40
5. Balance hídrico para noviembre y diciembre del 2020.....	41
6. Lámina íntegra promedio en cm para <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i> en el CN y CNM.....	47

1. INTRODUCCIÓN

Uruguay se caracteriza por su alta proporción de campo natural en el total de la superficie, con 11.7 millones de ha (MGAP. DIEA, 2020). Estas pasturas naturales se caracterizan por poseer una alta frecuencia de especies gramíneas, de bajo y mediano porte, baja frecuencia de especies leguminosas, además de otras especies subarborescentes herbáceas y pajizas, en donde predomina la producción primavero-estival (Millot et al., 1987).

Los sistemas exclusivamente ganaderos, abarcan la mayor proporción de la superficie, con un total de 12.871 miles de ha (MGAP. DIEA, 2020). Del total de ha, solo 1.633 miles se encuentran mejoradas con un porcentaje del 12.7%, lo que resta, el 87,3%, es campo natural (MGAP. DIEA, 2020).

Se ha demostrado en trabajos previos, con diferentes métodos de pastoreo y con la introducción de especies, principalmente leguminosas, que hay un aumento en la producción de forraje que conlleva a una mayor ganancia animal. Un manejo inapropiado de la frecuencia e intensidad de pastoreo puede redundar en la pérdida de especies del campo natural y por consiguiente en la degradación del mismo. Sin embargo, es escasa la información que evalúe la interfase planta-animal a través de la frecuencia e intensidad de defoliación de las especies. El presente trabajo aporta al conocimiento de la relación planta- animal a través del estudio de frecuencia e intensidad de pastoreo a nivel de macollas de dos especies nativas.

1.1. OBJETIVO GENERAL

El objetivo general es evaluar variables morfológicas y estructurales, y la frecuencia e intensidad de defoliación de las especies *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* en condiciones de campo natural y campo natural mejorado bajo pastoreo rotativo.

1.1.1. Objetivos específicos

- Cuantificar la frecuencia e intensidad de defoliación en *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* en ocupaciones de 15 días de pastoreo.
- Evaluar las variables morfológicas y estructurales en *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* durante los períodos de pastoreo.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. CARACTERIZACIÓN DE PASTURAS NATURALES

Las praderas naturales son un complejo mosaico constituidas por un número muy grande de especies que cambian sus frecuencias y sus hábitos fisiológicos y ecológicos, adaptándose a las condiciones cambiantes del material geológico, suelo, topografía y efecto del manejo de pastoreo (Berretta, 1996). Estas comunidades vegetales están formadas predominantemente por asociaciones de especies gramíneas de bajo y mediano porte, seguidas por dicotiledóneas donde se destacan las compuestas y leguminosas (Millot et al., 1987). Rosengurtt et al. (1939) afirman que, bajo la aparente homogeneidad de las pasturas naturales, la observación cuidadosa permite distinguir una serie de comunidades vegetales, heterogéneas en composición y estructura. Pudiéndose diferenciar manchones que corresponden a distintos estratos, formados por especies con hábitos de crecimiento y formas vegetativas contrastantes (Rosengurtt, 1979). Cada parche de vegetación presenta variaciones en su densidad, grado de lignificación y composición química. Estas propiedades son importantes para determinar el valor potencial del mismo (Illius y Gordon, citados por Anfuso et al., 2016). Además, la morfología de la dentición va a determinar el grado en que un animal puede tomar e ingerir plantas desde un arreglo espacial de la vegetación (Illius y Gordon, citados por Anfuso et al., 2016)

Una de las limitantes de los suelos del país es la carencia de nutrientes como nitrógeno (N) y fósforo (P). Esto determina la abundancia de las gramíneas de tipo C4 (estivales), que presentan mayor eficiencia en el uso del N y del agua que las de tipo C3 (invernales) (Carámbula, 2008). Dentro de las gramíneas estivales, se destaca el género *Paspalum*, sobre todo la especie *Paspalum dilatatum*, muy difundida en los campos del Uruguay y de excelente producción, con la ventaja de estar adaptada a las condiciones ambientales y a las exigencias del pastoreo (Del Puerto, 1969). En cuanto al valor nutritivo de las pasturas, Carámbula (2008) señala que, si bien no sería limitante en la mayoría de los casos, la digestibilidad es relativamente baja, pudiendo alcanzar valores menores a 50% como consecuencia de los aspectos morfológicos y fisiológicos de las especies estivales predominantes.

En suma, existen características comunes que representan a casi todas las praderas naturales del país, estas son: una baja proporción de leguminosas, y una baja relación entre gramíneas invernales C3 y estivales C4. Por consiguiente, existe una cierta estacionalidad en la oferta de forraje, y las especies invernales menos frecuentes, resultan de gran valor para sobrellevar la crisis invernal, debiéndose favorecer en todos los casos su desarrollo (Carámbula, 1991). Por su parte, Berretta (1996) señala que el predominio de especies de ciclo estival explica la mayor producción de forraje en primavera y verano, y que, si bien en otoño e invierno aumenta la participación relativa de las especies invernales, éstas nunca llegan a superar a las estivales.

La producción de forraje anual varía de acuerdo al tipo de suelo, entre 800 y 4000 kg/ha de MS para suelos superficiales sobre basalto y suelos profundos sobre capas de Fray Bentos respectivamente (Carámbula, 2008). Dicha producción anual se concentra en primavera-verano, siendo en promedio el 80-85 % en campos arenosos y 65% en suelos más pesados. El aporte invernal varía entre 6 a 15 % en campos arenosos y suelos de basaltos respectivamente (Bemhaja, citado por Berretta, 1996). Según Berretta (2000), la productividad primaria presenta una variabilidad muy alta entre y dentro de años en respuesta a la temperatura y principalmente a las precipitaciones. Esta marcada estacionalidad en la producción, acompañada de una carga animal y relación lanar/vacuno constante a lo largo del año, determinan períodos de sobrepastoreo y subpastoreo en épocas de escasez y abundancia de forraje, respectivamente, limitando la productividad del sistema (Carámbula, 1991).

Los animales en pastoreo actúan sobre la pastura a través de la defoliación selectiva de las plantas, del pisoteo, de la deposición de heces y orina y de la dispersión de semillas (Borelli y Oliva, 2001). Entre estas actividades la defoliación es la que modifica en mayor medida a las pasturas, a través de la frecuencia, intensidad y distribución espacial y temporal en relación al estado fenológico de las plantas (Harris, citado por Bordaberry et al., 2017).

La pastura natural, por lo tanto, es un ambiente de pastoreo de alta complejidad para el animal, el cual obtendrá su dieta de forma más o menos eficaz según se presente la estructura determinada por los distintos hábitos de crecimiento de las plantas presentes. Pero, por otro lado, el control de la densidad y categorías o mismo especies animales puede determinar alteraciones en la conformación estructural de la pastura vía adaptaciones plásticas de algunas de las especies constituyentes y/o alteraciones en la composición florística de la misma (Nabinger et al., 2011).

2.2. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA

Las pasturas son entidades dinámicas donde la producción y pérdida de forraje ocurren en forma simultánea, como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia (Hodgson et al., citados por Colabelli et al., 1998). Pirez (2012) señala que, la cuantificación de los procesos de aparición, expansión y senescencia foliar a nivel de macollos en gramíneas (morfogénesis), aporta información básica para comprender la dinámica de la producción y pérdida de forraje.

Según Lemaire y Agnusdei (2000), la fabricación de tejidos foliares está explicada por dos procesos: la producción de asimilados por la fotosíntesis de las hojas y por el uso de asimilados por meristemas foliares para la elaboración de nuevas células en crecimiento y expansión del área foliar. Este es un proceso continuo y está regulado por variables ambientales y las características estructurales de la pastura. A medida que el tejido se acumula en las plantas, está expuesto a envejecer y a la senescencia, la cual

conduce a la acumulación de restos secos y a la posterior descomposición en el suelo (Parsons, citado por Hernández et al., 2017).

Thomas y Stoddart, citados por Colabelli et al. (1998) sostienen que las gramíneas mantienen un sincronismo entre la aparición de una hoja nueva y el comienzo de la senescencia de una hoja vieja, lo cual explica que la velocidad de producción de órganos foliares se relacione directamente con el crecimiento neto de la cubierta vegetal. A su vez, Parsons et al. (1983) afirman que la senescencia está fuertemente ligada al crecimiento foliar y, en ausencia de defoliación, se alcanza un equilibrio entre ambos flujos, bajo condiciones ambientales estables.

El equilibrio entre la tasa de crecimiento y la pérdida cambia con el tiempo, y se ve afectado por la forma en la que se maneja el pasto teniendo un marcado efecto en la forma de las curvas de acumulación. La tasa de crecimiento de forraje determina el potencial de producción de la pastura, pero la cantidad actual consumida por los animales representa el potencial modificado por la eficiencia de utilización, y la distribución entre lo consumido y lo senescente (Parsons et al., 1983).

Es por esto que la optimización de los sistemas de pastoreo no puede concebirse como la maximización independiente de la cantidad de producción de forraje o la ingesta de los animales, sino como el resultado de un compromiso entre los tres flujos de tejido foliar que circulan en pastoreo: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons, citados por Lemaire y Agnusdei, 2000).

En pasturas bajo pastoreo, las láminas son sometidas a defoliaciones discretas, cuya frecuencia e intensidad afectan en gran medida la fisiología de las plantas y, por tanto, la velocidad a la que se producen los nuevos tejidos foliares. La frecuencia con la que una planta es pastoreada determina la presión de pastoreo (Mott, 1960).

Según Briske (1991), las respuestas de las plantas individuales a la intensidad y frecuencia de defoliación implican procesos importantes a nivel de la interfaz planta-animal. A corto plazo, las respuestas fisiológicas relacionadas con la reducción del suministro de carbono resultante de la pérdida de área foliar limitarán la producción de tejido foliar; a largo plazo, las respuestas morfológicas permiten a la planta adaptar su arquitectura y escapar a la defoliación. Así, la plasticidad de las plantas al ajustarse al régimen de defoliación juega un papel central en la regulación tanto de la tasa de producción de tejido foliar nuevo como de la accesibilidad de estas hojas a los animales de pastoreo (Parsons et al., 1983).

2.2.1. Características morfogenéticas

La morfogénesis de las plantas puede definirse como la dinámica de generación y expansión de la planta en el espacio. Esta comprende a la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), la tasa de expansión (crecimiento) y la tasa de senescencia y descomposición, procesos fuertemente condicionados por el ambiente (variaciones en temperatura, nutrición nitrogenada, agua, entre otros factores) (Chapman y Lemaire, 1993).

Durante el desarrollo de una pastura se pueden observar hojas en senescencia, completamente expandidas, emergentes y las que aún no han emergido, insertas en el pseudotallo. Las hojas emergentes o elongando (hojas nuevas) dejan de crecer una vez que la lígula queda expuesta, debido a que la zona de crecimiento intercalar comienza a recibir una clase de radiación diferente, denominándose a esta hoja adulta. Posteriormente se inician los procesos de senescencia, que varían en intensidad de acuerdo a las estaciones del año y los factores ambientales (Gomide, 1997).

Las variables morfogenéticas en un macollo de gramínea se relacionan a los siguientes procesos: la tasa de aparición de hojas, tasa de elongación de hojas y la vida media foliar. Éstas, son las variables que determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo (Davies, citado por Colabelli et al. 1998).

El producto de los caracteres morfogenéticos determina las características estructurales de las pasturas: número de hojas vivas por individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas. Destacándose el rol central de la tasa de aparición de hojas, debido a que controla, en mayor o menor grado, todas las variables estructurales. A su vez, las características estructurales definen el índice de área foliar de las pasturas y con ello la capacidad de capturar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento (Colabelli et al., 1998).

Según Gomide (1997), entender las características morfogenéticas permite la visualización de la curva de producción y acumulación de forraje, y a su vez, la estimación de la calidad del pasto, junto con la posibilidad de recomendación de prácticas de manejo diferenciadas.

En la figura n°1 se observa como la combinación de las variables morfogenéticas determinan la estructura de la pastura por medio de otras tres variables (tamaño de hoja, número de hojas por macollo y la densidad de macollos) llamadas variables estructurales. Las características estructurales de la pastura determinan el índice de área foliar, el cual regula la dinámica de rebrote por medio de la intercepción de la luz (Chapman y Lemaire, 1993).

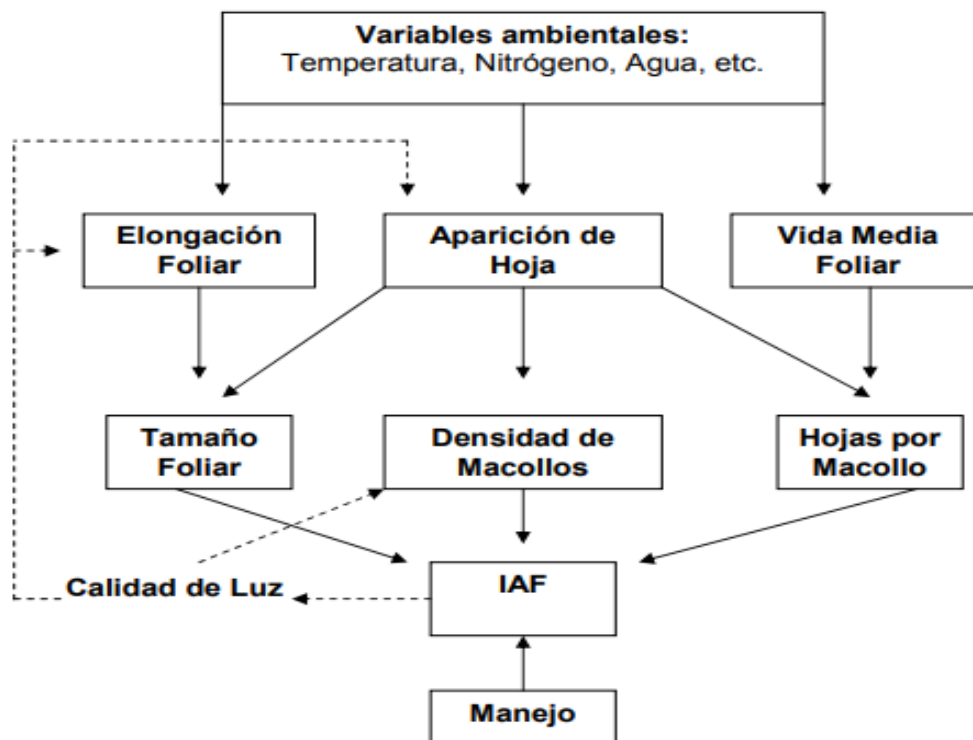


Figura N°1. Relación entre las variables morfológicas y las características estructurales de la pastura. Fuente: tomado de Chapman y Lemaire (1993).

2.2.1.1. Tasa de aparición foliar (TAF)

Es el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo. Dicho intervalo puede ser expresado en días. Sin embargo, debido a la estrecha relación con la temperatura también puede ser calculado como suma térmica (producto del intervalo en días, por la temperatura media diaria del intervalo). En este caso, se denomina filocrón y su unidad es grados día (Colabelli et al., 1998).

Según Nabinger (1999), la velocidad con que son formadas las hojas de un macollo es relativamente constante; de este modo la acumulación de hojas sobre el macollo puede ser representada por una función lineal de acumulación de grados días.

Mitchell y Anslow, citados por Carámbula (2004), afirman que la velocidad de aparición de hojas es influenciada por factores como luz, temperatura y aporte de nutrientes. Según Carámbula (2002), la velocidad de aparición de hojas varía con la estación del año. En invierno, en especies templadas, la aparición de hojas ocurre cada tres semanas con una longitud de vida de ocho a diez semanas mientras que, en primavera y verano, la aparición de hojas puede ocurrir en menos de una semana con una longevidad de cuatro a cinco semanas (Carámbula, 2002).

La tasa de aparición foliar significa un parámetro de gran importancia ya que influye directamente sobre el peso del macollo y sobre la tasa de macollaje (número de macollos/área) (Carámbula, 2002).

La TAF de una especie definirá las características que determinan en gran medida la estructura y flujo de material de las pasturas, generando pasturas funcionales y de diferentes estructuras. En este sentido, las especies con alta tasa de aparición de hojas tenderán a producir un alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos pequeños, generando una densa y corta estructura de la pastura. Inversamente, las especies con baja tasa de aparición de hojas tenderán a producir hojas largas por macollo con una baja densidad de macollos grandes, llegando a una alta estructura de la pastura (Colabelli et al., 1998).

2.2.1.2. Tasa de extensión foliar (TEF)

La tasa de extensión foliar es el incremento en longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo (mm/día) o de suma térmica (mm/°C); siendo la principal expresión de crecimiento de una hoja (Colabelli et al., 1998). La elongación que alcanza una hoja puede ser derivada directamente de la tasa de elongación foliar y la duración del período de elongación. Este último es proporcional al filocrón o intervalo de aparición de dos hojas sucesivas (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Los valores de TEF varían de acuerdo al genotipo, nivel de inserción de la hoja, disponibilidad de agua, temperatura, estación del año y nutrición mineral entre otras (Gomide, 1997).

Etter, citado por Skinner y Nelson (1994) plantean que la extensión de una nueva hoja comienza cuando la hoja en extensión anterior comienza la transición de lámina a vaina en extensión.

Davidson y Milthorpe (1966) plantean que el alargamiento foliar de las gramíneas está limitado a una zona en la base de la hoja en expansión que está protegida por el conjunto de vainas de las hojas más viejas o pseudotallo. En esta área de crecimiento se distinguen tres zonas: multiplicación celular, alargamiento y maduración. Según Skinner y Nelson (1994), la tasa de elongación foliar es una función de la longitud de la zona de alargamiento y de la tasa de elongación por segmento foliar.

Skinner y Nelson (1994) plantean que el crecimiento de las hojas se da en forma acrópeta y tiene diferentes velocidades según los segmentos.

La tasa de aparición de hojas tiene mayor influencia que la TEF sobre el peso de la planta por tener una asociación más estrecha con el macollaje (Gomide, 1997).

2.2.1.3. Vida media foliar

Es el período transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de su senescencia. Puede ser expresada como número de intervalos de aparición de hojas. Las hojas tienen una vida limitada, siendo ésta una característica relativamente estable para cada genotipo. Luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere (Colabelli et al., 1998).

Un aumento en la velocidad de aparición de hojas se acompaña de una reducción equivalente en su duración (Nabinger, 1997). Según Chapman y Lemaire (1996), la longevidad media de las hojas es mayor en otoño-invierno y menor en primavera-verano. Duru y Ducrocq (2000) plantean que la vida media foliar aumenta con la longitud del pseudotallo.

El conocimiento de la duración de vida de las hojas es fundamental en el manejo de las pasturas. Por un lado, indica el tope potencial de rendimiento de la especie (máxima cantidad de material vivo por área) y, por otro lado, es un indicador fundamental para la determinación de la intensidad de pastoreo en sistemas continuos o la frecuencia de pastoreo en un sistema rotativo (Nabinger, 1996). Según Chapman y Lemaire (1996) la vida media foliar determina en gran medida la proporción y cantidad de la producción de forraje bruto, que puede ser efectivamente cosechada en un manejo programado de la defoliación.

Factores ambientales, como estrés hídrico y disponibilidad de nitrógeno, también afectan la longevidad de las hojas. Ante situaciones de sequía o de severo déficit de nitrógeno se acelera la senescencia y, por lo tanto, la vida media de las hojas es más breve y disminuye la cantidad de hojas vivas por macollo (Colabelli et al., 1998).

2.2.2. Características estructurales

La tasa de aparición y elongación de hojas y la vida media foliar, son las variables que determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo (Davies, citado por Colabelli et al., 1998).

Las características estructurales de las pasturas son: número de hojas vivas por individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas (Colabelli et al., 1998). Estas tres características estructurales determinan el índice de área foliar (IAF) de la pastura, el cual es el principal factor que influye en la intercepción de la luz y por medio de esto en la dinámica de rebrote de la canopia. A su vez, el IAF define la capacidad de capturar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento cambiando la calidad de la luz dentro del forraje, pudiéndose modificar algunas variables morfogenéticas como la tasa de elongación foliar y el número de macollos. A causa de esto pueden variar algunas características estructurales de la pastura como la densidad y el tamaño del macollo (Colabelli et al., 1998).

