

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DE LA DEFOLIACIÓN SOBRE RENDIMIENTO DE FORRAJE Y
GRANO EN TINOPIRO**

por

**Matías Germán PIREZ DA CUNDA
Valeria SÁNCHEZ DE LEÓN**

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**PAYSANDÚ
URUGUAY
2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial – Sin Obra Derivada**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director:

Ing. Agr. (Dr.) Andrés Locatelli Fagúndez

Codirector:

Ing. Agr. (Dr.) Javier García-Favre

Tribunal:

Ing. Agr. (Dr.) Andrés Locatelli Fagúndez

Ing. Agr. (Dr.) Pablo Boggiano

Ing. Agr. (Mag.) Maximiliano Verocai

Fecha:

14 de setiembre de 2026

Estudiante:

Matías Germán Pirez da Cunda

Valeria Sánchez de León

AGRADECIMIENTOS

A nuestras familias, por haber recorrido cada paso de este camino con nosotros. Por ser sostén económico, pero principalmente emocional, por creernos capaces de todo aun cuando nosotros mismos no sabíamos si lo seríamos.

A nuestros amigos, compañeros de vida, que supieron acompañarnos en distintos momentos de este camino, prestando su tiempo tanto en los momentos buenos como en aquellos donde todo se hacía cuesta arriba.

A la EEMAC por darnos el espacio no solo para la realización de este trabajo sino que también por ser testigo de largas jornadas de caminatas, prácticos de campo y mañanas somnolientas que permitieron culminar nuestra formación de grado y afianzar nuestra pasión por esta profesión en estos últimos años.

A nuestros tutores, Andrés Locatelli y Javier García Favre por el tiempo dedicado, la enseñanza en el transcurso del trabajo y la disposición en todo momento.

A quienes siempre estuvieron dispuestos a dar una mano, especialmente a Guille y Marquitos, que no solo trabajaron a la par con calor, frío y lluvia, sino que se transformaron en amigos, compañeros de oficina y ahora colegas (aunque los niveles siempre estarán claros). A Rodri, que no solo fue nuestro planillero de excelencia en mediciones de un sinfín de macollos con varias hojas y colores sino que también le agrego la cuota de exigencia necesaria a este trabajo en los momentos exactos.

A biblioteca, específicamente a Patricia y Carol, por la dedicación a su trabajo. No existieron fronteras cuando de conseguir un material se trató, poniendo a prueba intercambios en inglés, portugués e incluso francés. Al personal del Laboratorio 1, por el espacio brindado al que supimos copar con espigas, forraje, agua, tierra y largas raíces; pero más que nada por la continua disposición a ayudar, explicar y hacer cada procedimiento más llevadero.

El tiempo y la dedicación puestos en cada detalle de este trabajo hacen que no solo sea un requisito más para alcanzar el título, sino también un nexo entre etapas de nuestras vidas de las que esperamos sigan siendo parte.

TABLA DE CONTENIDO

PAGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	7
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUCCIÓN	10
1.1. Objetivos.....	11
1.1.1. Objetivo general	11
1.1.2. Objetivos específicos	11
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1. Tinopiro: cultivo perenne doble propósito.....	12
2.1.1. Origen y desarrollo	12
2.2. Producción de forraje.....	14
2.2.1. Tasa de aparición de hojas.....	16
2.2.2. Tasa de elongación foliar.....	17
2.2.3. Vida media foliar	17
2.2.4. Longitud foliar	18
2.2.5. Densidad de macollos	18
2.2.6. Numero de hojas vivas por macollo	19
2.2.7. Índice de área foliar	20
2.3. Desarrollo radical.....	20
2.3.1. Producción de biomasa radical	21
2.3.2. Impacto de la intensidad de defoliación	22
2.4. Rendimiento en grano.....	23
2.4.1. Componentes del rendimiento	25
3. Materiales y métodos	28
3.1. Descripción general del experimento	28
3.2. Condiciones ambientales.....	31
3.3. Determinaciones a partir del muestreo no destructivo.....	31
3.4. Determinaciones a partir del muestreo destructivo	33
3.4.1. Tasa de crecimiento	33
3.4.2. Producción de raíces	33
3.4.3. Componentes del rendimiento	33
3.5. Análisis estadístico	34
4. Resultados y discusión.....	37
4.1. Variables morfogénicas durante el rebrote.....	37
4.1.1. Tasa de aparición de hojas.....	37
4.1.2. Filocrón.....	38

4.1.3.	Tasa de elongación foliar	39
4.1.4.	Tasa de senescencia foliar	40
4.1.5.	Largo foliar acumulado	40
4.1.6.	Tasa de macollaje.....	46
4.1.7.	Número de macollos	48
4.1.8.	Tasa de crecimiento	50
4.2.	Dinámica de macollos durante el período reproductivo	51
4.3.	Estructura de planta al momento de la cosecha.....	54
4.3.1.	Macollos vegetativos	54
4.3.2.	Macollos reproductivos	55
4.3.3.	Biomasa de láminas de macollos reproductivos	56
4.3.4.	Biomasa radical total	57
4.4.	Rendimiento en grano y sus componentes	58
4.4.1.	Rendimiento en grano por planta.....	58
4.4.2.	Número de espigas por planta	59
4.4.3.	Rendimiento por espiga	59
4.4.4.	Rendimiento por espiguilla.....	60
4.4.5.	Índice de cosecha.....	61
4.5.	Variables explicativas del rendimiento de grano	62
5.	Conclusiones	66
6.	Referencias bibliográficas	67
7.	Anexos.....	83

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1 Resumen de las variables que presentaron diferencias significativas entre tratamientos durante el rebrote	46
Tabla 2 Resumen de variables de estructura de planta con diferencias significativas entre tratamientos a cosecha	55
Tabla 3 Resumen de resultados obtenidos de rendimiento en grano y sus componentes	58
Figura 1 Relación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de una pastura	15
Figura 2 Desarrollo y concreción del rendimiento potencial de semillas en gramíneas perennes templadas	24
Figura 3 Rendimiento en grano y sus componentes.....	25
Figura 4 Disposición espacial de las macetas y distribución aleatoria de los tratamientos.....	28
Figura 5 Cronología del experimento y variables evaluadas en cada etapa	30
Figura 6 Evolución temporal de la temperatura mínima, máxima y media diaria durante el experimento	31
Figura 7 Comparación de medias de largo foliar acumulado (cm).....	41
Figura 8 Modelos ajustados para largo foliar acumulado (cm) según tratamiento	43
Figura 9 Comparación de medias de tasa media e instantánea de crecimiento (cm °Cdia ⁻¹)	44
Figura 10 Modelos de regresión ajustados para tasa media e instantánea de crecimiento en cada tratamiento	45
Figura 11 Comparación de medias de número de macollos durante el rebrote	49
Figura 12 Comparación de medias de numero de macollos vegetativos y reproductivos durante la transición reproductiva	52
Figura 13 Importancia relativa de las variables explicativas del rendimiento en grano.....	62
Figura 14 Matriz de correlaciones de Pearson entre variables explicativas del rendimiento en grano	63