2.2.2.1. Tamaño foliar

El tamaño foliar está determinado por la relación entre la tasa de elongación foliar y la tasa de aparición foliar, porque para un genotipo dado la duración del período de elongación para una hoja, es una fracción constante del intervalo de aparición foliar (Chapman y Lemaire, 1996).

2.2.2.2. Densidad de macollos

La densidad de macollos está en parte relacionada con la tasa de aparición foliar, la cual determina el número de sitios potenciales para la aparición de macollos (Colabelli et al., 1998). Por lo tanto, genotipos con alta TAF tienen un alto potencial de macollaje determinando una pastura con una densidad de macollos más elevada que aquellas con baja TAF (Colabelli et al., 1998).

La densidad de macollos en praderas bajo pastoreo es la resultante del equilibrio entre la tasa de aparición y la tasa de muerte de macollos. La mayor causa de muerte es la remoción de ápices por el pastoreo animal. Otra importante causa de muerte de macollos en pasturas densas es la falta de carbono como resultado de la competencia por luz (Chapman y Lemaire, 1996).

2.2.2.3. Número de hojas vivas por macollo

Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas por macollo y llegado a ese número por cada hoja que se produce, muere la hoja más vieja (Davies, citado por Colabelli et al., 1998). El número de hojas por macollo es producto de la vida media foliar y la tasa de aparición de hojas (Chapman y Lemaire, 1996). Como dentro de cada especie la respuesta a la temperatura, en la vida media foliar, tasa de aparición foliar y senescencia foliar son similares, existe un número máximo de hojas características para cada especie (Lemaire, citado por Cecchini, 2012).

Según Leconte (1986) el número de hojas por macollo puede variar en casos de estrés hídrico o nitrogenado por un aceleramiento de los procesos de senescencia, que se da independientemente de los mecanismos de crecimiento foliar, y que puede llevar a una ligera modificación del número máximo de hojas por macollo.

2.2.2.4. Índice de área foliar (IAF)

El IAF es la expresión numérica resultado de la división del área de las hojas de un cultivo expresado en m^2 y el área de suelo sobre el cual se encuentra establecido, también expresado en m^2 . El IAF permite estimar la capacidad fotosintética de las plantas y ayuda a entender la relación entre acumulación de biomasa y rendimiento bajo condiciones ambientales en una región determinada (INTAGRI, 2016).

A medida que el IAF aumenta, menor será la cantidad de luz que llegue al suelo y mayor será la tasa de crecimiento. Cuando prácticamente toda la luz es interceptada, la tasa de crecimiento es máxima y el valor del IAF se denomina IAF óptimo (Beguet et al., 2001).

Beguet y Bavera (2001) plantean que valores de IAF elevados significan pérdida de forraje. En el otro extremo, condiciones de sobrepastoreo darán valores de IAF reducidos, significando rebrotes muy lentos, con agotamiento de la planta y menor producción de forraje.

2.2.3. Factores ambientales que afectan los procesos morfogénéticos y variables estructurales de las pasturas

2.2.3.1. Temperatura

De acuerdo con Colabelli et al. (1998) “la velocidad de un proceso morfogénético es proporcional al incremento de temperatura, por encima de un umbral por sobre el cual la planta responde desarrollándose y/o creciendo”. Entre los factores ambientales, la temperatura es el factor frente al cual las plantas responden de forma inmediata (Colabelli et al., 1998).

Según Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei (2000), el uso de asimilados por los meristemas foliares está directamente relacionado por la temperatura, que define las tasas de división y expansión celular.

En cuanto a la TAF, para la mayoría de las especies C3 existe una respuesta lineal a la temperatura con un umbral de entre 3 a 5 °C. Para las especies C4 el umbral de temperatura es mucho mayor siendo de 8 a 9°C. La existencia de este umbral diferente a 0°C implica el uso de temperaturas base de 4°C para especies C3 y 8,5°C para especies C4, para poder expresar el filocrón en grados-día. Cuando el umbral de temperatura de la especie se vuelve distinto a cero, un valor de filocrón expresado en base 0°C tenderá a disminuir con el aumento de la temperatura media diaria (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La TEF, al igual que la TAF, aumenta proporcionalmente con la temperatura, siendo generalmente exponencial la relación entre ambas variables (Colabelli et al., 1998). Entre las especies C3 puede distinguirse como la *Stipa nessiana* responde a la temperatura, observándose bajas TEF en bajas temperaturas y una alta respuesta en TEF cuando la temperatura aumenta. A su vez puede distinguirse como las especies C3 mantienen mayores TEF que las especies C4 en primavera en un rango de temperaturas de entre 12.5°C a 17.5 °C en la región de la pampa (Lemaire y Agnusdei, 2000).

A medida que aumentan las temperaturas medias con el avance estacional, lo hacen simultáneamente la TAF y TEF. Dado que el número máximo de hojas por macollo tiende a ser constante para cada especie, la VMF se acorta, lo que significa un aumento de

la tasa de senescencia y un mayor recambio de tejidos frente a aumentos de la temperatura (Colabelli et al., 1998).

Para una misma temperatura pueden existir diferencias en las variables morfogénicas según la estación del año, observándose que, la extensión foliar en primavera es mayor que la que se observa en otoño. Con el alargamiento de los días, y el incremento de radiación incidente y temperatura, tiende a aumentar también el largo final de las hojas. Por el contrario, el tamaño final disminuye con acortamiento de los días y las tasas decrecientes de temperatura e irradiación que se suceden del verano hacia el otoño (Colabelli et al., 1998).

2.2.3.2. Agua

El déficit hídrico afecta negativamente la expansión del área foliar. Lo que significa que en situaciones de restricción hídrica se reduce la TEF, y las hojas desencadenan un menor tamaño final que si estuviesen en situación hídrica no limitante (Colabelli et al., 1998). Además, en condiciones de deficiencia hídrica, puede disminuir la tasa de macollaje y el número de hojas vivas por macollo, aumentando simultáneamente la senescencia de hojas y macollos. Por esto, en estas situaciones la VMF tiende disminuir y las pasturas suelen ser menos densas (Turner y Begg, citados por Colabelli et al., 1998).

Esta disminución de crecimiento provocada por la falta de agua, determina una reducción del área foliar y una disminución en la cantidad de energía lumínica interceptada. Esto significa una menor eficiencia de conversión de la energía por una disminución de la fotosíntesis de las hojas, y a su vez, un aumento de fotoasimilados con destino a los órganos radiculares (Durand et al., citados por Tricot, 2017). Colabelli et al. (1998) coinciden con esto, afirmando que los efectos del déficit hídrico sobre las variables morfogénicas inciden sobre el desarrollo del IAF. Explicando que, la reducción de la tasa de crecimiento de una pastura puede deberse a la menor cantidad de energía lumínica interceptada por cultivos carentes de agua respecto a cultivos desarrollados bajo situaciones hídricas no limitantes.

2.2.3.3. Nitrógeno

La disponibilidad de nitrógeno es uno de los factores que más limita el crecimiento de gramíneas forrajeras. El aumento de la oferta de nitrógeno genera incrementos en la TEF y por consiguiente en la proporción de radiación incidente interceptada por el cultivo, lo que se traduce en mayor crecimiento y acumulación de forraje (Mazzanti, citado por Hernández et al., 2017).

Según Gastal, citado por Cruz y Boval (2000), la disponibilidad de nitrógeno tiene un marcado efecto en la TEF, destacando valores tres a cuatro veces menores cuando hay deficiencias significativas de este nutriente comparado con un nivel no limitante. Este

efecto depende de la acumulación de este nutriente en la zona de elongación de la hoja, más específicamente en la división celular. MacAdam et al., citados por Hernández et al. (2017) plantean que el aumento en la TEF dado por el agregado de nitrógeno, se manifiesta a través de un aumento en el número de células epidérmicas maduras por día y aumentos en el porcentaje de células mesófilas en división. Entonces, el impacto del nitrógeno en la tasa de expansión foliar, se relaciona más con el efecto del nutriente en la producción celular que con la TEF (MacAdam et al., citados por Hernández et al., 2017).

Además de la TEF, el largo final de hojas aumenta considerablemente con la nutrición nitrogenada (Lemaire y Chapman, citados por Cruz y Boval, 2000). Este efecto positivo puede explicarse por incrementos en la TEF y en la duración de la elongación foliar en respuesta a este nutriente (Lemaire y Chapman, citados por Cruz y Boval, 2000). Según Wilman y Wright, citados por Hernández et al. (2017), el tamaño de lámina en cultivos fertilizados con nitrógeno puede ser casi el doble, sin que exista reducción en el número de hojas, siempre que la defoliación no sea demasiado laxa.

Por otro lado, la TAF muestra una ausencia de efectos significativos en relación a la respuesta de esta variable a la disponibilidad de nitrógeno (Wilman y Wright, citados por Colabelli et al., 1998). Hernández et al. (2017) tampoco obtuvo diferencias significativas en TAF entre tratamientos con 0, 60 y 120 unidades de nitrógeno en primavera. Gastal y Lemaire, citados por Cruz y Boval (2000), plantean que el nitrógeno afecta ligeramente la TAF, siendo levemente mayor con altos niveles de nitrógeno que con niveles bajos, pero sin mostrar diferencias estadísticas entre estos.

Sin embargo, en relación al macollaje, se ha demostrado que es fuertemente estimulado por la nutrición nitrogenada, favoreciendo la producción de nuevos macollos (Colabelli et al., 1998). Altas disponibilidades de nitrógeno pueden incrementar la proporción de macollos y consecuentemente la tasa de macollaje sin modificar la TAF. A pesar de esto, independientemente de cualquier efecto a este nutriente, la tasa de macollaje depende de la TAF y el potencial de macollaje para cada especie depende de variaciones interespecíficas en TAF (Cruz y Boval, 2000).

2.2.4. Senescencia

La senescencia foliar es la vía de mayor importancia de la pérdida de calidad nutritiva de las pasturas forrajeras. Una vez alcanzada la expansión foliar, y alcanzado el lapso de la acumulación de 300 y 600°Cd, las hojas formadas al inicio del período de rebrote comienzan a redistribuir los compuestos solubles hacia las hojas más jóvenes. Para especies nativas como *Paspalum dilatatum*, el intervalo de defoliación para evitar la caída de la calidad nutritiva es de 2,7 a 3,7 hojas por macollo dependiendo la estación del año (Agnusdei et al., 1998).

Una vez que la lámina está completamente extendida, la fotosíntesis comienza a disminuir y empieza la descomposición de esa hoja. La caída en la tasa fotosintética con el correr del tiempo comienza siendo gradual y termina siendo abrupta en el final de la vida de la hoja (Woledge y Jewis, 1969). Esta disminución en la fotosíntesis es la causa de la pérdida de peso de las hojas. El proceso de senescencia comienza en la punta superior de la lámina y va avanzando hacia la base (Langer, 1972).

Las variables que afectan la senescencia son: el clima, el nitrógeno y la especie. Con respecto al nitrógeno, cuando hay déficit del mismo, los compuestos nitrogenados de las hojas viejas se trasladan hacia las hojas jóvenes en crecimiento, produciéndose así la senescencia de las hojas más viejas, reduciendo su vida media foliar (Tisdale y Nelson, citados por Hernández et al., 2017). Con este proceso se recicla un 75-80 % del nitrógeno foliar (Lemaire y Culleton, citados por Hernández et al., 2017). Según Hernández et al. (2017), con una aplicación de 120 kg N la senescencia disminuye.

En cuanto a la variable climática, en condiciones de déficit hídrico la vida media foliar tiende a ser más corta, debido a que hay un incremento en la tasa de senescencia y una disminución de la tasa de macollaje y de número de hojas vivas por macollo (Carámbula, citado por Hernández et al., 2017).

2.3. FACTORES DE MANEJO QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LA PASTURA

2.3.1. Mejoramientos extensivos

Dentro de las alternativas tecnológicas disponibles para disminuir la estacionalidad de las pasturas naturales se han utilizado a lo largo de los años, mejoramientos por introducción de especies leguminosas en conjunto con fertilización fosfatada (Luberriaga y Robuschi, 2019).

La introducción de especies leguminosas de producción invernal y estival, no sólo busca aumentar la producción de forraje directamente por un aumento en la proporción de estas especies en el invierno, sino que también persigue un aumento en los niveles de nitrógeno en el suelo (por medio de la fijación simbiótica del N atmosférico en asociación con los rizobios específicos), para lograr promover el crecimiento de las especies más productivas y exigentes presentes en el tapiz (Luberriaga y Robuschi, 2019). Significando un mayor dinamismo del sistema y una mejora en rendimiento y calidad de la pastura (Milot et al., 1987).

Según Carámbula (1992), la leguminosa es la llave principal para introducir económicamente el nitrógeno en el ecosistema y de esa forma alcanzar una producción importante de forraje de buena calidad. Para ello es imprescindible en primer término, suplir el mínimo de fertilizante fosfatado necesario para obtener una población de

leguminosas adecuada, que favorezca una entrega continua de nitrógeno al tapiz del campo natural.

La estrategia de este tipo de mejoramientos consiste en utilizar al máximo la pastura natural como soporte principal, siendo complementada por la inclusión en el tapiz de especies forrajeras cultivadas. Esta sociedad de especies conduce a alcanzar producciones de materia seca que duplican y triplican la del campo natural (Carámbula, 2008). Si las leguminosas introducidas en el ecosistema se combinan en forma exitosa con las gramíneas nativas, se logra proveer una pastura productiva y estable, sin afectar el equilibrio de las especies y evitando el avance de las malezas presentes (Carámbula, 1992).

La transferencia de nitrógeno de las leguminosas a las gramíneas asociadas a la pastura, logra cambios graduales hacia un incremento en la proporción de gramíneas C3. Esta transferencia se da a través de la materia orgánica del suelo, como consecuencia de la muerte y descomposición de la parte aérea, raíces y nódulos, que generan alteraciones en las condiciones de crecimiento por el aumento en la fertilidad del suelo (Carámbula, 1992).

Luego de un período de consolidación del mejoramiento, junto con la práctica de un manejo controlado del pastoreo, se da una mejora en las condiciones físicas del suelo, y además se establecen condiciones en las que se manifiestan gramíneas productivas, aumentando la presencia de especies invernales, de los pastos finos y tiernos nativos y naturalizados. Con estas condiciones en algunos campos las especies invernales como *Poa lanígera*, *Stipa setigera*, *Piptochaetium stipoides* y *Adesmia bicolor* incrementan su frecuencia, haciendo que la vegetación del mejoramiento sea más invernal que la del campo que le dio origen (Berretta y Levratto, 1990, Bemhaja y Berretta, citados por Risso, 1998). Mediciones invernales realizadas por Risso et al. (2002) en campos naturales mejorados determinaron un aumento del 50 % en la contribución específica para especies finas y tiernas finas, luego de 5 años de comenzado el mejoramiento. Por otra parte, Berretta (1998) observó que con la introducción de *Trifolium repens* la contribución de especies invernales aumentó de 63 % a 78,5 % de un año a otro.

En el caso de las malezas enanas, su mayor frecuencia se registró durante el primer año, descendiendo en los años sucesivos. En la medida que las leguminosas tienden a desaparecer, a partir del tercer año, los restos secos aumentan explicado por un aumento en el aporte de las gramíneas nativas (Bemhaja, 1998).

Según Bemhaja (1998), la calidad de la pastura del campo natural mejora con la intersembrado de leguminosas, explicado por un menor contenido de fibra detergente neutro (FDN) y fibra detergente ácido (FDA), así como una mayor concentración de proteína cruda (PC). En cuanto al contenido de la última, duplican los valores del campo natural durante primavera y es 3 a 5 % superior durante el verano. A su vez esta mejora es superior a la que se obtiene con la aplicación directa de nitrógeno. Carámbula (2008) coincide con que el mayor potencial nutritivo de las leguminosas sobre las gramíneas se debe a una menor concentración de paredes celulares y una mayor densidad del líquido celular.

Significando una digestión más rápida de la materia seca, y por consiguiente un menor tiempo de retención de la ingesta, lo que conduce, precisamente, a un mayor consumo.

El máximo consumo de leguminosas se obtiene a valores más bajos de disponibilidad de forraje que aquellos de gramíneas, asociado a dos factores: la mayor tasa de consumo y consumo por bocado logrado por animales sobre leguminosas en comparación con gramíneas y al mayor consumo de leguminosas que de gramíneas ligado a la mayor tasa de pasaje en el rumen de las leguminosas (Montossi et al., 1996). El pasaje de la ingesta por el tracto digestivo, y en especial por el rumen, depende de la composición química y estructural del forraje (Thornton y Minson, citados por Carámbula, 2008). Por lo tanto, el tiempo de retención, es decir el tiempo que lleva a la desaparición de la ingesta por digestión, es variable con el forraje en cuestión. Así, mientras en trébol blanco esto sucede en 6 horas, en raigrás lleva 12 horas y en pajas 30 horas (Poppi et al., citados por Carámbula, 2008).

De acuerdo con Holmes, citado por Carámbula (2008), cuando dominan las gramíneas, el consumo es de 2,4 a 2,6 % del peso vivo, mientras que con leguminosas este puede alcanzar 3,0 %. Este comportamiento confirma una vez más que la inclusión de leguminosas puede conferir grandes beneficios en el desempeño animal, siempre que se pueda controlar o minimizar el meteorismo.

2.3.2. Oferta de forraje

La oferta de forraje (OF) es la variable que mejor relaciona la disponibilidad de forraje (kg MS) y la carga animal (kg PV) (Sollenberger et al., 2005), resultando en la principal herramienta para controlar la intensidad de pastoreo en los sistemas de producción (Maraschin et al., 1997). Un aumento en la carga animal provoca una mayor intensidad de pastoreo junto con una mayor frecuencia de defoliación (Pinchak et al., citados por Da Cruz, 1998).

Ofertas de forraje contrastantes generan disponibilidades de forraje contrastantes y cambios en la estructura de la pastura (Neves et al., 2009). En estos casos es modificada la selectividad animal, definida a través de la frecuencia e intensidad que visitan los sitios de alimentación (Gonçalves et al., 2009) y la composición química del forraje cosechado por los animales (Piaggio, 1994).

Según Nabinger et al. (2011), altas OF determinan una alta disponibilidad de forraje, que excede a la demanda animal y conduce a que la selectividad incremente. En estas situaciones existe cierta heterogeneidad en calidad o palatabilidad de la pastura y los animales cosechan algunas áreas y rechazan otras (Galli et al., 1996). Ring et al. (1985) señalan que cuando el forraje es excedente, la probabilidad de que un área previamente defoliada sea nuevamente visitada será mayor respecto a una no defoliada. En esta situación, los animales seleccionan forraje joven en relación a maduro. Como resultado, en el tapiz se desarrollan manchones de alta cantidad y baja calidad, y de baja cantidad y

alta calidad; y el animal vuelve a seleccionar los manchones ya pastoreados mientras los manchones de alta cantidad son subpastoreados y tienden a endurecerse con la acumulación de material muerto (Ring et al., 1985). Los animales entonces, tienden a concentrar su atención en las comunidades que permiten maximizar la tasa de cosecha de forraje verde, independientemente de las especies que la componen (Coleman et al., 1989).

Aumentos en la asignación de forraje también significa un aumento en la cantidad de forraje consumido además de la calidad por mayor selección (Mezzalira et al., 2010). Piaggio, citado por Do Carmo (2013) registró que por cada kg de forraje extra ofrecido el consumo de forraje incrementa de 0,11 a 0,27 kg de MS. Estos incrementos en el consumo, con incrementos en la masa de forraje, pueden ser explicados por mejoras en la facilidad de aprehensión e ingestión del forraje, o por mayor oportunidad de selección resultando en una mayor concentración de nutrientes en la dieta (Hodgson, citado por Anfuso et al., 2016). Gonçalves et al. (2009) señala que, a medida que aumenta la altura del forraje, se dan aumentos en la profundidad de bocado favoreciendo a un aumento en la cantidad de forraje removido por bocado.