RESUMEN

La producción mundial de granos se sustenta mayormente en el uso de cultivos anuales, asociados a una elevada dependencia de insumos e impactos ambientales. En este contexto, los cultivos perennes surgen como alternativa para avanzar hacia sistemas más sostenibles, destacándose Tinopiro [*Thinopyrum intermedium*], gramínea perenne doble propósito con potencial para la producción de grano apto para consumo humano y forraje. La disminución del rendimiento con el paso de los años en producción aparece como uno de los principales desafíos para su adopción y la competencia intraplanta ha sido postulada como una de sus principales causas. El manejo de la intensidad de defoliación podría modificar las relaciones de competencia intraplanta; sin embargo, su efecto no ha sido estudiado en esta especie a nivel de planta individual y en condiciones locales. En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue comprender como la intensidad de defoliación influye sobre las respuestas productivas mediante la modificación de la estructura de planta en Tinopiro. Para ello, se llevó a cabo un experimento en la Estación Experimental "Mario Alcides Cassinoni" (EEMAC) ubicada en la ciudad de Paysandú, Uruguay desde abril del año 2025 hasta enero del 2026. El experimento se realizó en macetas al aire libre, bajo un diseño completamente aleatorizado (DCA), con tres tratamientos de intensidad de defoliación (alturas remanentes de 5, 10 y 15 cm) y doce repeticiones, siendo la unidad experimental la planta dentro de cada maceta. Las diferentes intensidades de defoliación no tuvieron efecto sobre los caracteres morfogénéticos evaluados durante el rebrote (tasa de aparición de hojas y tasa de elongación foliar), y el filocron tomó valores entre 128 y 135 °Cd. Dentro de este período, defoliaciones más intensas promovieron mayores tasas de crecimiento, mientras que la menor intensidad de defoliación tendió a generar una mayor tasa de macollaje. A lo largo del período reproductivo existieron diferencias en la dinámica de macollos únicamente para los reproductivos, siendo el tratamiento de 15 cm el que presentó mayor número. Estas diferencias no se mantuvieron a la fecha de cosecha en términos absolutos, pero sí en proporción respecto al total. Las defoliaciones a 10 y 15 cm lograron un rendimiento en grano mayor a la de 5 cm a pesar de que esto no se manifestó sobre el índice de cosecha (IC), el cual tomó un valor promedio de 0.13. El tratamiento de 10 cm presentó además una mayor biomasa de láminas de macollos reproductivos. Dentro de los componentes del rendimiento evaluados, las espigas y espiguillas tuvieron un mayor rendimiento individual en el tratamiento de 10 cm mientras que en el peso de mil granos no se detectaron diferencias. A nivel subterráneo, el tratamiento menos intenso (15 cm) logró una mayor producción de biomasa radical. La intensidad de defoliación aplicada durante el desarrollo vegetativo en el primer año de vida de las plantas modifica la respuesta de las mismas a lo largo del ciclo, condicionando el ritmo de producción de biomasa vegetal en el rebrote, la estructura de planta a la cosecha, el rendimiento en grano y sus componentes, así como también la producción de biomasa radical.

Palabras clave: intensidad de defoliación, grano perenne, estructura de planta, rendimiento en grano, producción de forraje

ABSTRACT

World grain production relies largely on annual crops, which are associated with a high dependence on external inputs and environmental impacts. In this context, perennial crops have emerged as an alternative pathway more sustainable production systems, with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) standing out as a dual-purpose perennial grass with potential for producing grain suitable for human consumption and forage. The decline in grain yield over time represents the main challenge for its adoption, and intra-plant competition has been proposed as one of its main causes. The management of defoliation intensity could modify intra-plant competitive relationships; however, its effect has not yet been studied in this species at the individual plant level and under local conditions. In this context, the objective of this study was to understand how defoliation intensity influences productive responses through modifications in plant structure in intermediate wheatgrass. An experiment was conducted at the “Mario Alcides Cassinoni” Experimental Station (EEMAC), located in Paysandú, Uruguay, from April 2025 to January 2026. The experiment was conducted in outdoor pots under a completely randomized design (CRD), with three defoliation intensity treatments (residual heights of 5, 10, and 15 cm) and twelve replications, with the individual plant within each pot serving as the experimental unit. The different defoliation intensities did not affect the morphogenetic traits evaluated during regrowth (leaf appearance rate and leaf elongation rate), with phyllochron values ranging from 128 to 135 °Cd. During this period, more intense defoliation promoted higher growth rates, whereas the lowest defoliation intensity tended to result in a higher tillering rate. Throughout the reproductive period, differences in tiller dynamics were observed only for reproductive tillers, with the 15 cm treatment showing the highest number. Although these differences were not maintained in absolute terms at harvest, they were maintained proportionally relative to the total. The 10 and 15 cm defoliation treatments resulted in higher grain yield than the 5 cm treatment, although this was not reflected in the harvest index (HI), which averaged 0.13. The 10 cm treatment also showed greater lamina biomass in reproductive tillers. Among the yield components evaluated, individual spike and spikelet yield was greater under the 10 cm treatment, whereas no differences were detected in thousand-grain weight. At the belowground level, the least intense treatment (15 cm) resulted in greater root biomass production. Defoliation intensity applied during the vegetative stage in the first year of plant development modifies plant responses throughout the growth cycle, affecting the rate of biomass production during regrowth, plant structure at harvest, grain yield and its components, as well as root biomass production.

Keywords: defoliation intensity, perennial grain, plant structure, grain yield, forage production

1. INTRODUCCIÓN

La producción mundial de granos constituye un componente esencial en la alimentación humana y se prevé que su demanda continúe aumentando debido al crecimiento poblacional previsto (Department of Economic and Social Affairs [DESA], 2024) y la fuente eficiente de síntesis de nutrientes que estos representan (Ritchie et al., 2022). Gran parte de esta producción se sustenta en el uso de cultivos anuales (Cox et al., 2006), caracterizados por una elevada dependencia de insumos y asociados a diversos impactos ambientales con alteraciones sobre la conservación del suelo, almacenamiento de carbono, dinámica de los ciclos de nitrógeno y fósforo, disponibilidad de agua y la biodiversidad de los sistemas (Bennett et al., 2001; Foley et al., 2005; Matson et al., 1997).

En este sentido, los cultivos perennes surgen como una alternativa para lograr sistemas más sostenibles (Glover et al., 2007) por su capacidad de proporcionar amplios servicios ecosistémicos (Vico et al., 2016). Se ha demostrado que los mismos son capaces de secuestrar más carbono en el suelo, reducir las pérdidas de suelo por erosión y hacer un uso más eficiente de los nutrientes (Cox et al., 2006).

Si bien algunas especies han demostrado tener potencial para ser domesticadas como cultivos de grano perenne, entre estas, Tinopiro [*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey] es la que ha mostrado mayores posibilidades de consolidarse como tal a escala comercial no solo para la producción de carne como especie forrajera (Moore et al., 1995), sino también para la producción de grano apto para el consumo humano (Wagoner & Schaeffer, 1990). Diversos autores indican que podrían ser necesarios 23 ciclos de mejoramiento antes de que los rendimientos de Tinopiro sean comparables a los del trigo anual (Bajgain et al., 2022), sin embargo, reportes recientes indican que el progreso genético logrado en los primeros ciclos de selección ha sido continuo y resulta satisfactorio para varios rasgos de interés agronómico como lo son el rendimiento por espiga y superficie (Bajgain et al., 2022; Stoll et al., 2024). Para Uruguay, Tinopiro propone una ventaja adicional relacionada con su uso doble propósito considerando su producción de forraje y grano, lo que otorga la posibilidad de integrarse adecuadamente en sistemas agrícolas ganaderos.

Diversos autores han documentado una disminución en el rendimiento del cultivo con el paso de los años (Bajgain et al., 2020; Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018; Zimbric et al., 2020). Se sugiere que al menos en parte esto se debería a un aumento de la competencia intraplanta con el tiempo, efecto que se manifiesta en un mayor número de tallos fértiles, los que además resultan ser más débiles (Altendorf et al., 2021; Law et al., 2021). En base a los antecedentes que exploran diversas intervenciones en el manejo agronómico (Fernandez et al., 2020; Hunter et al., 2020; Law et al., 2021; Pinto et al., 2021), en un contexto de doble propósito, el manejo de la intensidad de defoliación podría modificar las relaciones de competencia por recursos a nivel de planta individual logrando una mayor estabilidad de los rendimientos.