Por el contrario, cuando la asignación de forraje es menor a dos veces el consumo potencial, el consumo de forraje cae marcadamente (Hodgson, 1984). En este caso, los animales son forzados a pastorear en estratos bajos y deben modificar su comportamiento en pastoreo en respuesta a los cambios en las condiciones de la pastura para mantener niveles adecuados de consumo (Jamieson y Hodgson, 1979). En pasturas sobrepastoreadas, el tiempo diario de pastoreo puede aumentar en más de dos horas en relación a una pastura en condiciones de alta oferta (Mezzalira et al., 2010). Este aumento en la actividad diaria de pastoreo es consecuencia de la disminución del número de comidas y aumento del tiempo de duración de cada comida debido a la limitación de la profundidad del bocado impuesta por la altura del estrato inferior del pasto (Mezzalira et al., 2010).

Según Mezzalira et al. (2010), el número de estaciones alimentarias decrece linealmente con el aumento de la oferta de forraje en función de la masa de forraje. En condiciones de baja oferta de forraje el número de estaciones alimentarias visitadas, es similar al número potencial de sitios existentes. En tales condiciones la selectividad es prácticamente cero. Al aumentar la oferta, el número de sitios visitados disminuye en relación al número de sitios potencialmente disponibles, lo que significa una mayor selectividad. La diferencia entre el número de sitios visitados y el número de sitios potenciales refleja el proceso de selección de los mejores sitios. Se observa un incremento de selectividad hasta 10 % de oferta, cuando la pastura presenta 6 cm de altura y la frecuencia de matas es superior a 30 %. A partir de ese punto, con una frecuencia de matas cercana a 40 %, ocurre una inversión en el proceso, y los animales pasan a utilizar una cantidad de sitios mayor que el promedio disponible y la selectividad disminuye (Mezzalira et al., 2010).

En altas OF una mayor altura del pasto puede presentar una elevada dispersión de hojas en la parte superior de la pastura restringiendo la ingestión diaria por un aumento en el intervalo de tiempo entre bocados sucesivos (Nabinger y Carvalho, 2009). Gonçalves et al. (2009) plantea que se dan aumentos en el peso de bocado hasta una altura de forraje de alrededor de 9,5 cm. A partir de la misma, la profundidad de bocado de los animales no es capaz de compensar la poca densidad de forraje y la alta dispersión de láminas de los estratos superiores, por lo que se ven obligados a recoger una menor cantidad de hojas por bocado cosechando una menor cantidad de materia seca, y reduciendo el peso de bocado.

Ofertas de forraje moderadas posibilitan defoliaciones relativamente frecuentes, sin ser severas, manteniendo un IAF adecuado para una captura eficiente de radiación incidente, posibilitando una alta capacidad de rebrote de las plantas. La OF más adecuada para una mejor eficiencia de utilización depende de las especies que componen la pastura, de las condiciones edafológicas y del manejo de pastoreo adoptado (Da Cruz, 1998).

2.3.3. Método de pastoreo

El manejo de pastoreo está influenciado por dos principales factores: la carga animal y el método de pastoreo. La decisión más importante es determinar la dotación adecuada a cada tipo de campo para lograr los objetivos de producción sin alterar el ecosistema (Holechek et al., Heady y Child, citados por Berretta, 1996). Cuando la dotación está ajustada al potencial de las pasturas y el método de pastoreo incluye períodos de descanso, los campos se mantienen en buena condición, con variaciones debidas a los cambios estacionales, logrando un ecosistema de alta estabilidad, que puede recuperarse luego de impactos violentos como la sequía (Berretta, 1996).

Cada pastura tiene una producción potencial que va a determinar la capacidad de carga; es decir la máxima dotación para alcanzar un objetivo de desempeño animal, con un método de pastoreo específico, que puede ser aplicada en un período definido sin deteriorar el ecosistema (Mott, 1960). El mayor problema en desarrollar un criterio de carga óptima para el manejo de las pasturas naturales, es la necesidad de preservar el forraje para utilizarlo en momentos en que el crecimiento del mismo esté limitado por factores ambientales (McNaughton, citado por Berretta, 1996). A su vez, el efecto del pastoreo puede favorecer o perjudicar la producción de forraje, siendo necesario realizar combinaciones en intensidad y frecuencia de defoliación para las cuales existe una adecuada productividad sin deteriorar las pasturas (Nabinger et al., 2007).

En cuanto al método de pastoreo, la alternativa al continuo es el rotativo, que se basa en la ocupación secuencial de los animales que rotan entre un número variable de potreros, implicando períodos de ocupación y de descansos (Milot et al., 1987). El momento del período de descanso de la pastura puede ser tan importante como el momento de pastoreo, ya que el beneficio del descanso no puede desarrollarse si toma lugar durante

una época en que la planta es fenológicamente incapaz de crecer o las condiciones ambientales limitan crecimiento. Tiempos adecuados de pastoreo y descanso basados en los patrones del clima dentro de la estación y en la fenología de especies de plantas presentes en el tapiz, pueden tener efectos en la composición botánica y productividad de pasturas (Laca, 2009).

Con respecto a la composición botánica, los pastoreos intensos y frecuentes favorecen el desarrollo de especies de porte rastrero y estolonífero, capaces de evadir el pastoreo ya que mantienen sus puntos de crecimiento a nivel del suelo y presentan en los estratos inferiores un área importante de tejido fotosintético que les posibilita el rebrote. Por otro lado, mayores períodos de descanso, aumentan el número de leguminosas y especies cespitosas como *Paspalum quadrifarium* y *Paspalum dilatatum* (Berretta, 2005).

Según Cangiano (1997), se debe considerar el ciclo productivo de las especies a promover, ya que cuando las mismas están en activo crecimiento, pastoreos intensos y frecuentes disminuyen su capacidad competitiva. Para aumentar la relación de gramíneas invernales/estivales, los períodos de descanso deberían ser más largos en invierno y principios de primavera, y más cortos en verano. Esto se debe a las diversas respuestas de las especies al clima que se da a lo largo del año (Boggiano et al., 2005). Según Ayala y Bermúdez (2005), a medida que el pastoreo es más intenso y menos frecuente, la producción invernal aumenta. En el caso de la primavera, la producción aumenta cuando se disminuye la frecuencia, hasta los 90 días, mientras que el grado de intensidad no tiene un resultado significativo sobre la producción.

En pastoreos de corta duración la habilidad de los animales de seleccionar forraje de alta calidad se ve disminuida. Si bien los animales entran a la parcela con una dieta de relativa alta calidad, la misma se ve disminuida abruptamente en las primeras 20 horas de pastoreo (Olson et al., 1989). Cuando los animales están restringidos a un área limitada y pastorean por un corto período de tiempo, raramente hojas o macollas individuales serán completamente defoliadas por un único bocado. Más bien la pastura es consumida en una serie de pasos por lo que las macollas serán pastoreadas en varias ocasiones en el curso del día (Hodgson, 1985). Las chances de defoliación son incluso mayores para dos hojas jóvenes en una macolla que para cualquier hoja vieja, simplemente como consecuencia de su posición en el canopeo de la pastura (Hodgson, 1985).

Por otro lado, en pastoreo continuo puede no presentarse una defoliación intensa y frecuente. Wheeler y Campbell, citados por Rendón (1968) demostraron que con una carga de 75 animales por ha se defolia un mismo macollo con intervalos de 7-8 días. Mientras que con una menor carga de 47 animales por ha lo hacen cada 11- 14 días. Hart et al. citado por Derner et al. (1994) encontró que la frecuencia de defoliación fue similar entre pastoreo continuo y rotativo.

2.4. SELECTIVIDAD ANIMAL

La selectividad se define como la proporción relativa del forraje seleccionado dividido por la disponibilidad relativa de ese forraje en el campo (Senft, citado por Laca et al., 2010). La misma hace referencia a factores inherentes de la planta que provocan una respuesta en el animal (Boggiano, 1995).

La preferencia relativa expresada por los animales dentro de comunidades de plantas depende de distintos factores, como ser la abundancia relativa, características morfológicas y fenológicas, la disposición de las especies en la pastura, y la especie animal en evaluación (Boggiano, 1995). En los distintos sitios de la pastura, la calidad nutritiva de las plantas y la relación hoja/tallo y vivo/muerto varían afectando la selección animal (Launchbaugh et al., citados por Anfuso et al., 2016). La calidad nutricional de la planta afecta directamente el consumo y su tasa, influyendo en la selección y en la velocidad de procesamiento del alimento en el tracto digestivo (Galli et al., 1996). Entre otras cosas, la calidad nutricional de una planta es afectada por la edad de la misma. Plantas más jóvenes en estado vegetativo presentan menor contenido de materia seca, mayor contenido de proteína bruta, mayor proporción hoja/tallo, y menor cantidad de fibra. Todos estos atributos son favorables para la selección del animal, favoreciendo el consumo de las mismas (Gammon et al., Truscott et al., Gesshe et al., Shewmaker et al., O'reagain citados por Boggiano, 1995).

En la zona de mayor preferencia, la vegetación en general es verde, baja, compuesta esencialmente por láminas; mientras que las de menor preferencia se presentan con vegetación más alta y elevada presencia de material senescente. A partir de la defoliación selectiva, el animal genera diferentes estructuras que a su vez afectan la selectividad animal con el pasar del tiempo (Carvalho et al., 2000).

Cuando existe un exceso de forraje con respecto a la demanda del animal y hay heterogeneidad, ya sea en atributos estructurales o de valor nutritivo, los animales tienen oportunidad de seleccionar, cosechando algunas partes de la planta y rechazando otras (Cangiano, 1997). Si por otro lado el forraje presenta poca variabilidad en calidad, el animal selecciona por una mayor cantidad de forraje, tendiendo a maximizar la tasa de consumo (Distel et al., citados por Cangiano, 1997).

La accesibilidad de las hojas afecta el tamaño de bocado, ya que, por ejemplo, si hay una alta relación hoja/tallo, el animal va a realizar muchos bocados chicos, pero en el caso que haya menos tallos y mayor proporción de hojas, el animal va a realizar bocados de mayor tamaño. Esto es debido a que los tallos actúan como una barrera mecánica, impidiendo el acceso de los animales al tracto inferior de la pastura. En el caso de las gramíneas, una menor cantidad de tallos se asocia con una mayor preferencia (Boggiano, 1995). A su vez se observó que la altura de la pastura también afecta la selectividad animal,

ya que, para el caso de los bovinos, se observó una mayor preferencia en los estratos de mayor altura (Gammon et al., O'reagain et al., citados por Boggiano, 1995).

Otra característica que se asocia a la selectividad es la resistencia de las hojas de las diferentes especies frente al pastoreo. Los animales presentan preferencia sobre las hojas de menor resistencia al corte (O'reagain, citado por Boggiano, 1995).

La selectividad puede afectar las variables del comportamiento ingestivo. Se asume que cuando el animal pastorea, busca los sitios de alimentación mientras camina. Del total de estos sitios, el animal selecciona unos y rechaza otros. Por lo tanto, el tiempo de búsqueda dependerá de la velocidad de traslado, de la cantidad de sitios de alimentación por unidad de superficie y de la selectividad (Galli et al., 1996). Las especies preferidas son mayormente pastoreadas y potencialmente tienden a decrecer debido a interacciones competitivas entre ellas (Laca, 2009). La composición botánica y morfológica de la vegetación puede ejercer un marcado efecto sobre la oportunidad de selección de animales en pastoreo. Por lo tanto, la selección es la medida de la elección demostrada en la práctica, y la composición de la dieta seleccionada refleja la preferencia, modificada por las limitaciones de la oportunidad de selección que ocurren en el campo (Hodgson, 1990).

Las especies no consumidas afectan al animal ya que reducen la capacidad de carga de los campos, pero por otra parte aportan positivamente manteniendo verde el forraje en las estaciones desfavorables del año (Boggiano, 1995).

2.5. FRECUENCIA E INTENSIDAD DE DEFOLIACIÓN

La defoliación es la variable que más influye en la respuesta de las plantas, por medio de la selectividad, medida como frecuencia (número de veces que la planta es defoliada en un período) e intensidad (cantidad de material removido) (Harris, 1990).

Senft et al. (1987) señalaron que el tiempo dedicado al pastoreo de cierta comunidad estaba estrechamente relacionado con la cantidad y calidad del forraje de la misma, concluyendo a su vez, que la probabilidad de que un animal regrese a un sitio determinado, es proporcional a la riqueza de la comunidad del mismo.

Ambas variables, frecuencia e intensidad, aumentan con una mayor capacidad de carga (Hodgson y Ollerenshaw, 1969).

2.5.1. Frecuencia

Cuando los animales se orientan por sí solos en un hábitat deben decidir cuándo bajar su cabeza y establecer su estación de alimentación en su campo de pastoreo. Dentro de la estación de alimentación el animal debe seleccionar que especies y que partes de la planta va a consumir. Pudiendo afirmar que el proceso de selección de la dieta cuenta con

dos niveles: elección espacial y elección de especies a consumir (Stuth, 1991). La frecuencia de defoliación se define como el número de defoliaciones por unidad de tiempo, y es controlada ajustando la carga animal y el período de pastoreo (Gregorini et al., 2007).

A medida que la disponibilidad de la pastura aumenta, particularmente en pasturas naturales, la variedad y heterogeneidad de los recursos disponibles incrementa (Laca, 2009). Es razonable esperar que, con incrementos en el tamaño de la pastura, manteniendo constante la carga, la densidad de la pastura y el forraje disponible, la selectividad espacial incremente (Laca, 2009). Esta selectividad está muy ligada a la heterogeneidad, ya que para que el animal consuma un determinado alimento y rechace otro, debe ser capaz de diferenciarlo. La heterogeneidad puede ser percibida por el animal a distintos niveles y entonces la selección puede ser a nivel de sitio de alimentación dentro de una pastura, de especies dentro de un sitio, o de órganos dentro de una planta. El grado de selección depende de las características del tapiz dado por características en la madurez, físicas y bioquímicas de la pastura y de la capacidad de selección del animal (identificación y aprehensión) (Galli et al., 1996).

La disponibilidad de forraje gobierna los factores que hacen que los animales encuentren cada día condiciones distintas en la pastura. Entonces, su disminución ocasiona un aumento en el tiempo de pastoreo afectando la frecuencia de defoliación (Rendón, 1968). Existe una mayor frecuencia de defoliación en los primeros 15 días de pastoreo que en los últimos 15 cuando la disponibilidad de forraje fue menor. Es decir que la disminución en la disponibilidad de forraje produce un aumento en la frecuencia de pastoreo (Rendón, 1968). Rendón (1968), Hodgson y Ollerenshaw (1969) y Derner et al. (1994), en la misma línea, plantean que la frecuencia de defoliación aumenta con la presión de pastoreo. Más específicamente Hodgson y Ollerenshaw (1969) explican que a medida que disminuye el IAF aumenta la frecuencia de defoliación.

En general, los bovinos y ovinos prefieren consumir laminas frente a tallos y material vivo y joven frente al muerto y maduro. El material seleccionado con respecto al rechazado en general tiene una mayor cantidad de nitrógeno, fosfato y energía bruta, y una menor cantidad de fibra (Galli et al., 1996). Hodgson y Ollerenshaw (1969), por su parte, señalan que son más frecuentemente defoliados los macollos que tienen una mayor cantidad de lámina verde. Según Galli et al. (1996), aún no están claros los mecanismos por los cuales un animal selecciona un determinado material frente a otro; ya sea en respuesta al estímulo de algún sentido (con consecuencias negativas o positivas), por la facilidad para que esas partes sean cosechadas o por una conjunción de los ambos aspectos.

2.5.2. Intensidad

La intensidad de pastoreo se define como la cantidad de materia seca removida en un período de pastoreo y es influenciada por el número de animales y la duración del

período de pastoreo. Puede medirse estimando la cantidad de material removido en cada evento de pastoreo (Bryan et al., 2000).

El rendimiento de cada corte o pastoreo, condiciona el rebrote de las pasturas y por lo tanto las producciones subsiguientes y la persistencia o longevidad de las mismas. Una mayor intensidad tiene una influencia positiva en la cantidad de forraje cosechado pero negativa en la producción de forraje subsiguiente (Carámbula, 2004). A su vez, pueden producirse cambios en la composición botánica, donde en altas intensidades se favorecen las especies postradas sobre las erectas (Carámbula, 2004).

Cuando la intensidad de pastoreo aumenta, el ganado tiene menos chance de seleccionar en las pasturas porque incrementa la tasa de remoción de especies y partes de plantas preferidas (Allison, 1985). Además, la tasa de consumo tiende a caer progresivamente (Hodgson, 1990). Sin embargo, a diferencia de la frecuencia de defoliación, Morris citado por Hodgson y Ollerenshaw (1969) plantean que al disminuir el IAF la intensidad de pastoreo no varía significativamente siendo entorno al 40- 50% de la altura inicial.

Según Nabinger y Carvalho (2009), la intensidad de pastoreo resulta en la principal determinante de las variables morfológicas caracterizadas por el tamaño de la hoja y la densidad de macollos y, en consecuencia, el IAF promedio de la pastura.

2.6. CLASIFICACIÓN DE ESPECIES SEGÚN TIPO PRODUCTIVO

Rosengurtt (1946) señala que: “la valoración de los pastos practicada por los ganaderos, se basa en una síntesis intuitiva de todos los detalles de rendimiento, apetecibilidad, aspecto e influencia en las crías y en los engordes apreciados por juicio comparativo”.

Una manera práctica para clasificar a las pasturas del campo natural es según lo que el Ing. Agr. Bernardo Rosengurtt (1979) definió como “tipo productivo”. Esta clasificación permite categorizar los campos y brindar criterios para su manejo (Rosengurtt, 1979).

Según Rosengurtt (1946), la calidad del campo depende del suelo y de los pastos que pueda sostener. Existiendo campos de mayor potencial de producción, que son aquellos que poseen suelos fértiles y especies productivas; y campos de menor potencial compuestos por suelos menos fértiles y una mayor proporción pastos improductivos y malas hierbas. Rosengurtt (1946) plantea que la determinación de la calidad debe de considerar el tipo productivo de los pastos y la superficie ocupada por los mismos.

De acuerdo a esta escala los pastos se clasifican en: finos, tiernos, ordinarios y duros (Rosengurtt, 1979).

Los pastos finos son las especies que reúnen las mejores cualidades y son aptos para el engorde de animales y sistemas de producción más exigentes. Entre ellos se destaca *Paspalum dilatatum* entre otros (Rosengurtt, 1979). Según Rosengurtt (1946), los pastos finos tienen calidad definitivamente superior y son los pastos más engordadores, productivos y apetecidos. Se consideran finas preferentemente a las especies invernales por el mayor interés en los engordes de invierno y principios de primavera. La más importante es el raigrás (*Lolium multiflorum*) y en segundo lugar el trébol carretilla. El *Paspalum dilatatum* tiene buena calidad y da altos rendimientos en las invernadas de fines de primavera hasta principios de otoño, pero sus tallos se endurecen cuando se pacen en forma aliviada y perduran prolongadamente.

Los pastos tiernos son especies que muestran productividad media o alta y la mantienen durante un periodo medio o prolongado. No tienen tanta calidad como las pasturas finas, ya que no se han observado en situaciones que permitan atribuirle engorde a corderos o novillos. Ej.: *Paspalum notatum* (Rosengurtt, 1979). Según Rosengurtt (1946), los pastos tiernos son apetecidos por el ganado, tienen porte y rendimiento variable, y el forraje es de mediana calidad.

Los pastos ordinarios tienen baja apetecibilidad, limitada al estado de pastura joven. Su productividad es de media a baja, y son mejor aprovechadas con altas dotaciones de animales que no permitan acumular hojas viejas. Ej.: Aristidas (Rosengurtt, 1979).