En este trabajo se presentan los resultados obtenidos en el primer año de vida de plantas de Tinopiro delineando los posibles efectos de la intensidad de defoliación sobre la estructura de planta lograda a la cosecha, el impacto sobre el rendimiento en

grano y la producción de biomasa radical. Resulta entonces en la primera aproximación del efecto de la defoliación sobre la producción de forraje y el rendimiento en grano mediado por modificaciones en la estructura de plantas aisladas, en regiones templadas del hemisferio sur.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

- Comprender como la intensidad de defoliación influye sobre las respuestas productivas mediante la modificación de la estructura de planta en Tinopiro

1.1.2. Objetivos específicos

- Conocer el efecto de la intensidad de defoliación sobre la estructura de planta
- Conocer el efecto de la intensidad de defoliación sobre el rendimiento en grano y sus componentes
- Conocer el efecto de la intensidad de defoliación sobre la biomasa aérea y radical

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Tinopiro: cultivo perenne doble propósito

2.1.1. Origen y desarrollo

Introducido a Estados Unidos en 1932 y originario de Europa central, los Balcanes y Asia Menor, Tinopiro es una gramínea perenne cuyas características han generado interés para su domesticación (DeHaan et al., 2018; Hitchcock, 1951; Tsvelev, 1983). Es una especie hexaploide ($2n = 6x = 42$), se encuentra relacionada genéticamente al trigo común (*Triticum aestivum*), presenta alogamia y autoincompatibilidad, pertenece a la tribu de las tritíceas y a la familia de las poaceas (Mahelka et al., 2011). A su vez, presenta requerimientos de frío para la floración (Ivancic et al., 2021; Locatelli, Gutierrez, & Picasso Risso, 2022), sin embargo, a nivel local se han logrado porcentajes de floración en torno al 88% a partir de un germoplasma introducido en 2018 que inicialmente presentaba un 47,5% de floración, luego de tan solo dos ciclos de selección, permitiendo así la adaptación a nuestras condiciones de inviernos suaves (Locatelli Fagúndez, 2023).

A pesar de que Tinopiro no es la única especie con potencial de domesticación como cultivo de grano perenne, desde sus comienzos se ha destacado dentro de los granos perennes por su moderada dehiscencia, facilidad de trilla, tamaño aceptable (Wagoner & Schauer, 1990) y alto valor nutritivo del grano (Becker et al., 1991). En 2019 se liberó MN-Clearwater, haciendo que a nivel mundial sea el primer cultivo de grano perenne habilitado para el consumo humano en ser comercializado, en este caso bajo el nombre comercial de Kernza (Bajgain et al., 2020; Sheaffer & Jungers, 2022).

El grano de este cultivo perenne presenta contenidos de proteína, grasa, cenizas, fibra alimenticia y compuestos antioxidantes mayores que los de trigo, lo que permite su utilización en la producción de panificados y bebidas (Becker et al., 1991; Rahardjo et al., 2018; Tyl & Ismail, 2019). Por las razones anteriores Tinopiro ha alcanzado un grado de desarrollo sin precedentes dentro de los cereales perennes, encontrándose en el mercado diversos productos alimenticios elaborados con su grano, tales como: harinas, panes, pastas, snacks, cervezas y bebidas destiladas (The Land Institute, 2023). Comparando el pan artesanal desarrollado a partir de este grano perenne con respecto al realizado con harina de trigo, Li et al. (2026) indicaron que la presentación del producto junto con los beneficios ambientales asociados habilitó la obtención de un sobreprecio que estuvo entre un 5 y 10% por encima al obtenido con un pan de harina de trigo, manteniendo un perfil sensorial similar. Además de su reconocida aptitud para la elaboración de panificados desde ya hace varios años (Rahardjo et al., 2018), investigaciones recientes destacan que el grano de Tinopiro podría ser un candidato aceptable para el malteado y producción de mosto (Marcus & Fox, 2023).