Finalmente, los pastos duros se caracterizan por presentar un porte elevado sobre el tapiz y tener una apetecibilidad reducida al período juvenil de cada hoja. Las hojas maduras, viejas y secas que se acumulan, pueden mantenerse erectas durante años, conformando las llamadas “maciegas”. Tienen mayor productividad que los pastos ordinarios y requieren pastoreos intensos y continuos para evitar el endurecimiento (Rosengurtt, 1979). La especie más característica y abundante es el espartillo (*Stipa charruana*) y en segundo lugar están las pajas ocupando una superficie considerable. Se densifican en manchones, formando pajonales en las costas de arroyos y cañadas, predominando la paja mansa (*Paspalum quadrifarium*) (Rosengurtt, 1946). Constituyen los llamados “bancos de forraje”, significando que el ganado los consume cuando no hay otro alimento, particularmente en heladas y sequías (Rosengurtt, 1979).

Según Berretta (1988), a medida que los suelos son más profundos, aumenta la proporción de especies tiernas y finas, disminuyendo los pastos ordinarios y duros. Cuando se relacionan los tipos de suelo con el tipo productivo, se aprecia que a medida que las condiciones edáficas empeoran para el crecimiento vegetal, también lo hace el tipo productivo de la pastura. Berretta (1994) reportó que las hierbas enanas anuales invernales y los pastos ordinarios son los tipos productivos más frecuentes en los suelos superficiales rojos. En los suelos superficiales negros, si bien los pastos finos y tiernos tienen una mayor participación al recubrimiento del suelo que en los pardo rojizos, también predominan los pastos ordinarios y las hierbas enanas. Los suelos de profundidad media cuentan con un

85% de suelo cubierto por vegetación. Del 15% sin recubrimiento, 14% corresponde a restos secos y 1% a suelo desnudo, al contrario de lo que ocurre en los suelos superficiales donde predomina el suelo desnudo. Los pastos finos y tiernos alcanzan al 53%, mientras que las hierbas enanas son el 16%. Por último, en los suelos con mayor fertilidad y profundidad se desarrollan las especies de más alta producción, lo que se manifiesta en una mayor cantidad de forraje que en las comunidades antes mencionadas. En estos ambientes se encuentran especies tiernas y finas con mayor frecuencia que en los anteriores, pero mezcladas con éstas hay pastos ordinarios y duros.

En las comunidades donde prosperan pastos finos invernales, el manejo debe estar orientado a mantener o aumentar su frecuencia, ya que el pastoreo con cargas relativamente altas y continuas tiende a reducirlos (Berretta, 1994).

2.7. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

2.7.1. Características generales

2.7.1.1. *Paspalum dilatatum*

Su nombre científico es *Paspalum dilatatum*, es una gramínea originaria de América del Sur, con epicentro en Uruguay, norte de Argentina y sur de Brasil. Está distribuida por todo el mundo, es una especie herbácea de la familia Poaceae. Tiene un hábito de vida perenne, ciclo productivo estival, tipo vegetativo cespitoso y en cuanto al tipo productivo es un pasto fino (Rosengurt, 1979). Se adapta bien a diferentes condiciones de suelo, es muy tolerante a un amplio rango de humedad, desde sequías hasta altos valores de humedad (Del Puerto, 1969). No cubre totalmente el suelo lo que lo hace compatible con otras especies, resiste el pisoteo, también a pastoreos intensos y frecuentes ya que la gran mayoría de los rebrotes se produce desde yemas ubicadas por debajo del nivel del suelo (Carámbula, 2002). Tiene una gran importancia ya que cubre la deficiencia estival en las pasturas del país (Carámbula, 1981).

Existen tres biotipos para esta especie (Rosengurt, 1946). El biotipo común se caracteriza por sus tallos decumbentes a ascendentes y su alta esterilidad. Por otra parte, el biotipo fértil se diferencia por su mayor producción de semillas. Tiene un crecimiento inicial más débil que el del tipo común. Por último, el tercer biotipo cuenta con tallos cortos, densos, de erectos a ascendentes y tiene espigas casi rectas (Rosengurt, 1946). Dentro del biotipo de planta “común” se encuentra la especie *Paspalum dilatatum* Poiret (Lemaire y Angusdei, citados por Michelini, 2010). La misma presenta síndrome fotosintético C4 con la capacidad de tolerar el estrés térmico por bajas temperaturas (Campbell et al. citado por Michelini, 2010).

Formoso y Allegri (1983), destacan una producción de materia seca está entre 10 a 16 tn/MS/ha, y Carámbula (1981), observa un rendimiento de 90 a 120 kg/ha de semilla

de buena calidad. En cuanto a la tasa de crecimiento, Coirolo et al. (1991), señalan un crecimiento diario estacional de 7, 3,4 y 6,6 kg/MS/ha/día para otoño, invierno y primavera respectivamente.

Carámbula (1981) señala que el período de semillazón se extiende desde diciembre hasta abril. La difusión de la semilla presenta, debido a la mala calidad de su semillazón, un bajo porcentaje de semillas llenas y también bajo poder germinativo. Se recomienda una densidad de siembra de 6 a 8 kg/h, a una profundidad de 1 a 2 cm. Hay que considerar que demoran tres semanas en nacer y necesitan condiciones de humedad y temperatura favorables (Rosengurtt, 1946). Carámbula (1981) también afirma que puede sembrarse en siembras tempranas de primavera u otoño. En las primeras, preferiblemente a fin de agosto y principios de setiembre en donde el aumento de temperatura promueve un desarrollo rápido de las plántulas, logrando una buena implantación. En cambio, en las siembras de fines de marzo o abril, las plántulas tienen menor implantación debido a las temperaturas más frías, lo que afecta la persistencia de las mismas, sufriendo competencia con otras especies.

En invierno la especie debe mantenerse fuera de competencia de malezas, ya que permanece en un estado de latencia, principalmente mediante métodos químicos (Carámbula, 1981). Para proteger de las malezas Rosengurtt (1946) afirma que en invierno deben sembrarse pasturas de ciclo invernal que forman la complementariedad.

2.7.1.2. *Paspalum quadrifarium*

Paspalum quadrifarium es una gramínea perenne C4, mesotérmica, de crecimiento primavero-estival y tipo productivo duro, cuyos individuos adultos forman matas compactas y erectas de hasta 1,8 m de altura de baja calidad nutricional, palatabilidad y accesibilidad (Sacido et al., 2004). Florece desde noviembre, sazona en diciembre y enero (Pereira, 2006).

Se encuentra distribuida entre los paralelos 30° y 39° de latitud sur, en Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Forma pajonales en terrenos húmedos desde el este de Uruguay hasta las serranías de Córdoba y San Luis en el centro-oeste de Argentina (Quarín y Lombardo, 1986).

Vive en campo bruto de suelos variados, excepto en los muy pobres y donde hay inundación permanente. Es la especie de paja mansa más frecuente en Uruguay (Pereira, 2006). Dichas comunidades requieren pastoreos frecuentes e intensos para evitar el endurecimiento, es común observar comunidades con grandes cantidades de forraje de mala calidad (Pereira, 2006).

Según Laterra et al. (1998), los pajonales de *Paspalum quadrifarium* soportan una escasa carga ganadera en relación a la media de la región debido a su alto contenido

de material muerto de muy baja digestibilidad. Normalmente se practican cortes y quema de las maciegas para obtener el enternecimiento de las mismas (Rosengurtt, 1946). La quema se realiza en invierno; luego de la misma, el *Paspalum* muestra una buena palatabilidad para los vacunos debido al alto contenido proteico durante los primeros meses de crecimiento (Laterra et al., 1998). También, dichas comunidades requieren pastoreos intentos y frecuentes para evitar el endurecimiento de las matas (Pereira, 2006).

Sin embargo, es de destacar que las matas constituyen verdaderos “bancos de forraje” en pie para situaciones de crisis forrajeras. Se puede realizar la utilización de los mismos con suplementación proteica durante el invierno para una fuente alimenticia muy importante (Pereira, 2006).

2.7.2. Composición de tejidos

En el siguiente cuadro se observa la composición de tejidos de las especies *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium*. El mismo fue realizado en base a la información de Ferrés (1982).

Cuadro 1: Composición de tejidos (%) de *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium*.

Promedios de Porcentaje de tejidos							
Especie	Epidermis	>dig			<dig		tej vascular
		Clorénquima	Parenquima nervio medio	Parenquima laminar	esclerenquima	vaina parenquimática	
P. dilatatum	30,6	36,9	11,2	0	4,9	11,1	5,4
P. quadrifarium	20,8	30,1	28,4	0	3,9	12,1	7,6

E= Epidermis, C= Clorénquima, PNM= Parénquima incoloro del nervio medio, PL= Parénquima incoloro laminar, ES= Esclerenquima, VP= Vaina parenquimática, TV= Vaina mestomática y tejido vascular

Fuente: elaborado con base en Ferrés (1982)

En el cuadro se señala que el tejido que presenta mayor digestibilidad es el clorénquima, mientras que el esclerenquima y la vaina mestomática y tejido vascular son los de menor digestibilidad. De acuerdo con Regal, citado por Ferrés (1982), los pastos más digestibles están constituidos por más de 50% de clorénquima y en por menos de 15% de esclerenquima y haces vasculares que se consideran mayormente indigestibles.

Ferrés (1982) plantea que *Paspalum dilatatum* tiene proporciones intermedias de los tejidos mencionados (clorénquima, esclerenquima y haces vasculares). El género *Paspalum* tiene la particularidad de presentar un contenido significativo del tejido

parénquima incoloro del nervio medio, el cual no se encuentra en grandes proporciones en las demás especies evaluadas por Ferrés (1982). Las proporciones en *Paspalum dilatatum* varían entre 3,4 a 20% según si la planta se encuentra o no pastoreada, utilizándose un promedio de 11% (Ferrés, 1982). En *Paspalum quadrifarium* se encontraron altos porcentajes de este tejido en plantas compuestas por hojas tiernas y nuevas (Ferrés, 1982). Por estos datos Ferrés (1982) explica que podría manejarse la posibilidad que el parénquima incoloro del nervio medio sea indicador de rigidez de la lámina, ya que la proporción de tejido esclerenquimático no es un claro indicador de dureza en las especies estivales (ninguno de los pastos duros presenta las mayores cifras de este tejido).

Por otro lado, Ferrés (1982) observa una relación negativa entre la terneza del pasto y el tejido vascular. Destacándose en los pastos finos un promedio de 5% de tejido vascular y en los pastos duros un 8%.

Por ende, Ferrés (1982) concluye que en las especies estivales no existe una clara relación entre la proporción de tejidos foliares y la aptitud forrajera a diferencia de lo que ocurre en las especies invernales, donde se cumplen las proporciones planteadas por Regal (1959). Ferrés (1982), explica que, en las especies estivales más apetecidas se observan las mayores proporciones de clorénquima y que los pastos duros presentan una alta proporción de tejido vascular. Sin embargo, con respecto al contenido de esclerenquima, no existe una clara relación con la dureza de los pastos. Por último, el parénquima incoloro del nervio medio sería indicador de rigidez y pérdida de palatabilidad de la hoja en proporciones superiores al 15% (Ferrés, 1982).

Según lo planteado por Ferrés (1982) en relación a las proporciones de tejidos, es posible comparar a las especies del cuadro. *Paspalum dilatatum* es una especie que tendería a ser más palatable que *Paspalum quadrifarium* por presentar una menor rigidez, medida por un menor contenido de tejido vascular y parénquima incoloro del nervio medio, y a su vez un mayor contenido de clorénquima (Ferrés, 1982).

2.7.3. Atributos foliares y valor nutritivo

Cruz et al. (2010) describe a las especies con estrategia de captura rápida de recursos y a las especies de reserva de recursos.

Las especies de captura rápida de recursos se identifican por ser especies que presentan altas tasas fotosintéticas, mayor área foliar específica (AFE) y menor contenido de materia seca foliar (CMSF). Por el contrario, las especies de reserva de recursos presentan bajas tasas fotosintéticas, mayor CMSF y menor AFE. El CMSF tiene una relación negativa con el AFE y positiva con la resistencia al corte (Cruz et al., 2010).

Según Cruz et al. (2010), las especies con mayor CMSF presentan mayor vida media foliar (VMF), mayor acumulación de tejidos estructurales y pared celular, resultando en una menor digestibilidad y palatabilidad. Estas especies presentan menor AFE y mayor contenido de tejidos de sostén determinando una mayor resistencia al corte y menor digestibilidad. Estas especies son típicamente las llamadas “de reserva de recursos”, mientras que las que presentan bajo CMSF y alto AFE son las que suelen disponer estrategias de captura rápida de recursos y presentan una menor VMF.

Estas características (CMSF Y AFE) permiten agrupar un gran número de especies en pocos grupos funcionales, de similares atributos (Caram, 2019). Los grupos funcionales A y B están formados por pastos con valores bajos a intermedios de CMSF y una AFE relativamente alta, por lo que son clasificados como especies de rápida captura de recursos. Por el contrario, los grupos C y D están formados por especies que tienen densidades de tejido más altas y un alto CMSF, siendo conservadoras de recursos (Cruz et al., 2010). En el siguiente cuadro se presentan las especies clasificadas por Cruz et al. (2010) dentro de los grupos funcionales.

Cuadro 2. Grupos funcionales basados en CMSF y AFE.

GF	CMSF (mg. g -1)	AFE (m2.kg-1)	Especies
A	230	24	<i>Axonopus affinis, Panicum sabolorum</i>
B	310	16	<i>Paspalum notatum, Coelorachis selloana</i>
C	380	8	<i>Andropogon lateralis, Sporobolus indicus</i>
D	500	5	<i>Arístida spp</i>

Fuente: elaborado con base en Caram (2019)

A su vez, Caram (2019) clasificó distintas especies de las pasturas naturales uruguayas en los grupos funcionales mencionados previamente utilizando los mismos criterios de CMSF y AFE. Dentro del grupo A incluyó a *Paspalum dilatatum*, *Axonopus affinis*, *Bothriochloa laguroides* y *S. microstachyum*. En el grupo B se clasificaron *Andropogon ternatus*, *Cynodon dactylon* y *M. selloana*. El grupo C quedó compuesto por *P. stipoides*, *Sporobolus indicus*, y finalmente en el grupo D incluyó a *Stipa charruana*.

3. HIPÓTESIS

Se plantean cinco hipótesis de trabajo.

- *P. dilatatum* y *P. quadrifarium* difieren en sus características morfogénicas y estructurales.
- Las variables morfogénicas y estructurales de *P. dilatatum* y *P. quadrifarium* se verán afectadas por la mayor disponibilidad de nitrógeno en los mejoramientos de campo natural.
- El patrón del pastoreo animal, expresado a través de la frecuencia e intensidad de defoliación, difiere entre las especies *P. dilatatum* y *P. quadrifarium*, siendo más frecuente e intensamente defoliada *P. dilatatum* por su tipo productivo fino.
- Existen diferencias en frecuencia e intensidad de defoliación durante el período de pastoreo, de manera que la frecuencia e intensidad de defoliación aumentan a medida que avanza el período de pastoreo y disminuye la oferta de forraje.
- El mejoramiento del campo natural modifica el patrón temporal de defoliación de las especies.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

4.1.1. Ubicación y período de evaluación

El ensayo se llevó a cabo en la Estación Experimental “Mario A. Cassinoni”, perteneciente a la Facultad de Agronomía (UdelaR), ubicada en el km 363 sobre la ruta nacional No. 3 “General Artigas”, en el departamento de Paysandú (latitud: 32°23'55,67''S y longitud: 58°2'42,34'' O), en un área de 7,8 ha del potrero No. 18. El período de evaluación fue desde el 30 de octubre hasta el 14 de diciembre del 2020.

4.1.2. Descripción del sitio experimental

El sitio experimental corresponde a un campo natural virgen, con una vegetación predominante en el estrato bajo por la familia Poaceae, con ciclo productivo primavero-estival, con un alto aporte de especies invernales. El estrato medio y alto de la vegetación se encuentra dominado por especies de las familias Asteraceae y Fabaceae.

El tapiz vegetal está representado principalmente por *Axonopus affinis*, *Bromus auleticus*, *Bothriochloa laguroides*, *Coelorhachis selloana*, *Lolium multiflorum*, *Melica rigida*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum quadrifarium*, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*. Se encuentran leguminosas asociadas tales como *Adesmia bicolor*, *Desmodium incanum* y *Medicago lupulina*. En cuanto al estrato medio, este se encuentra representado mayoritariamente por especies del género *Baccharis*, *Eupatorium buniifolium* y *Eryngium horridum*. También se encuentran especies arbóreas como *Acacia caven* y *Prosopis affinis* conformando el estrato alto, formando vegetación de parque.

4.1.3. Tipo de suelos

Según la carta de reconocimiento de suelos del Uruguay (1:1.000.000, Altamirano et al., 1976), el área experimental se encuentra sobre la Unidad San Manuel, sobre la formación geológica Fray Bentos (Bossi, 1969). Los suelos dominantes de la unidad son Brunosoles Éutricos Típicos y Lúvicos de color pardo muy oscuro, textura franca arcillo limosa, fertilidad alta y moderadamente a imperfectamente bien drenados. Los suelos asociados son Brunosoles Éutricos Lúvicos y Solonetz.

La composición porcentual de los suelos del área donde se desarrolló el estudio es Litosoles 28%, Solonetz 26 %, Planosoles 23% y Brunosoles 22 % (mapa de suelos de la EEMAC). En la figura N°2 se presenta el mapa detallado de suelos del área experimental donde se aprecia el arreglo espacial conformando un mosaico de suelos a través de los bloques (Cejás, 2016).

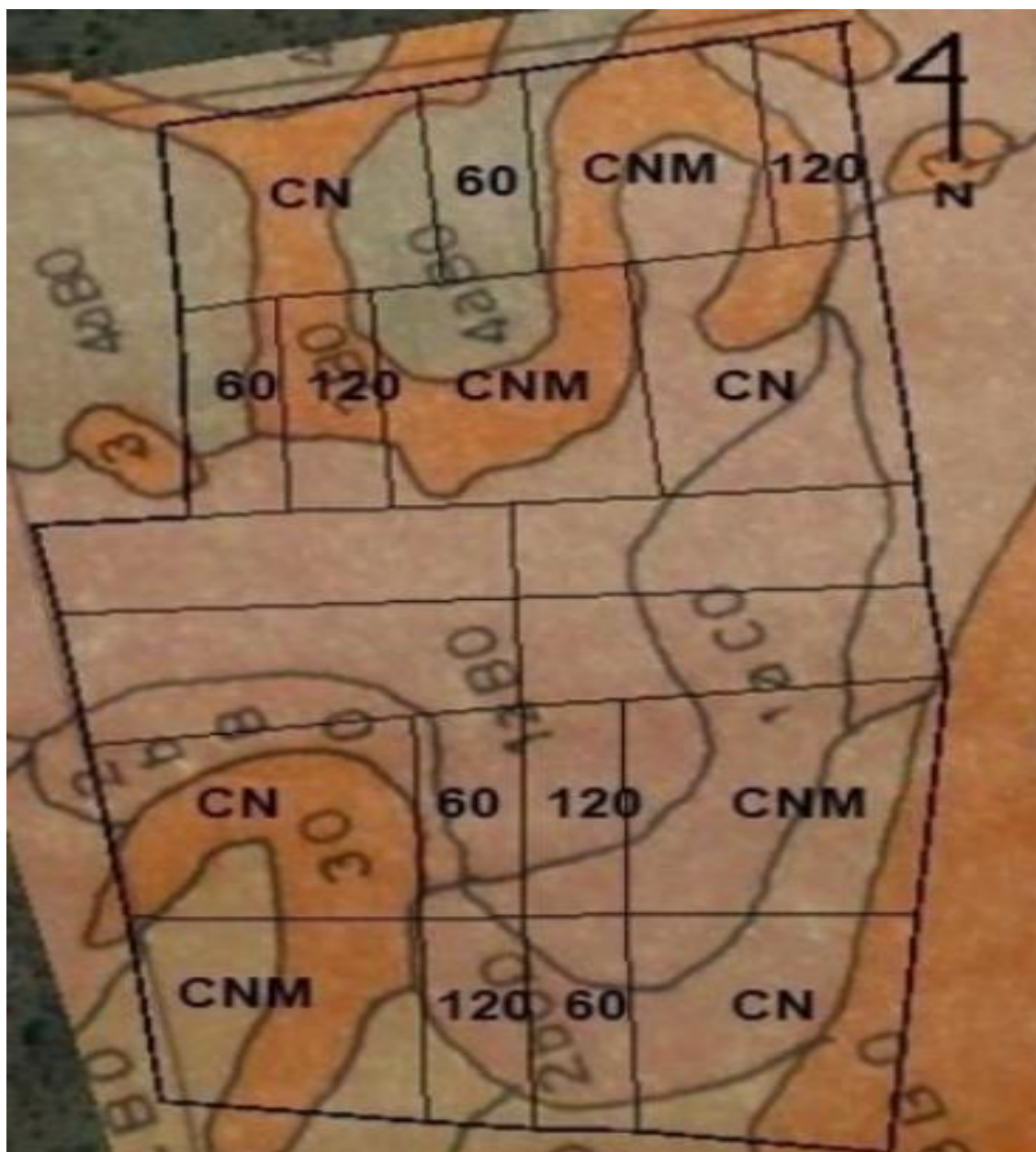


Figura N°2. Mapa de suelos del área experimental.
Siendo: 4a Planosoles eútricos; 3 Solonetz solodizados; 2b Litosoles; 2a Brunosol eútrico típico. Fuente: tomado de Cejas (2016).

4.2. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

El diseño experimental corresponde a bloques completos al azar. Los tratamientos de campo natural (CN) y campo natural mejorado (CNM) constan de parcelas de 0,7 ha, dispuestas al azar en tres bloques orientados según la posición topográfica

(figura N°3). El campo natural mejorado corresponde a una siembra en cobertura con 8 kg/ha de *Trifolium pratense* E116 y 6 kg/ha de *Lotus tenuis* Matrero, con aplicación de 40 kg/ha de P₂O₅.

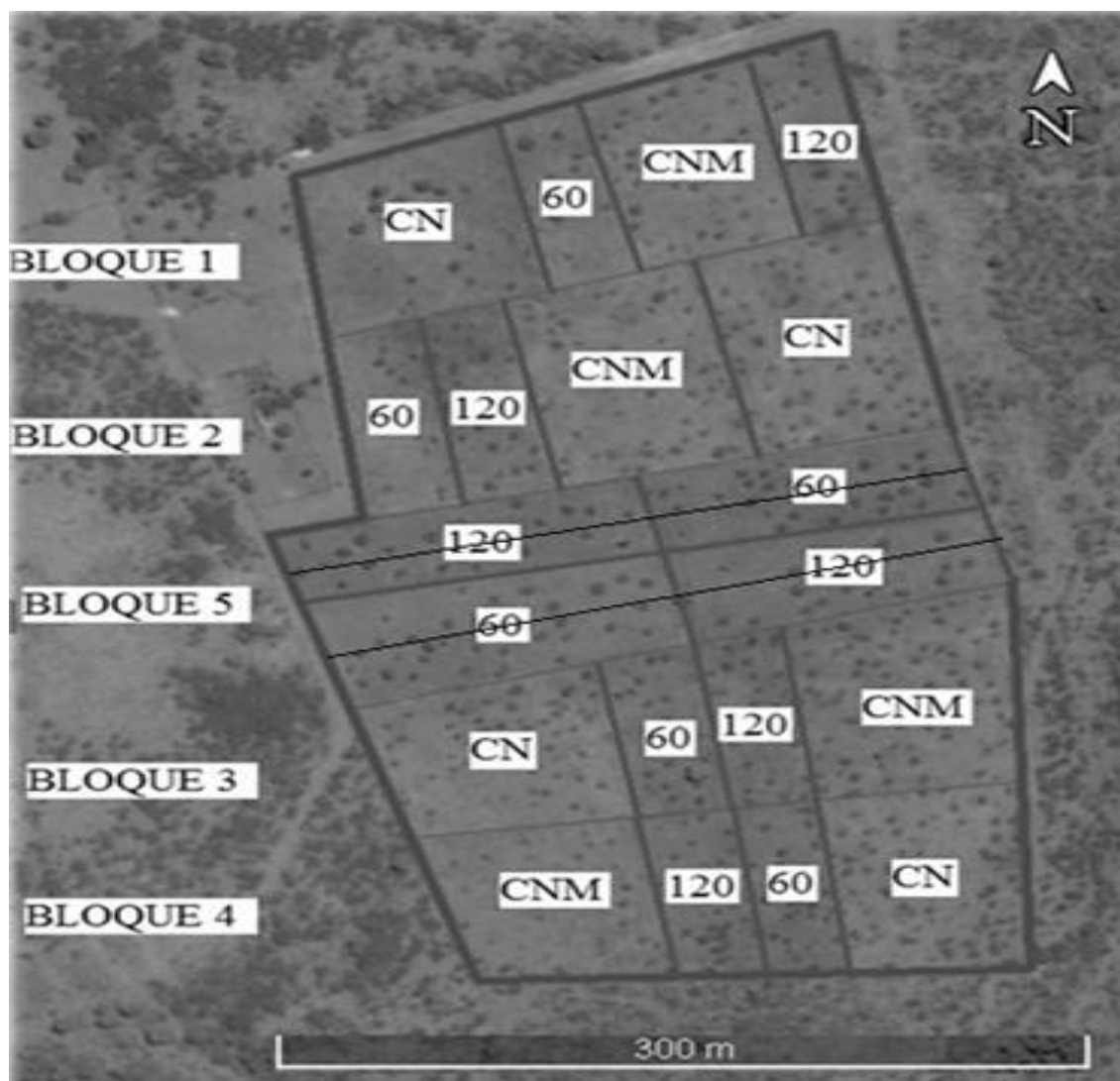


Figura N°3: Croquis representativo de la disposición de los bloques y pasturas del diseño experimental.

4.3. ESPECIES ESTUDIADAS, MARCADO Y MEDICIÓN DE MACOLLOS

Las especies seleccionadas para el estudio de frecuencia e intensidad de pastoreo fueron *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium*, ya que son contrastantes en tipo productivo. La primera de tipo productivo fino y la segunda de tipo productivo duro según la clasificación de Rosengurtt (1979).

Para cada especie se marcaron 30 macollos por parcela; completando un total de 180 macollos por especie. En cada parcela, los macollos se distribuyeron sobre seis transectas dispuestas en forma radial, de 30 y 40m de longitud. Para facilitar la localización de las macollas en la transecta, se colocaron estacas.

Las determinaciones sobre las macollas marcadas se realizaron a intervalos de tiempo de dos días en la mayoría de los casos. Las mediciones comenzaron en el bloque 3, el día 30 de octubre y continuaron 2, 4, 6, 8, 10 y 13 de noviembre. Luego continuaron las determinaciones en el bloque 4, los días 16, 18, 19, 26 y 30 de noviembre, cerrando el período de medición en el bloque 1 los días 1, 3, 7, 10 y 14 de diciembre. El período de mediciones correspondió a los períodos de pastoreo en cada bloque.

En cada medición se registró sobre cada macolla la longitud de la porción verde de las láminas y se caracterizó cada hoja según si estaba en extensión, completamente extendida, defoliada o senescente.

Una vez finalizadas las mediciones, los datos fueron pasados a planillas electrónicas para su posterior análisis.

4.4. VARIABLES EVALUADAS

4.4.1. Tasa de extensión foliar

La tasa de extensión foliar se calcula a partir de los incrementos en el largo foliar de las láminas en elongación entre dos mediciones sucesivas, medidas en $\text{cm}/^{\circ}\text{C}$.

Se midió la tasa de extensión media ($T_e \text{ med}$), representada por la tasa de extensión de una hoja promedio en $\text{cm}/^{\circ}\text{C}$, y la tasa de extensión total media ($T_e \text{ tot med}$) que promedia la tasa de extensión total por macollo en $\text{cm}/^{\circ}\text{C}$.

4.4.2. Tasa de senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar se calcula a partir de la disminución entre dos medidas sucesivas en el largo de la lámina en hojas maduras, a partir de la pérdida de material verde de las mismas, medida en $\text{cm}/^{\circ}\text{C}$.

Se calculó la tasa de senescencia media ($T_s \text{ med}$), que representa el promedio de las tasas de senescencias medias por hoja y la tasa de senescencia total media ($T_s \text{ tot med}$), que promedia las tasas de senescencias totales por macollo.

4.4.3. Tasa líquida

En base a las tasas de extensión y senescencia por macollo se calcula la tasa líquida o tasa neta siendo esta la resta de ambas.

4.4.4. Número de hojas en extensión (HE)

Refiere al número de hojas que se encontraban en extensión por macollo en promedio.

4.4.5. Número de hojas vivas por macollo (N hojas)

Significa el número de hojas vivas promedio por macollo. Considera a las hojas completamente extendidas y en extensión.

4.4.6. Longitud de lámina íntegra (LI)

Refiere al tamaño potencial de lámina completamente extendida en cm que puede producir la planta en esas condiciones. No considera hojas en senescencia ni defoliadas.

4.4.7. Longitud de lámina media (Lmedia)

Refiere al tamaño promedio de las láminas (en cm) de cada macollo. Considera a todas las hojas incluyendo senescentes y defoliadas.

4.4.8. Lámina verde (LV)

Con la suma de las longitudes totales de las láminas, se calculó la Lámina Verde Total Media. Siendo este el promedio del total de lámina verde obtenido en las mediciones.

4.4.9. Defoliación media en cm (D tot)

Representa los cm acumulados de lámina que retiró el animal entre dos mediciones.

4.4.10. Intensidad de defoliación por hoja (IH)

La intensidad de defoliación por hoja (IH) es un promedio de la cantidad de lámina desaparecida en porcentaje entre dos mediciones.

4.4.11. Intensidad de defoliación por macollo (IM)

Representa el porcentaje de lámina del macollo que retiró el animal entre dos mediciones.

4.4.12. Frecuencia

Refiere al total de defoliaciones observadas sobre el total de macollos para un momento dado.

4.5. MANEJO DEL PASTOREO

Se utilizó el método de pastoreo rotativo con ofertas que variaron entre 11,5 y 5%. Los días de descanso fueron 45 en otoño- invierno y 30 en primavera verano.

4.6. OFERTA DE FORRAJE

En el siguiente cuadro se observa la evolución de la OF en cada bloque y tratamiento durante el período de pastoreo de los mismos. Se presentan cuatro mediciones realizadas a lo largo de los 15 días de ocupación, siendo la primera medición a la entrada de los animales y la última a la salida.

Cuadro N°3: Ofertas de forraje (%) para las distintas pasturas (CN y CNM) y bloques (3,4 y 1) a través de los diferentes momentos de muestreo dentro de los períodos de pastoreo.

Bloque	Pastura	OF 1	OF 2	OF 3	OF 4	Promedio
3	CN	14,7	10,2	8,1	13,0	11,5
3	CNM	12,7	8,4	7,7	5,9	8,7
4	CN	14,9	10,4	9,0	8,8	10,8
4	CNM	10,1	7,4	6,4	6,4	7,6
1	CN	7,4	5,2	4,1	3,9	5,2
1	CNM	8,0	5,9	5,1	4,6	5,9

Fuente: Kessler et al. (2020)¹

En el siguiente cuadro se observan las alturas y los kilos de materia seca por hectárea disponibles para cada una de las OF presentadas en el cuadro anterior. Las alturas en el primer momento variaron entre 8 y 13 cm y para el final de cada bloque fueron de 5 a 6 cm.

¹ Kessler, G.; Pieroni, M.; Mata, S. 2020. Estructura de parches y dinámica de utilización en campo natural y mejoramientos bajo pastoreo rotativo (sin publicar).

Cuadro N°4: Altura (cm) y disponibilidad de forraje (kg MS. ha⁻¹) para las distintas pasturas (CN y CNM) y bloques (3, 4 y 1) a través de los diferentes momentos de muestreo dentro de los períodos de pastoreo.

B	Past	A 1 (cm)	kgMS/ha 1	A 2 (cm)	kgMS/ha 2	A 3 (cm)	kgMS/ha 3	A 4 (cm)	kgMS/ha 4
3	CN	10,2	2542	7,0	1758	5,6	1396	9,0	2238
3	CNM	12,6	3138	8,3	2079	7,6	1904	5,9	1463
4	CN	10,3	2571	7,2	1792	6,2	1558	6,1	1517
4	CNM	9,9	2483	7,3	1821	6,4	1588	6,3	1583
1	CN	9,9	2475	7,0	1746	5,4	1354	5,2	1288
1	CNM	8,3	2067	6,2	1542	5,3	1329	4,8	1192

B= Bloque, Past= Pastura, A= Altura, kgMS/ha = kilos de materia seca por hectárea disponibles

Fuente: Kessler et al. (2020)¹

4.7. ANÁLISIS DE DATOS

Se utilizaron dos modelos lineales.

1- El modelo general considerado para las variables presentadas fue:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \gamma_j + \beta_k + \tau\gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

y_{ijk}	Corresponde a la variable aleatoria de defoliación de las spp.
μ	Es la media general.
τ_i	Es el efecto del i-ésimo tratamiento.
γ_j	Es el efecto del j-ésima especie.
β_k	Es el efecto del k-ésimo bloque.
$\tau\gamma_{ij}$	Es el efecto de la interacción entre el i-ésimo tratamiento y la j-ésima especie.
ε_{ijk}	Es el error experimental, variable aleatoria no observable.

- 2- El modelo utilizado para evaluar la frecuencia e intensidad de defoliación a través de los distintos momentos de pastoreo fue el siguiente:

$$y_{ijk} = \mu + M_i + \gamma_j + \beta_k + M\gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

y_{ijk}	Corresponde a la variable frecuencia/intensidad de defoliación de las especies.
μ	Es la media general.
M_i	Es el efecto del i-ésimo momento de pastoreo.
γ_j	Es el efecto del j-ésima especie.
β_k	Es el efecto del k-ésimo bloque.
$M\gamma_{ij}$	Es el efecto de la interacción entre el i-ésimo momento de pastoreo la j-ésima especie.
ε_{ijk}	Es el error experimental, variable aleatoria no observable.

Ambos modelos presentan los siguientes supuestos:

- El modelo es correcto y aditivo.
- A los errores experimentales: que los mismos son variables aleatorias, que ε tiene una distribución normal con media cero y tiene una varianza poblacional y que son independientes.

Hipótesis estadística

Ho: T1 = T2

Ha: T1 \neq T2

Ho: El efecto del tratamiento 1 es igual al efecto del tratamiento 2

Ha: El efecto del tratamiento 1 difiere del efecto del tratamiento 2

Para detectar diferencias entre especies, tratamientos y momentos de pastoreo, y a su vez, posibles interacciones entre los mismos, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para cada una de las variables presentadas. Posteriormente se utilizó la prueba de comparación de medias según el test de Tukey en todos los modelos ajustados, utilizando un nivel de significancia de 0,1. Todo el análisis estadístico se condujo con el programa estadístico INFOSTAT.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. ANÁLISIS CLIMÁTICO

5.1.1. Condiciones climáticas y precipitaciones

Se analizaron los parámetros climáticos: las temperaturas medias del aire y las precipitaciones acumuladas en el período de evaluación, utilizando datos provenientes de la Estación Agro meteorológica de la EEMAC.

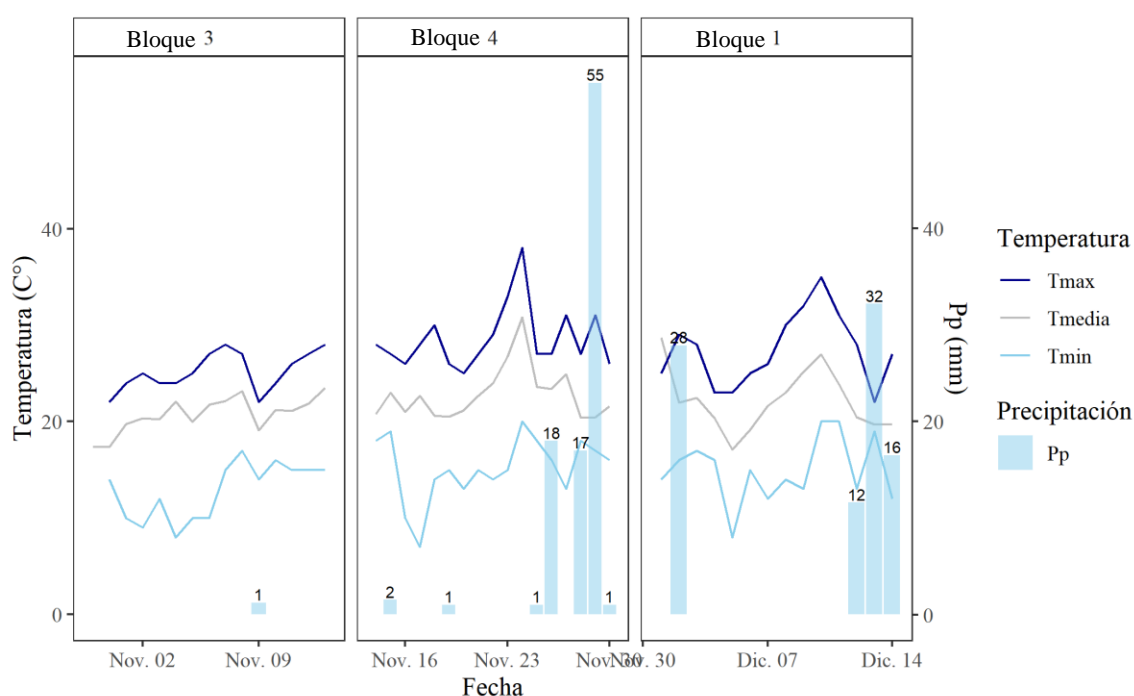


Figura N°4: Temperatura máxima, media y mínima (°C) y precipitaciones diarias (mm) para noviembre y diciembre del 2020 a través de los bloques. Fuente: elaborado con base a datos suministrados por la estación agro meteorológica de la EEMAC (2020)

En la figura n°4 se muestra la escasez de precipitaciones entre la fecha 30 de octubre y 26 de noviembre. A partir de esta fecha se reestablece el régimen de lluvias donde la máxima precipitación fue el día 29 de noviembre, con un total de 55,1mm.

En cuanto a las temperaturas, se registró un máximo de 38°C el día 24 de noviembre y un mínimo de 7°C el 17 de noviembre. Cabe destacar que estas temperaturas son propicias para el crecimiento y desarrollo de ambas especies en estudio, ya que las temperaturas medias fueron superiores a 10°C (Cooper y Tainton, 1968).

5.1.2. Balance hídrico

Se realizó el balance hídrico correspondiente al año 2020 (anexo 1) para cada quincena entre abril y diciembre. El mismo se dio por comenzado en la segunda quincena del mes de abril, cuando se registró una P-ETP mayor a 86 mm, se llenó el perfil del suelo y la saturación de la lámina fue máxima. En los meses siguientes, existió cierto almacenamiento de agua en el suelo, dado por lluvias y una baja ETP. A partir de octubre la ETP superó a las precipitaciones, por lo que la acumulación de agua se vio afectada negativamente, disminuyendo a su vez el agua disponible para las plantas.

En la figura a continuación se presenta el balance hídrico correspondiente al período de estudio. Se señalan las precipitaciones (P), evapotranspiración (ETP), almacenamiento de agua en el suelo y agua disponible para las plantas (40% de la capacidad de almacenaje del perfil).