A su vez, Tinopiro se caracteriza por presentar un sistema radical denso y vigoroso capaz de brindar diversos beneficios ecosistémicos, por lo que conocer como los diferentes componentes de la planta y su manejo afectan a las raíces resulta fundamental para mantener la capacidad de proveerlos (Locatelli Fagúndez, 2023). El hecho de que sea un cultivo perenne y el gran desarrollo que presentan sus raíces, ha contribuido a registros de absorción activa de agua hasta por lo menos dos metros de

profundidad (Clément et al., 2022), determinando mayor retención de los agregados del suelo así como también absorción activa de los nutrientes en espacio y tiempo (Chalar et al., 2017; Montgomery, 2007), lo que reduce la cantidad de sedimentos y nutrientes que se pierden por escorrentía (Ashworth et al., 2023).

En cuanto al manejo del agua, Tinopiro no solo ha demostrado una alta eficiencia en el uso de la misma, sino que también sus tasas de evapotranspiración y absorción neta de carbono son mayores si se los compara con cultivos anuales (de Oliveira et al., 2018). En esta comparación, específicamente con trigo anual, se observó que los niveles de humedad en perfiles profundos son mayores para Tinopiro en su segundo año de vida, lo que demuestra la capacidad de absorción que presenta esta especie, dada la extensión que sus raíces son capaces de alcanzar (Culman et al., 2013). Además, Duchene et al. (2020) determinaron que el sistema radical perenne mostró una distribución vertical más uniforme al comparar el de Tinopiro con el desarrollado por trigo y centeno. Los resultados obtenidos por los autores indican que en cultivos anuales solo un 16% de las raíces se encontraban en las capas profundas del suelo mientras que para el cultivo perenne se observó hasta un 30%.

A su vez, la defoliación del cultivo bajo un manejo doble propósito contribuye a un aumento en el ciclado de nutrientes como respuesta fisiológica, donde se da muerte y exudación radical, lo que favorece la disponibilidad de nutrientes para el rebrote (Pugliese et al., 2019). Estas características mencionadas en su conjunto hacen que el cultivo se adapte a diferentes condiciones, siendo capaz de tolerar moderados niveles de sequía, salinidad, anegamiento y alcalinidad (Moore, 2003).

En cuanto al rendimiento en grano, los reportes en el hemisferio norte a partir de cultivos puros han sido muy variados, desde 112 kg ha⁻¹ (Culman et al., 2013) hasta 1089 kg ha⁻¹ (Favre et al., 2019) para el primer año y desde 3 kg ha⁻¹ (Pugliese, 2017) hasta 1662 kg ha⁻¹ (Culman et al., 2013) para el segundo año. Locatelli Fagúndez (2023) a nivel local reportó un rendimiento promedio de 316 kg ha⁻¹ en el primer año con un 87% de reducción del mismo en el segundo año. Con niveles suficientes de nitrógeno se han registrado rendimientos de 900 kg ha⁻¹ en promedio siendo relativamente constantes a lo largo de los cuatro años de evaluación (Fagnant et al., 2024). Aunque los rendimientos aún son bajos, Bajgain et al. (2022) examinando evidencia reciente sobre el progreso en la domesticación de esta especie destacan que tan solo ocho generaciones de selección fueron necesarias para triplicar el rendimiento en grano por área, y que, a ese ritmo serían necesarios 23 años para alcanzar los rendimientos actuales del trigo común (Bajgain et al., 2022). De hecho, los rendimientos en grano de Tinopiro se encuentran dentro de los rangos reportados para otras gramíneas perennes. Por ejemplo, se han registrado rendimientos en grano que según la fecha de cierre del semillero varían entre 107 y 428 kg ha⁻¹ para *Festuca arundinacea* en su primer año, promediando 300 kg ha⁻¹ (Formoso, 2010), mientras que para *Dactylis glomerata* los valores reportados se encuentran entre 267 y 337 kg ha⁻¹ (Formoso, 2011).