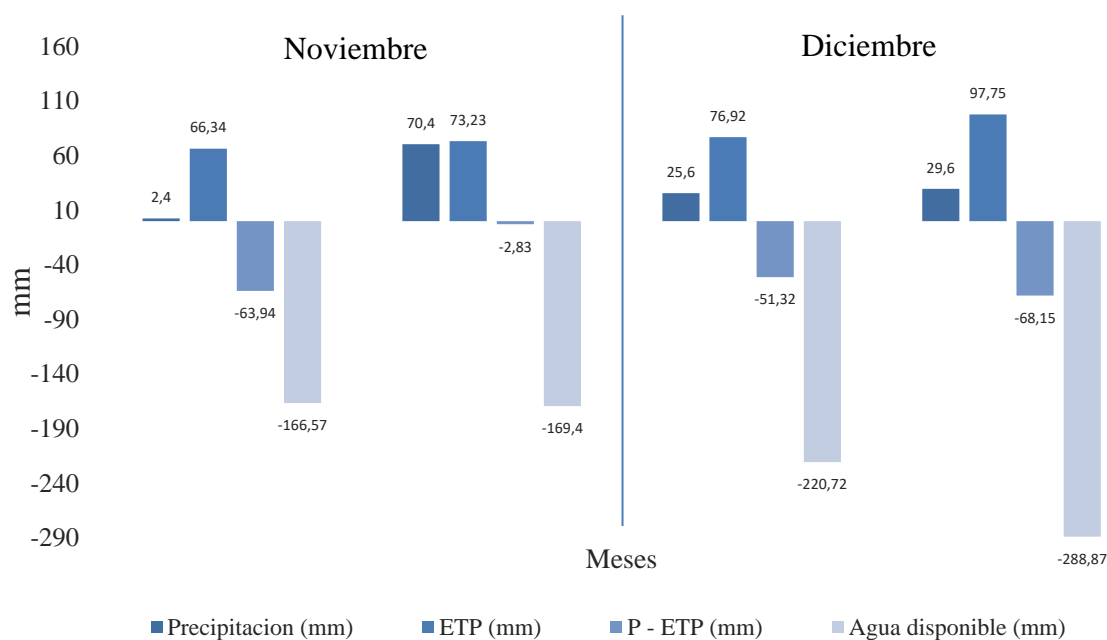


Figura N°5: Balance hídrico para noviembre y diciembre del 2020. Fuente: elaborado con base a datos suministrados por la estación agro meteorológica de la EEMAC (2020).

En la figura puede destacarse que existió un balance P-ETP negativo durante todo el período en el que transcurrió el ensayo, lo que significa que no existió almacenamiento de agua en el suelo, confirmando la existencia de una condición de deficiencia hídrica. Por esto, podría catalogarse al mismo como “período seco”.

El hecho que las precipitaciones hayan sido escasas, y la evapotranspiración mayor a las mismas, lleva a un aumento de probabilidad de encontrar una baja

disponibilidad de agua en el suelo, y a su vez, una menor hidratación de las pasturas, pudiendo disminuir su crecimiento y desarrollo (Olmos, 1997).

5.2. VARIABLES ESTUDIADAS

En el cuadro N°5 se presentan los resultados del análisis estadístico (ANOVA) para las variables evaluadas con el primer modelo.

Cuadro N°5: Resultados estadísticos para las variables evaluadas.

	Especie	Pastura	Esp*Past
Te med (cm/°C)	+	ns	ns
Te tot med (cm/°C)	+	ns	ns
Ts med (cm/°C)	ns	ns	ns
Ts tot med (cm/°C)	ns	ns	ns
Tasa Líquida	+	ns	ns
IH (%)	+	ns	ns
D tot (cm)	ns	ns	ns
IM (%)	ns	ns	ns
LV (cm)	+	ns	+
HE	ns	ns	ns
LI (cm)	+	ns	+
N hojas	+	ns	ns
Lmedia (cm)	+	ns	+
Frecuencia	+	ns	ns

+ = existen diferencias significativas ($p < 0,10$), ns = no existen diferencias significativas ($p < 0,10$)

5.2.1. Senescencia y Extensión

5.2.1.1. Tasa de extensión

Se observaron diferencias significativas ($p < 0,10$) en la tasa de extensión foliar por hoja (te med) y por macollo (te tot med) entre las especies. En ambos casos la especie que mostró mayores tasas de extensión fue *Paspalum quadrifarium* (cuadro N°6).

Cuadro N°6: Tasa de extensión media (cm.°C⁻¹) por hoja y por macollo según especie.

	Te med (cm/°C)	Te tot med (cm/°C)
Esp. (p-valor)	<0,0137	<0,0197
CV (%)	31,26	29,64
	Media	Media
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,06 a	0,07 a
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,03 b	0,04 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Estos resultados se asemejan a los encontrados por Agnusdei et al. (1998), quienes obtuvieron valores de tasa de elongación foliar por macollo de 0,04 cm/°C para *Paspalum dilatatum* en una temperatura media de 20°C. Hernández et al. (2017) obtuvieron para *Stipa setigera* en invierno valores de 0,02 cm/°C para la tasa de extensión por hoja y 0,03 cm/°C para la tasa de extensión media por macollo.

Por otra parte, Da Cruz (1998), obtuvo valores de tasa de extensión foliar por macollo para *Andropogon lateralis* de 0,02 cm/°C en primavera. Esta especie podría compararse con *Paspalum quadrifarium* ya que comparten características en común tales como pertenecer al mismo tipo productivo según Rosengurtt (1946) y presentar proporciones de tejidos similares (Ferrés, 1982), por lo que ambas podrían pertenecer al mismo grupo funcional de especies conservadoras que describe Cruz et al. (2010).

A su vez, Michelini (2010) estudió diferentes niveles de ploidía de *Paspalum dilatatum* Poir en plantas aisladas, donde obtuvo valores de tasa de elongación foliar por macollo de 2,2 a 2,6 cm/°C según el nivel de ploidía. Estos ensayos fueron realizados en condiciones no restrictivas de competencia, disponibilidad hídrica o nutrientes.

Según lo planteado por Cruz et al. (2010) sería esperable que *Paspalum dilatatum* tenga una TEF superior a *Paspalum quadrifarium*, debido a que él pertenece al grupo funcional caracterizado por utilizar la estrategia de captura rápida de recursos. Estas especies presentan altas tasas fotosintéticas y un recambio de tejido acelerado (alta TAF y TEF) (Cruz et al., 2010). *Paspalum quadrifarium*, por otro lado, tiene características similares a las especies que integran el grupo funcional que se caracteriza por conservar recursos (Cruz et al., 2010). Estas especies presentan una mayor VMF y cuentan con una mayor acumulación de tejidos estructurales y pared celular (Ferrés, 1982), resultando en un recambio de tejidos más lento (baja TAF y TEF) y en una menor digestibilidad (Cruz et al., 2010).

En cuanto al efecto de la pastura, Mazzanti, citado por Hernández et al. (2017) sostiene que el aumento de la oferta de nitrógeno genera incrementos en la TEF. Por este motivo se esperaban mayores valores de TEF en el CNM, donde se supone una mayor oferta de este nutriente, aportada por las leguminosas (Carámbula, 1992). Sin embargo, no

hubo diferencias entre las pasturas, lo que podría atribuirse a que la condición de déficit hídrico reduce la movilidad de nutrientes en el suelo y a su vez, limita la expansión celular (Nabinger, 1998, Moreno, 2009).

5.2.1.2. Tasa de senescencia

No existieron diferencias significativas entre especies o pasturas ($p=0,5$) para la variable tasa de senescencia por hoja y por macollo, promediando $0,09 \text{ cm}^\circ\text{C}$ para la tasa de senescencia por hoja y $0,11 \text{ cm}^\circ\text{C}$ para la tasa de senescencia por macollo.

Da Cruz (1998) registró valores de tasa de senescencia de $0,01$ a $0,02 \text{ cm}^\circ\text{C}/\text{macollo}$ para *Andropogon lateralis* en primavera. A su vez, Hernández et al. (2017) obtuvieron valores de $0,01$ y $0,02 \text{ cm}^\circ\text{C}$ para la tasa de senescencia por hoja y tasa de senescencia por macollo respectivamente para *Stipa setigera*. Tricot (2017) también obtuvo valores de $0,01$ y $0,03 \text{ cm}^\circ\text{C}$ para tasa de senescencia por hoja y tasa de senescencia por macollo respectivamente en *Paspalum notatum*.

Los valores de senescencia obtenidos superan a los hallados en la bibliografía. Esto podría atribuirse a la condición de déficit hídrico presente en el ensayo, la cual podría haber afectado a la tasa de senescencia negativamente. Según Núñez y Foster y Kramer, citados por Nuñez et al. (1998), el déficit hídrico incrementa la senescencia foliar y la pérdida de follaje. A su vez, Turner y Begg, citados por Carámbula (2002), afirman un incremento de los procesos de senescencia de hojas y macollos en condiciones de deficiencia hídrica.

5.2.1.3. Tasa líquida

En el cuadro n°7 se presentan los resultados para la tasa líquida por macollo, que presentó diferencias estadísticas ($p < 0,10$) entre las especies de estudio.

Cuadro N°7: Tasa líquida promedio por macollo según las especies de estudio.

	Tasa líquida
Esp. (p-valor)	0,0590
CV (%)	873
	Media
<i>Paspalum dilatatum</i>	-0,02 a
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,03 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Se destaca que la especie *Paspalum quadrifarium* presentó una tasa líquida positiva, lo que significa que en promedio la tasa de extensión fue superior a la tasa de senescencia en el período de estudio. Por el contrario, *Paspalum dilatatum* presentó una

tasa líquida con valor negativo lo que implica que su tasa de senescencia fue superior a la tasa de extensión en el período.

Los resultados coinciden con lo planteado por Cruz et al. (2010), donde las especies de captura rápida de recursos como *Paspalum dilatatum* (Caram, 2019) tienen una menor VMF y una alta tasa de recambio foliar. Por el otro lado, las especies de reserva de recursos como se podría clasificar a *Paspalum quadrifarium* por su composición de tejidos (Ferrés, 1982), tienen una mayor VMF y una mayor acumulación de tejidos estructurales y pared celular (mayor contenido de tejidos de sostén) (Cruz et al., 2010). Los tejidos estructurales suelen tener mayor VMF y estar menos expuestos a la senescencia (Akin y Burdick, Gasser, Buxton y Redfearn, citados por Arellano et al., 2017), lo que podría explicar por qué *Paspalum quadrifarium* obtuvo un valor de tasa líquida positivo a diferencia de *Paspalum dilatatum*; que cuenta con tejidos de menor VMF y pudo verse más afectada por las condiciones de déficit hídrico resultando en una tasa líquida negativa.

Da Cruz (1998) en *Andropogon lateralis* obtuvo valores positivos en tasa líquida de 0,05 cm/°C/macollo. Hernández et al. (2017) también obtuvo valores positivos de tasa líquida de 0,01 cm/°C/macollo en *Stipa setigera*. Estos valores se aproximaron a los encontrados para *Paspalum quadrifarium*. El valor negativo encontrado en *Paspalum dilatatum* podría atribuirse a las condiciones de déficit hídrico.

5.2.1.4. Hojas en extensión (HE)

No hubo diferencias estadísticas ($p=0,5$) para la variable hojas en extensión (HE) promediando 1,185 hojas en expansión por macollo, presentando baja variabilidad de la información (CV= 6,13%)

Tricot (2017) registró valores de 2,28 hojas en extensión en *Paspalum notatum*. Por otro lado, Saldanha et al. (2013) obtuvo entre 1,48 y 1,69 hojas en extensión para distintos cultivares de *Lolium sp.* en invierno.

Los valores inferiores de esta variable en relación a la bibliografía podrían atribuirse a la condición de déficit hídrico. Moreno (2009) plantea que el déficit hídrico afecta el crecimiento vegetal, causando la limitación específica de la expansión foliar.

5.2.2. Número de hojas, tamaño de hoja y lámina verde

5.2.2.1. Número de hojas vivas por macollo

Para la variable número de hojas vivas por macollo se encontraron diferencias estadísticas ($p < 0,10$) entre las especies en estudio (cuadro N°8). El número de hojas fue mayor en *Paspalum dilatatum*.

Cuadro N°8: N° de hojas vivas por macollo promedio según especie.

	N° hojas vivas/macollo
Esp. (p-valor)	<0,0022
CV (%)	6,79
	Media
<i>Paspalum dilatatum</i>	3,88 a
<i>Paspalum quadrifarium</i>	3,18 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Estos resultados se asemejan a los registrados por Agnusdei et al. (1998), quienes obtuvieron valores de 3,7 hojas vivas por macollo de *Paspalum dilatatum*. Esta variable está determinada genéticamente para cada especie, por lo que cada planta tiene un máximo número de hojas por macollo, y llegado a ese número, por cada hoja que se produce, muere la hoja más vieja (Davies, citado por Colabelli et al., 1998).

Da Cruz (1998) registró valores de 3,7 hojas completamente expandidas en el tratamiento de OF 8%. Para esta misma variable, Da Cruz (1998) presentó valores de 3,29 hojas en primavera, variando entre estaciones. García y Posada (2019) presentaron valores de 3 hojas vivas por macollo en promedio en *Paspalum dilatatum*, donde se sembró la especie en distintas fechas de siembra sobre rastrojo de maíz.

Otras especies como *B. brizantha* y raigrás han demostrado que el número de hojas vivas por macollo está alrededor de 4,5 hojas (Sbrissia, citado por Manrique, 2018) y 3 hojas (Fulkerson y Slack, citados por Manrique, 2018) respectivamente para cada especie. Para *Stipa setígera* y *Bromus auleticus*, Peirano y Rodríguez (2004) registraron 2,79 y 3,20 hojas vivas por macollo respectivamente.

5.2.2.2. Longitud de lámina íntegra (LI)

La variable longitud de lámina íntegra presentó una baja variabilidad (CV= 16,2%), con interacción entre tratamientos y especies significativa ($p= 0,06$), no existiendo diferencias entre especies en CNM y sí en CN donde *Paspalum quadrifarium* presentó un mayor tamaño de lámina que *Paspalum dilatatum* (figura n°6).

La especie *Paspalum quadrifarium* en el tratamiento de CN fue la que tuvo una mayor longitud de lámina íntegra. Por el contrario, el menor valor se obtuvo en *Paspalum dilatatum* en el CN. No existieron diferencias significativas en *Paspalum quadrifarium* entre CN y CNM, ni tampoco en *Paspalum dilatatum* entre CN y CNM.

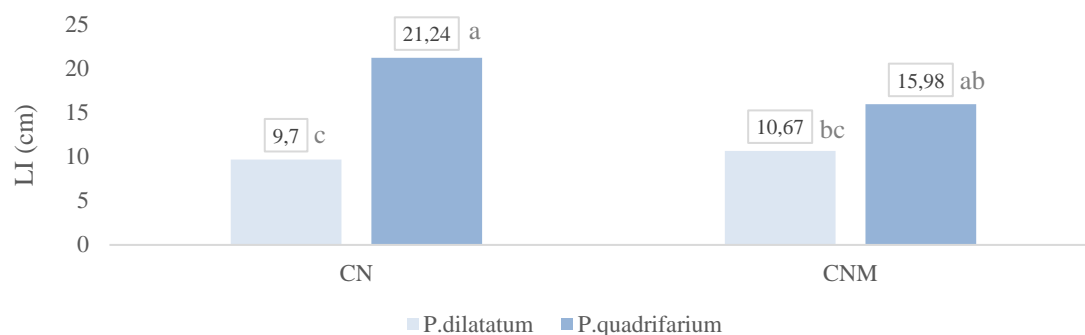


Figura N°6: Lámina íntegra promedio en cm para *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* en CN y CNM.

Barreto (1966) plantea un tamaño de lámina íntegra de 15 a 20 cm de largo por 5 a 8 mm de ancho. Según Rosengurt et al. (1970) *Paspalum quadrifarium* tiene una longitud de lámina que varía entre 10 y 80 cm. Por otro lado, Eured (s.f.) menciona un valor de 15-70 cm de largo y 4-9 mm de ancho. Ambos autores proponen valores superiores a los encontrados en el ensayo.

Con respecto a *Paspalum dilatatum*, Lombardo citado por Rodríguez (2010) refiere a un tamaño de lámina de 15 a 40 centímetros de longitud y 6 a 12 mm de ancho. Zuloaga y Morrone, citados por Rodríguez (2010) proponen valores de lámina de 9 a 40 cm de largo y 0,3 a 1 cm de ancho. Por otro lado, Menéndez (2017) menciona valores de lámina de 6 a 45 cm de longitud y 3 a 12 mm de anchura en *Paspalum dilatatum* Poir. Rodríguez (2010) obtuvo un valor promedio de 21,76 cm de largo de lámina de segunda hoja de *Paspalum dilatatum* Poir, con valores de 51,1 y 9,0 cm de máximo y mínimo respectivamente.

Los menores valores obtenidos en relación a la bibliografía podrían atribuirse a la condición de déficit hídrico presente en el ensayo, la cual puede afectar el tamaño de lámina negativamente (Colabelli et al., 1998).

En cuanto al efecto de la pastura, Lemaire y Chapman, citados por Cruz y Boval (2000), indican que la TEF y el largo final de las hojas aumenta considerablemente en presencia de nitrógeno en el ambiente, no constatándose estos efectos en este trabajo. Esto podría atribuirse a la condición de déficit hídrico, que reduce la movilidad de nutrientes en el suelo y que interfiere la expansión celular (Moreno, 2009).

5.2.2.3. Longitud de lámina media (Lmedia)

Para la longitud de lámina media existió interacción entre tratamientos y especies, destacándose láminas de mayor tamaño en *Paspalum quadrifarium* en el CN. Entre

Paspalum quadrifarium en CNM y *Paspalum dilatatum* en CN y CNM no se encontraron diferencias significativas. Los resultados se observan en el cuadro n°9.

Cuadro N°9: Longitud de lámina promedio (cm) según especie y pastura.

		Longitud de lámina (cm)
Esp * Past (p-valor)		<0,0415
CV (%)		15,47
		Media
CN	<i>P. quadrifarium</i>	11,36 a
CNM	<i>P. quadrifarium</i>	8,36 b
CNM	<i>P. dilatatum</i>	6,57 b
CN	<i>P. dilatatum</i>	5,85 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Las diferencias entre los valores de LI presentados previamente y Lmedia se explican por pérdidas de lámina por defoliación o senescencia; representando alrededor del 60% de la lámina íntegra en *Paspalum dilatatum* y 50% en *Paspalum quadrifarium*.

Estos valores hacen referencia a los tamaños de lámina promedio que estuvieron disponibles para el ganado una vez comenzado el período de pastoreo. Por el mayor tamaño de lámina de *Paspalum quadrifarium* en el CN podría pensarse en una mayor accesibilidad de la misma para el ganado (Boggiano, 1995).

5.2.2.4. Lámina verde (LV)

En la variable lámina verde existió una interacción entre las pasturas y las especies de estudio. Se observaron mayores valores de lámina verde en *Paspalum quadrifarium*, principalmente en el campo natural. Para *Paspalum dilatatum* no existieron diferencias entre pasturas. Estos resultados se observan en el cuadro n°10.

Cuadro N°10: Longitud de lámina verde (cm) según especie y pastura.

		LV (cm)
Esp * Past (p-valor)		0,0988
CV (%)		17,35
		Media
CN	<i>P. quadrifarium</i>	36,70 a
CNM	<i>P. quadrifarium</i>	26,17 ab
CNM	<i>P. dilatatum</i>	24,07 b
CN	<i>P. dilatatum</i>	23,78 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Hernández et al. (2017) registraron 18,32cm de lámina verde para *Stipa Setígera*. Por otro lado, Tricot (2017) encontró 21,89cm para la lámina verde en *Paspalum notatum*. Saldanha et al. (2013) midieron lámina verde en distintos cultivares de *Lolium sp.* y obtuvieron valores entre 30,5 y 38,2cm dependiendo del cultivar. Da Cruz (1998) por su parte, registró valores de 19,02cm de lámina verde para *Andropogon lateralis* en primavera.

Los valores obtenidos en el ensayo se encuentran dentro de los valores máximos y mínimos mencionados en la bibliografía. Eran esperables mayores valores de lámina verde en *Paspalum quadrifarium* por un mayor tamaño de lámina íntegra y mayor tasa de extensión foliar mencionadas previamente.

5.2.3. Defoliación en cm e intensidad de defoliación (%)

5.2.3.1. Defoliación media en cm (Dtot)

Para la defoliación media en cm no se encontraron diferencias significativas entre especies o pasturas, observándose para *Paspalum dilatatum* 21,0 cm y para *Paspalum quadrifarium* 25,0 cm.

Tricot (2017) para *Paspalum notatum* registró valores de 13,1 cm de defoliación por macollo mientras que, para *Andropogon lateralis* Da Cruz (1998) encontró una defoliación de 8,4 cm en primavera.

Los altos valores de defoliación total obtenidos podrían asociarse a la OF media utilizada, la cual fue 9,2%PV para CN y 7,4%PV en CNM, siendo inferiores a las recomendadas por Maraschin et al. (1997) y Nabinger et al. (2011) para maximizar la selectividad. Esto podría haber influido en que se den mayores intensidades de pastoreo y menor selección entre especies (Nabinger et al., 2011).

5.2.3.2. Intensidad de defoliación por hoja (IH)

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,10$) entre las especies en estudio, destacando una mayor intensidad de defoliación por hoja en *Paspalum dilatatum*. Los resultados se observan en el cuadro N°11.

Cuadro N°11: Intensidad de defoliación por hoja (%) según especie.

	IH (%)
Esp. (p-valor)	<0,03
CV (%)	7,10
	Media
<i>Paspalum dilatatum</i>	85,73 a
<i>Paspalum quadrifarium</i>	76,03 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

La diferencia en tipo productivo entre las especies (Rosengurt, 1979) refleja la mayor intensidad de defoliación en *Paspalum dilatatum*.

Para *Andropogon lateralis*, Da Cruz (1998) observó una IH de 64%. Por otra parte, Tricot (2017) halló una IH de 37,39 % en *Paspalum notatum*. Los valores superiores de IH obtenidos podrían atribuirse a la OF utilizada. El déficit hídrico pudo generar menores OF (Berretta, 1994) que influyeron en que se den mayores intensidades de pastoreo (Nabinger et al., 2011). Curll y Wilkigs (1982) coinciden con lo anterior obteniendo una mayor proporción de lámina removida por macollo con un aumento en la presión de pastoreo y disminución en la OF.

5.2.3.3. Intensidad de defoliación por macollo (IM)

Para la intensidad de defoliación por macollo no se encontraron diferencias significativas entre especies o pasturas, promediando un 62%.

Tricot (2017) halló una IM de 34,94 % en *Paspalum notatum*, mientras que Da Cruz (1998) registró una IM de 40,31 % para *Andropogon lateralis*. Bartaburu y Saborido a su vez encontraron valores de IM de 20 % para *Paspalum notatum*.

Los mayores valores encontrados podrían atribuirse a la baja OF utilizada, la cual podría haber influido en que se den mayores intensidades de pastoreo y menor selección entre especies (Nabinger et al., 2011).

5.2.4. Frecuencia de defoliación

En el cuadro n°12 se presentan diferencias significativas entre especies ($p < 0,10$) para la frecuencia de defoliación, siendo *Paspalum quadrifarium* la especie defoliada con mayor frecuencia, no detectando diferencias entre pasturas.

Cuadro N°12: Frecuencia de defoliación para las especies en estudio.

	Frecuencia
Esp. (p-valor)	<0,0020
CV (%)	17,31
	Media
<i>Paspalum quadrifarium</i>	1,65 a
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,97 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Según el concepto de selectividad (medido a través de la frecuencia e intensidad de defoliación), donde los animales tienden a seleccionar las especies de mayor calidad (Illius et al. 1987, Montossi et al. 1998), se hubiese esperado que *Paspalum dilatatum* sea la especie defoliada con mayor frecuencia por pertenecer al tipo productivo fino (Rosengurtt, 1946). Rosengurtt (1946) plantea que los pastos finos son los más apetecidos, productivos y de mayor calidad mientras que los pastos duros como *Paspalum quadrifarium* poseen apetecibilidad reducida.

La mayor frecuencia obtenida en *Paspalum quadrifarium* podría estar explicada por una mayor accesibilidad de la especie dada por su mayor tamaño de lámina (LI y Lmedia) y mayor contenido de lámina verde (Boggiano, 1995). La mayor tasa de extensión obtenida en este trabajo para esta especie pudo haber influido en estos mayores valores de lámina, que se tradujeron en una mayor accesibilidad. Gordon y Lascano (1993) sugieren que los vacunos prefieren el forraje que pueda ser consumido con mayor rapidez, a pesar que este hecho resulte en el consumo de una dieta de menor digestibilidad. Además, el hecho que la OF utilizada fuera inferior a 10% en casi todo el ensayo y que las condiciones ambientales determinaran una reducción en la producción de forraje podría haber afectado la capacidad de selección entre especies por el ganado (Nabinger et al., 2011).

5.3. FRECUENCIA E INTENSIDAD SEGÚN LOS DISTINTOS MOMENTOS DE PASTOREO

5.3.1. Frecuencia de defoliación según los distintos momentos de pastoreo

Se estudió la frecuencia de defoliación entre especies dentro de cada pastura.

5.3.1.1. Campo natural

Para la frecuencia de defoliación no se observaron diferencias significativas entre los momentos de pastoreo ni entre las especies, promediando una frecuencia 0,43.

Hubiese sido esperable una mayor frecuencia en la especie *Paspalum dilatatum* por su mayor calidad (Rosengurtt, 1946). En cuanto a los días de pastoreo, Briske y Stuth

citados por Gillen et al. (1990), entre otros autores, plantean que la frecuencia de defoliación aumenta a medida que disminuye la OF. Por esto se hubiesen esperado diferencias entre las frecuencias de defoliación en los distintos días de pastoreo. Dado que el rango de variación de la OF en el período de pastoreo de este ensayo fue entre 12 y 7 %, valores recomendados por Aguinaga (2004), el ganado pudo no haberse visto presionado por la disminución de OF, no obteniendo diferencias entre los distintos momentos de pastoreo. Estos resultados coinciden con Gillen et al. (1990), que tampoco obtuvieron diferencias entre momentos de pastoreo en su ensayo donde compararon diferentes ciclos de pastoreo.

5.3.1.2. Campo natural mejorado

Para la frecuencia de defoliación no se observaron diferencias significativas entre momentos de pastoreo, promediando una frecuencia 0,39. Sin embargo, se observaron diferencias ($p < 0,10$) entre las especies, donde *Paspalum quadrifarium* demostró una mayor frecuencia de defoliación que *Paspalum dilatatum* (cuadro n°13).

Cuadro N°13: Frecuencia de defoliación media para *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* en el tratamiento CNM según el modelo 2.

	Frecuencia
Past (p-valor)	<0,0132
CV (%)	36,30
	Media
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,47 a
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,31 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

Gonçalves et al. (2009) y Nabinger et al. (2011) plantean que la selectividad aumenta cuando se incrementa la OF. Por esto, hubiese sido esperable que, en los primeros días de pastoreo, cuando se dieron las mayores OF, la especie *Paspalum dilatatum* fuera defoliada con mayor frecuencia por su mayor palatabilidad (Rosengurtt, 1946). A medida que la OF se viera disminuida por efecto del pastoreo, se hubiese esperado que aumente la frecuencia en *Paspalum quadrifarium*, por una menor posibilidad de seleccionar la dieta. Sin embargo, lo ocurrido fue una mayor frecuencia en *Paspalum quadrifarium* durante todo el período independientemente de los días de pastoreo y la OF ofrecida en los mismos. Esto podría atribuirse a la mayor accesibilidad que presentó esta especie en el ensayo explicada previamente. Dadas las condiciones de estrés hídrico, mientras que *Paspalum dilatatum* tuvo una tasa líquida negativa, *Paspalum quadrifarium* tuvo una tasa líquida positiva lo que pudo haber influido en que la especie sea preferida por los animales.

De la misma manera que en el CN se hubiese esperado un incremento en la frecuencia de defoliación al aumentar los días de pastoreo y reducirse la OF (Briske y

Stuth, citados por Gillen et al., 1990). Los resultados obtenidos se atribuyen a que el rango de OF de este ensayo fue entre 12 y 7 %, saliendo con una disponibilidad de forraje de 1600 kg/MS, la cual según Aguinaga (2004), favoreciendo que el ganado no se vea limitado por la disminución de OF, y tenga que aumentar la frecuencia e intensidad de defoliación para mantener su desempeño, explicando los resultados obtenidos en este ensayo.

5.3.2. Intensidad de defoliación según los distintos momentos de pastoreo

Se estudió la intensidad de defoliación para cada pastura por separado.

5.3.2.1. Campo natural

Para el CN no se observaron diferencias significativas en intensidad de defoliación por hoja entre momentos de pastoreo, con media de 77,3%. Sin embargo, se observaron diferencias ($p < 0,10$) entre las especies, donde *Paspalum dilatatum* mostró una mayor intensidad de defoliación (IH) que *Paspalum quadrifarium* (cuadro n° 14).

Cuadro N°14: Intensidad de defoliación por hoja (%) para *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* en el CN.

	IH (%)
Esp. (p-valor)	<0,0305
CV (%)	14,71
	Media
<i>Paspalum dilatatum</i>	82,93 a
<i>Paspalum quadrifarium</i>	71,75 b

Medias seguidas de letras diferentes en la columna difieren por test de Tukey ($p < 0,10$)

La mayor intensidad de defoliación en *Paspalum dilatatum* puede atribuirse a la mayor palatabilidad (Rosengurt, 1946 y digestibilidad de la especie (Ferrés, 1982).

En cuanto a los momentos de pastoreo, hubiesen sido esperables menores intensidades de defoliación al inicio de período correspondiendo con la mayor OF, y un aumento de la misma a medida que la oferta se viera reducida por efecto del pastoreo hacia el final del período. Según lo planteado por Hodgson entre otros autores, citados por Gillen et al. (1990), la intensidad de defoliación aumenta linealmente a medida que disminuye la cantidad de forraje. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los distintos momentos de pastoreo. Esto se explica por el rango de OF de 12 a 7 %, utilizado en el ensayo, el cual no aumentó la presión de pastoreo en las especies utilizadas, manteniendo la misma intensidad de defoliación a lo largo de todo el período. Gillen et al. (1990), tampoco obtuvieron diferencias en la intensidad, con valores promedio de 54 y 58 % para

pastoreos aliviados e intensos respectivamente, mostrando valores menores a los obtenidos en este experimento.

5.3.2.2. Campo natural mejorado

Para el CNM no se observaron diferencias significativas entre días de pastoreo ni entre las especies, promediando 79,2% en intensidad de defoliación por hoja, valor similar a lo obtenido para estas especies en campo natural.

Al igual que se mencionó en el CN, hubiesen sido esperables diferencias significativas entre los distintos días de pastoreo, estimando menores intensidades de defoliación al inicio de período y un aumento de la misma hacia el final del período según lo planteado por Hodgson, citado por Gillen et al. (1990). Esto también es explicado, como se mencionó anteriormente, por el rango de OF utilizado en el ensayo, de 12 a 7 %, el cual corresponde a valores de 1600 kg MS/ha a la salida, lo que coincide con el rango de OF de 12 a 13 % que Aguinaga (2004) y Maraschin (1998) consideran óptimos para maximizar la producción animal y para el mejor desempeño de la producción de forraje. Gillen et al. (1990), tampoco obtuvieron diferencias en la intensidad, con valores promedio de 54 y 58% para pastoreos aliviados e intensos respectivamente, mostrando valores menores a los obtenidos en este experimento.

6. CONCLUSIÓN

- *P. dilatatum* y *P. quadrifarium* difirieron en las características morfológicas y estructurales estudiadas.
- Las variables morfológicas y estructurales de *P. dilatatum* y *P. quadrifarium* no se vieron afectadas en los mejoramientos de campo natural.
- El patrón del pastoreo animal, expresado a través de la frecuencia e intensidad de defoliación, difirió entre las especies, *P. dilatatum* fue más intensamente pastoreado y *P. quadrifarium* fue defoliado en forma más frecuente
- No existieron diferencias en frecuencia e intensidad de defoliación durante el período de pastoreo. La frecuencia e intensidad de defoliación no fueron modificadas a medida que avanzó el período de pastoreo y disminuyó la oferta de forraje.

7. RESUMEN

El presente trabajo estudió la respuesta en frecuencia e intensidad de defoliación de las especies *Paspalum dilatatum* Poiret y *Paspalum quadrifarium* Lamarck en campo natural y campo natural mejorado. Para esto se evaluaron las características morfogénicas y estructurales, y la respuesta a la defoliación de las especies mencionadas. El ensayo fue conducido en una pastura natural en la Estación Experimental Mario Cassinoni (EEMAC) de la Facultad de Agronomía, coordenadas 32°23'58,98" S; 58°02'41,43" O, sobre la unidad de suelos San Manuel cuyos suelos dominantes son Brunosoles Éutricos Típicos, desarrollados sobre lodolitas de la formación Fray Bentos. El período de evaluación fue desde el 30 de octubre al 14 de diciembre del 2020. El diseño experimental fue de bloques completos al azar con tres repeticiones. Las pasturas evaluadas fueron campo natural y campo natural mejorado con 8 kg/ha de *Trifolium pratense* E116 y 6 kg/ha de *Lotus tenuis* Matrero sembrados en cobertura con aplicación de 40 kg/ha de P₂O₅. Se realizaron mediciones de 30 macollos de cada especie por parcela donde se registró sobre cada macolla la longitud de la porción verde de las láminas y se caracterizó cada hoja según si estaba en extensión, completamente extendida, defoliada o senescente. Las determinaciones sobre las macollas marcadas se realizaron cada dos días en promedio, con una duración total de 15 días por cada bloque. Se esperaba que el patrón de pastoreo difiriera entre especies y se modificara con las distintas pasturas y los días de pastoreo. Los resultados obtenidos mostraron que *P. dilatatum* presentó un mayor número total de hojas por macollo y *P. quadrifarium* mostró mayor tasa de extensión foliar y tamaño de lámina, características que no se vieron afectadas por el mejoramiento de campo. El patrón del pastoreo, expresado a través de la frecuencia e intensidad de defoliación, difirió entre *P. dilatatum* que fue más intensamente pastoreado y *P. quadrifarium* que fue defoliado en forma más frecuente. Los días de pastoreo no modificaron la frecuencia e intensidad de defoliación durante el período de pastoreo, a pesar de haberse reducido oferta de forraje.

Palabras clave: Frecuencia de defoliación; Intensidad de defoliación; Morfogénesis; Campo natural; Selectividad animal; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum quadrifarium*.

8. SUMMARY

The present essay aims to study the response in frequency and intensity of defoliation of *Paspalum dilatatum* Poiré and *Paspalum quadrifarium* Lamarck in natural rangelands and enhanced rangelands. In order to this, the morphogenetic characteristics and the response to defoliation of the mentioned species were evaluated. The study was carried out on the Experimental Station Mario A. Cassinoni from Faculty of Agronomy in Paysandú, coordinates 32°23'21,10" south latitude; 58°01'55,24" west longitude, on Brunosols typical Soils, belonging to San Manuel unit, which is developed over lodolites from Fray Bentos formation, during the period October 30th to December 14th of 2020. The experimental design consisted of randomized complete block design with three replicates. The treatments evaluated were natural grasslands and enhanced natural grasslands with 8 kg/ha of *Trifolium pratense* E116 and 6 kg/ha of *Lotus tenuis* Matrero with an application of 40 kg/ha de P₂O₅. Measurements were made on 30 tillers per plot, of the length (green portion) of the leaf and leaves were characterized weather they were in extension, completely extended, defoliated or senescent. These determinations on the marked tillers were made every two days on average, with a total duration of 15 days per block. Grazing pattern was expected to differ between species and also to be modified with the different treatments and during the grazing days. The obtained results showed that *P. dilatatum* had a greater number of leaves per tiller and *P. quadrifarium* presented a higher extension rate and leaf blade size, characteristics that where not modified through the different treatments. Grazing pattern, expressed through frequency and intensity of defoliation, differed between *P. dilatatum*, which was more intensely grazed, and *P. quadrifarium*, which was more frequently defoliated. The amount of grazing days did not modify frequency and intensity of defoliation during the grazing period, despite the reduction of forage allowance.

Key words: Frequency of defoliation, Intensity of defoliation, Morphogenesis; Natural grassland; Animal selectivity; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum quadrifarium*.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Agnusdei, M. G.; Mazzanti, A.; Colabelli, M.; Labreveux, M. 1998. Fundamentos para el manejo del pastoreo de pastizales y pasturas cultivadas de la pampa húmeda bonaerense. Boletín Técnico. no. 147: 1 – 16.
2. Aguinaga, J. A. Q. 2004. Manejo da oferta de forragem e seus efeitos na produção animal e na produtividade primária de uma pastagem natural na Depressão Central do Rio Grande do Sul. (en línea). Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomia. 89 p. Consultado ago. 2022. Disponible en <https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/4147/000453154.pdf?sequence=1>.
3. Allison, C. D. 1985. Factors affecting forage intake by range ruminants: a review. Journal of Range Management. 38(4): 305 – 311.
4. Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echevarría, A.; Panario, D.; Puentes, R. 1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay: clasificación de suelos. Montevideo, Ministerio de Agricultura y Pesca. 97 p.
5. Anfuso, V.; Caram, N.; Casalás, F. 2016. Efecto de la fertilización y mejoramiento del campo natural sobre el comportamiento en pastoreo de novillos holando. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 77 p.
6. Arellano, A.; Quero, A. R.; Zavaleta, H. A.; Silva, M.; Cobos, M. A.; Pérez, P. 2017. Caracterización anatómica de hoja de recursos genéticos de *Hymenachne amplexicaulis* (rudge) nees. Revista Fitotecnia Mexicana. 40(1): 65 – 72.
7. Ayala, W.; Bermúdez, R. 2005. Estrategias de manejo en campos naturales sobre suelos de lomadas en la región este. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 41 – 50. (Serie Técnica no. 151).
8. Barreto, I. L. 1966. Las especies afines a *Paspalum quadrifarium* (Gramineae) en la América del Sur de clima sub-tropical y templado. Darwiniana. 14(1): 130 – 155.

9. Beguet, H. A.; Bavera, G. A. 2001. Fisiología de la planta pastoreada: curso de producción bovina de carne. Córdoba, Facultad de Agronomía y Veterinaria. 6 p.
10. Bemhaja, M. 1998. Mejoramiento de campo en basalto profundo: evaluación de leguminosas: géneros, especies y variedades. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 33 – 42. (Serie Técnica no. 102).
11. Berretta, E. J. 1988. El pastoreo como herramienta para mejorar la productividad de las pasturas naturales. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Sub-Tropical (9º., 1987, Tacuarembó). Memoria. Montevideo, CIAAB. pp. 79 – 93.
12. _____.; Levratto, J. 1990. Estudio de la dinámica de una vegetación mejorada con fertilización e introducción de leguminosas. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 197 – 203.
13. _____. 1994. Principales características de las vegetaciones de los campos de basalto. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical (1994, Tacuarembó). Anales. Montevideo, INIA. pp. 11 – 19. (Serie Técnica no. 94).
14. _____.1996. Campo natural: valor nutritivo y manejo. In: Risso, D.; Berretta, E. J.; Morón, A. eds. Producción y manejo de pasturas. Montevideo, INIA. pp. 113 – 127. (Serie Técnica no. 80).
15. _____. 1998. Efecto del pastoreo y de la introducción de especies en la evolución de la composición botánica de pasturas naturales. In: Seminario de Actualización de Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 91 – 97. (Serie Técnica no. 102).
16. _____. 2000. Manejo del campo natural. El País Agropecuario. 5(60): 25 – 28.

17. _____. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de Basalto. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 61– 73. (Serie Técnica no. 151).
18. Boggiano, P. 1995. Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural. Dissertação Me. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomia. 150 p.
19. _____.; Zanoniani, R.; Millot, J. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de interacción. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 105 – 113. (Serie Técnica no. 151).
20. Bordaberry, A.; Regules, E.; Rodríguez, D. 2017. Efecto de la historia de frecuencia de pastoreo sobre la producción de un campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 97 p.
21. Borelli, P.; Oliva, G. 2001. Efectos de los animales sobre los pastizales. In: Borelli, P.; Oliva, G. eds. Ganadería sustentable en la Patagonia Austral. Río Gallegos, INTA. 269 p.
22. Bossi, J. 1969. Carta geológica del Uruguay a escala 1/100.000: prefacio. Montevideo, Dirección Nacional de Minería y Geología. 12 p.
23. Briske, D. D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R. K.; Stuth, J. W. eds. Grazing management: an ecological perspective. Portland, Timber Press. pp. 85 – 108.
24. Bryan, B. W.; Prigge, E. C.; Lasat, M.; Pasha, T.; Flaherty, D. J.; Lozier, J. 2000. Productivity of Kentucky bluegrass pasture grazed at three heights and two intensities. *Agronomy Journal*. 92(1): 30 – 35.
25. Cangiano, C. 1997. Producción animal en pastoreo. Buenos Aires, INTA. 145 p.
26. Caram, N. 2019. Patrón de defoliación de comunidades de campo natural bajo dos ofertas de forraje. Tesis Mag. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 87 p.

27. Carámbula, M. 1981. Producción de semillas de plantas forrajeras. Montevideo, Hemisferio Sur. 520 p.
28. _____. 1991. Aspectos relevantes para la producción forrajera. Montevideo, INIA. 46 p. (Serie Técnica no. 19).
29. _____. 1992. Mejoramientos extensivos: fundamentos. In: Mas, C.; Carámbula, M.; Bermúdez, R.; Ayala, W.; Carriquiry, E. eds. Mejoramientos extensivos en la región Este: resultados experimentales 1991-1992. Montevideo, INIA. pp. 12 – 16. (Actividades de Difusión no. 75).
30. _____. 2002. Pasturas y forrajes. Vol. 1: potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. 357 p.
31. _____. 2004. Pasturas y forrajes. Vol. 3: manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Hemisferio Sur. 413 p.
32. _____. 2008. Pasturas naturales mejoradas. 2a. ed. Montevideo, Hemisferio Sur. 530 p.
33. Carvalho, P. C. F.; Poli, C. H. E. C.; Nabinger, C.; Moraes, A. 2000. Comportamento ingestivo de bovinos em pastejo e sua relação com a estrutura da pastagem. In: Ferraz, J. B. S. ed. Pecuaria 2000: a pecuária de corte no III milênio. Pirassununga, USP. s.p.
34. Cecchini, A. A. 2012. Evaluación morfogénica de cinco cultivares de *Lolium* sp. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 30 p.
35. Cejas, V. 2016. Caracterización de la composición botánica de un campo natural bajo diferentes alternativas de intervención. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de República. Facultad de Agronomía. 86 p.
36. Chapman, D. F.; Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: International Grassland Congress (17^o, 1993, Palmerston North). Proceedings. Palmerston North, Grassland Association. pp. 95 – 104.

37. _____.; _____. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A. W. eds. Ecology and management of grazing systems. Wallingford, CABI. pp. 3 – 36.
38. Coirollo, P.; Galceran, M.; Gandolfo, J.; Mackinnon, P.; Real, D. 1991. Manejo de pastoreo en campo natural: unidades de suelo: Los Mimbres y Rio Tacuarembó. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 237 p.
39. 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. no. 148: 1 – 14.
40. Coleman, G. S. 1989. Protozoal-bacterial interactions in the rumen. In: Nola, J. V.; Leng, R. A.; Demeyer, D. I. eds. The roles of protozoa and fungi in ruminant digestion. Armidale, Penambul Books. pp. 13 – 27.
41. Cooper, J. P.; Tainton, N. M. 1968. Light and temperature requirements for the growth of tropical and temperate grasses: Welsh plant breeding station, Aberystwyth. *Herbage Abstracts*. 38(3): 167 – 176.
42. Cruz, P.; Boval, M. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, P. C. F. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 151 – 168.
43. _____.; De Quadros, F. L. F.; Theau, J. P.; Frizzo, A.; Jouany, C.; Duru, M.; Carvalho, P. C. F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*. 63(3): 350 – 358.
44. Curll, M. L.; Wilkings, R. J. 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Science*. 37(4): 291 – 297.
45. Da Cruz, F. 1998. Dinâmica de crescimento, desenvolvimento e desfolhação em *Andropogon lateralis* Nees. Dissertação Me. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomia. 105 p.

46. Davidson, J. L.; Milthorpe, F. L. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany*. 30(2): 173 – 184.
47. Del Puerto, O. 1969. Hierbas del Uruguay. Montevideo, Nuestra Tierra. 68 p. (Nuestra Tierra no. 19).
48. Derner, J. D.; Gillen, R. L.; Mccollum, T.; Kenneth, W. T. 1994. Little bluestem tiller defoliation patterns under continuous and rotational grazing. *Journal of Range Management*. 47(3): 220 – 225.
49. Do Carmo, M. 2013. Efecto de la oferta de forraje y genotipo vacuno sobre la productividad de la cría vacuna en campos de Uruguay. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 78 p.
50. Duru, M.; Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller: ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*. 85(5): 635 – 643.
51. EcuRed. s.f. *Paspalum quadrifarium* Lam. (en línea). Cuba. s.p. Consultado 8 mar. 2022. Disponible en https://www.ecured.cu/Paspalum_quadrifarium_Lam.
52. Ferrés, P. 1982. Evaluación primaria de gramíneas forrajeras por el método de la transección foliar. *Revista Técnica*. no. 52: 77 – 102.
53. Formoso, D.; Allegri, M. 1983. Producción de forraje: digestibilidad y proteína de gramíneas subtropicales en suelos arenosos y rastrojos de arroz en la región noreste de Uruguay. *Investigaciones Agronómicas*. 4(1): 38 – 45.
54. Galli, J. R.; Cangiano, C. A.; Fernández, H. H. 1996. Comportamiento ingestivo y consumo de bovinos en pastoreo. *Revista Argentina de Producción Animal*. 16(2): 119 – 142.
55. García, P.; Posada, M. 2019. Efecto de la fecha de siembra en *Paspalum dilatatum* sobre basalto. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 59 p.
56. Gillen, R. L.; McCollum, F. T.; Brummer, J. E. 1990. Tiller defoliation patterns under short durations grazing in tallgrass prairie. *Journal of Range Management*. 43(2): 95 – 99.

57. Gomide, J. A. 1997. Morphogenesis and growth analysis of tropical grasses. In: International Symposium on Animal Production under Grazing (1997, Viçosa). Proceedings. Viçosa, UFV. pp. 97 – 115.
58. Gonçalves, E. N.; Carvalho, P. C.; Devincenzi, T.; Lazzarotto, M.; Kellermann de Freitas, F.; Ávila, A. V. 2009. Relações planta-animal em ambiente pastoril heterogêneo: padrões de deslocamento e uso de estações alimentares. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 38(11): 2121 – 2126.
59. Gordon, I. J.; Lascano, C. 1993. Foraging strategies of ruminant livestock on intensively managed grassland: potential and constraints. In: International Grassland Congress (17^o., 1993, Wellington). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 681 – 690.
60. Gregorini, P.; Agnelli, L.; Masino, C. 2007. Producción animal en pastoreo: definiciones que clarifican significados y facilitan la comprensión y utilización de términos usados comúnmente. (en línea). Argentina, s.e. s.p. Consultado mayo 2022. Disponible en https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/61-produccion_en_pastoreo.pdf.
61. Harris, W. 1990. Pasture as an ecosystem. In: Langer, R. H. M. ed. Pastures: their ecology and management. Oxford, Oxford University. pp. 75 – 131.
62. Hernández, A.; Salto, V.; Vulliez, M. 2017. Respuesta de *Stipa Setígera* Presl. a la fertilización NP en caracteres morfogénicos y estructurales en el período invierno-primaveral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 72 p.
63. Hodgson, J.; Ollerenshaw, J. H. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set - stocked sward. *Journal of the British Grassland Society*. 24(3): 226 – 234.
64. _____.1984. Sward conditions, herbage allowance and animal production: an evaluation of research results. *Proceedings of New Zealand Society of Animal Production*. 44: 99 – 104.
65. _____.1985. Grazing behavior and herbage intake. In: Frame, J. ed. Grazing. Hurley, British Grassland Society. pp. 51 – 64. (Occasional Symposium no. 19).

66. _____.1990. Grazing management: science into practice. New York, Logman. 203 p.
67. Illius, A. W.; Wood-Gush, D. G. M.; Eddison, J. C. 1987. A study of the foraging behavior of cattle grazing patchy swards. *Biology of Behaviour*. 12(1): 33 – 44.
68. INTAGRI (Instituto para la Innovación Tecnológica en Agricultura, MX). 2016. El índice de área foliar (IAF) y su relación con el rendimiento del cultivo de maíz. (en línea). México. s.p. Consultado mayo 2022. Disponible en <https://www.intagri.com/articulos/cereales/el-indice-de-area-foliar-iaf>.
69. Jamieson, W. S.; Hodgson, J. 1979. The effect of daily herbage allowance and sward characteristics upon the ingestive behavior and herbage intake of calves under strip-grazing management. *Grass and Forage Science*. 34(4): 261 – 271.
70. Laca, E. A. 2009. New approaches and tools for grazing management. *Rangelands and Ecology Management*. 62(5): 407 – 417.
71. _____.; Sokolow, S.; Galli, J. R.; Cangiano, C. A. 2010. Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecology Letters*. 13(3): 311 – 320.
72. Langer, R. H. M. 1972. How grasses grow. London, Edward Arnold. 60 p. (Studies in Biology no. 34).
73. Littera, P.; Vignolio, O. R.; Hidalgo L. G.; Fernández, O. N.; Cauhépe, M. A.; Maceira, N. O. 1998. Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la pampa deprimida Argentina. *Ecotrópicos*. 11(2): 141 – 149.
74. Leconte, D. 1986. Comportement du triple blancassocié á gramineés en basse. *Fourrages*. no. 108: 103 – 128.
75. Lemaire, G.; Agnusdei, M. 2000. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. *In*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Oxford, CABI. pp. 265 – 287.

76. Luberriaga, J. D.; Robuschi, M. 2019. Respuestas a la intervención de un campo natural sobre la producción primaria y composición botánica. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 63 p.
77. Manrique, D. L. 2018. Número de hojas verdes por macollo como criterio para determinar el momento óptimo de cosecha en pasturas de *Brachiaria decumbens* del piedemonte Araucano. (en línea). Tesis Mag. Bogotá, Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia. 146 p.
78. Maraschin, G. E.; Moojen, E. L.; Escoteguy, C. M. D.; Correa, L.; Apezteguía, E. S.; Boldrini, I. I. 1997. Native pasture, forage on offer and animal response. In: International Grassland Congress (18^o., 1997, Winnipeg). Winnipeg, s.e. pp. 27 – 29.
79. Menéndez, J. L. 2017. *Paspalum dilatatum*. (en línea). Asturnatura.com. no. 617: s.p. Consultado 8 de mar. 2022. Disponible en <https://www.asturnatura.com/especie/paspalum-dilatatum.html>.
80. Mezzalira, J. C.; Carvalho, P. C. F.; Bremm, C.; Trindade, J. K.; Fonseca, L. 2010. The marginal value theorem in heterogeneous pastoral environments: the feeding station use. In: Machado, C.; Wade, M.; da Silva, S. C.; Agnusdei, M.; Carvalho, P. C. F.; Morris, S.; Beskow, W. orgs. An overview of research on pastoral-based systems in the Southern part of South America. Tandil, Universidad del Centro de la Provincia de Buenos Aires. pp. 184 – 185.
81. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigación y Estadística Agropecuaria, UY). 2020. Anuario estadístico agropecuario. Montevideo. 270 p.
82. Michelini, D. F. 2010. Caracterización morfo genética de *Paspalum dilatatum* Poir. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 106 p.
83. Millot, J. C.; Methol, R.; Risso, D. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.

84. Montossi, F.; Risso, D.; Pigurina, G. 1996. Consideraciones sobre utilización de pasturas. In: Risso, D.; Berretta, E. J.; Morón, A. eds. Producción y manejo de pasturas. Montevideo, INIA. pp. 93 – 103. (Serie Técnica no. 80).
85. _____.; _____.; _____.; Berretta, E. J.; Santamarina, I.; Bemhaja, M.; San Julián, R.; Mieres, J. 1998. Estudio de la selectividad de ovinos y vacunos en diferentes comunidades vegetales de la región de Basalto. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 257 – 285. (Serie Técnica no. 102).
86. Moreno, P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico: una revisión. *Agronomía Colombiana*. 27(2): 179 – 191.
87. Mott, G. 1960. Grazing pressure and measurement of pasture production. In: International Grassland Congress (8°. 1960, Oxford). Proceedings. Oxford, Alden. pp. 601 – 611.
88. Nabinger, C. 1996. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. In: Reunião do Grupo Técnico em Melhoramento e Utilização de Recursos Forrageiros das Áreas Tropical e Subtropical do Cone Sul, Grupo Campos (16°. 1996, Porto Alegre). Anais. Porto Alegre, FAO. pp. 17 – 62.
89. _____. 1997. Princípios da exploração intensiva de pastagens: produção de bovinos a pasto. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (13°. 1997, Piracicaba). Anais. Piracicaba, FEALQ. pp. 15 – 95.
90. _____. 1998. Princípios de manejo e produtividade de pastagens. In: Ciclo de Palestras em Produção e Manejo de Bovinos de Corte (3°. 1998, Canoas). Ênfase: manejo e utilização sustentável de pastagens: anais. Canoas, s.e. pp. 54 – 107.
91. _____. 1999. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (14°. 1997, Piracicaba). Anais. Piracicaba, FEALQ. pp. 213 – 251.
92. _____.; Dall'agnoll, M.; Carvalho, P. C. 2007. Biodiversidade e produtividade em pastagens. In: Manejo conservacionista de pastagem: um balance de 21 anos de pesquisa. Porto Alegre, s.e. s.p.

93. _____.; Carvalho, P. C. 2009. Ecofisiología de sistemas pastoriles: aplicaciones para su sustentabilidad. *Agrociencia (Uruguay)*. 13(3): 18 – 27.
94. _____.; Cassiano Pinto, E.; Mezzalira, J. C.; Martins Brambilla, D.; Boggiano, P. 2011. Servicios ecosistémicos de las praderas naturales: ¿es posible mejorarlos con más productividad? *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 19(3-4): 27 – 34.
95. Neves, F. P.; Carvalho, P. C. F.; Nabinger, C.; Carassai, I. J.; Santos, D. T.; Veiga, G. V. 2009. Caracterização da estrutura da vegetação numa pastagem natural do Bioma Pampa submetida a diferentes estratégias de manejo da oferta de forragem. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 38: 1685 – 1694.
96. Núñez Barrios, A.; Ritchie, J.; Smucker, A. J. M. 1998. El efecto de sequía en el crecimiento, la fotosíntesis y la intercepción de luz en frijol común. *Agronomía Mesoamericana*. 9(2): 1 – 8.
97. Olmos, F. 1997. Efectos climáticos sobre la productividad de pasturas en la región noreste. Montevideo, INIA. 22 p. (Boletín Divulgación no. 64).
98. Olson, K. C.; Rouse, G. B.; Malechek, J. C. 1989. Cattle nutrition and grazing behavior during short-duration-grazing periods on crested wheatgrass range. *Journal of Range Management*. 42(2): 153 – 158.
99. Parsons, A. J.; Leafe, E. L.; Collet, B.; Penning, P. D.; Lewis, J. 1983. The physiology of grass production under grazing: II. photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology*. 20(1): 117 – 126.
100. Peirano, M. E.; Rodriguez, A. D. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el periodo otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 130 p.
101. Pereira, M. 2006. Paja mansa: círculo campo natural – pasturas. *Revista Plan Agropecuario*. no. 118: 65.
102. Piaggio, L. 1994. Pasture and animal traits associated with intake and selectivity of grazing steers on rangeland. Tesis PhD. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomía. 438 p.

103. Pirez, L. 2012. Evaluación de la fertilización nitrogenada del campo natural para *Stipa setigera* presl y *Bromus auleticus* trinius bajo pastoreo vacuno en el período invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 157 p.
104. Quarín, C. C.; Lombardo, E. P. 1986. Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium* (Gramineae). Mendeliana. 7(2): 101 – 107.
105. Regal, V. 1969. Probleme des grunlandes. Tagungsberichte. no. 16: 206 – 216.
106. Rendón, J. 1968. Intensidad y frecuencia de defoliación en una pradera de *Trifolium repens* y *Phalaris tuberosa* bajo pastoreo continuo con ovinos. Tesis Mag. La Estanzuela, Colonia, Uruguay. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 88 p.
107. Ring, C. B.; Nicholson, R. A.; Launchbaugh, J. L. 1985. Vegetation traits of patch grazed rangeland in west-central Kansas. Journal of Range Management. 38(1): 51–55.
108. Risso, D. F. 1998. Mejoramientos extensivos en el Uruguay. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical: Grupo Campos (14°. 1998, Salto). Anales. Montevideo, INIA. pp. 23 – 28. (Serie Técnica no. 94).
109. _____; Berretta, E.; Zarza, A.; Cuadro, R. 2002. Productividad, composición y persistencia de dos mejoramientos de campo para engordar de novillos en la región de Cristalino. In: Risso, D.; Montossi, F. eds. Mejoramientos de campo en la región de Cristalino: fertilización, producción de carne de calidad y persistencia productiva. Montevideo, INIA. pp. 3 – 30. (Serie Técnica no. 129).
110. Rodríguez, O. 2010. Caracterización morfológica de clones recombinantes de *Paspalum dilatatum* (Poir). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 69 p.
111. Rosengurtt, B.; Gallinal, J. P.; Bergalli, L.; Aragone, L.; Campal, E. 1939. La variabilidad en la composición de praderas: estudios sobre praderas naturales: 2°. contribución. Revista de la Asociación de Ingenieros Agrónomos. no. 11: 28 – 33.

112. _____. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 5°. contribución. Montevideo, Rosgal. 474 p.
113. _____.; Arrillaga, B. R.; Izaguirre, P. 1970. Gramíneas uruguayas. Montevideo, Universidad de la República. 489 p.
114. _____. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de campo natural en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. 86 p.
115. Sacido, M.; Loholaberry, F.; Latorre, L. 2004. Dinámica de la oferta en pasturas naturales posquema: cantidad y calidad. Archivos de Zootecnia. 53(202): 153 – 164.
116. Saldanha, S.; Cechini, A.; Bentancur, O. 2013. Variables morfogénicas y estructurales de cinco cultivares de *Lolium sp.* Agrociencia (Uruguay). 17(1): 110 – 120.
117. Senft, R. L.; Coughenour, M. B.; Bailey, D. W.; Rittenhouse, L. R.; Sala, O. E.; Swift, D. M. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies: landscape ecology can enhance traditional foraging theory. BioScience. 37(11): 789 – 799.
118. Skinner, H. R.; Nelson, J. C. 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. Annals of Botany. 74(1): 9 – 15.
119. Sollenberger, L. E.; Moore, J. E.; Allen, V. G.; Pedreira, C. G. S. 2005. Reporting forage allowance in grazing experiments. Crop Science. 45(3): 896 – 900.
120. Stuth, J. 1991. Foraging behavior. In: Heitschmidt, R.; Stuth, J. eds. Grazing management: an ecological perspective. Oregon, Timber Press. pp. 85 – 108.
121. Tricot, M. V. 2017. Respuesta morfogénica de *Paspalum notatum* a la fertilización nitrogenada. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 75 p.
122. Woledge, J.; Jewiss, O. R. 1969. The effect of temperature during growth on the subsequent rate of photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). Annals of Botany. 33(133): 897 – 913.