En el norte y centro de América del Norte se han obtenido producciones de forraje de 6450 y 7419 kgMS ha⁻¹ año⁻¹ para el primer y los restantes años (segundo, tercero o cuarto) respectivamente (Franco et al., 2021). La producción de biomasa de primavera y otoño en promedio fue de 1352 y 1820 kg ha⁻¹, respectivamente, para el

primer año y de 1648 y 1271 kg ha⁻¹ en el segundo año (Pugliese, 2017). Culman et al. (2023) estimaron 6700, 5500 y 6700 ha⁻¹ año⁻¹ de materia seca de forraje en cosechas de verano para el primer, segundo y tercer año, respectivamente. A nivel local las producciones de forraje en verano son notoriamente superiores a las obtenidas en el otoño (2043 kgMS ha⁻¹) e invierno (1356 kgMS ha⁻¹) (Locatelli Fagúndez, 2023). Con respecto al valor nutritivo, la estación de cosecha afecta a todos los parámetros, siendo mayores en verano, intermedios en otoño y menores en invierno (específicamente la fibra detergente neutro y fibra detergente acida), mientras que la proteína cruda fue menor en verano, intermedio en otoño y mayores en invierno (Locatelli Fagúndez, 2023).

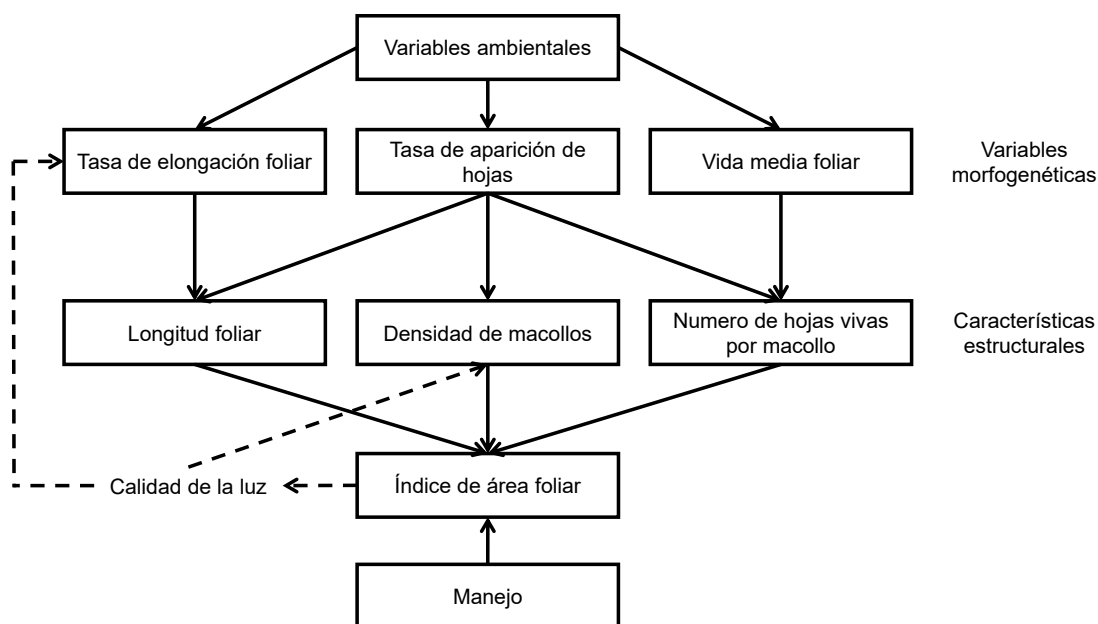
Las aptitudes tanto forrajeras como graníferas que caracterizan a Tinopiro permiten que sea considerado un cultivo doble propósito, proporcionando no solo ventajas a nivel económico, sino que también influyendo directamente sobre el manejo de los sistemas agrícola-ganaderos (Bell et al., 2008; Moore et al., 1995). La posibilidad de pastoreo otoñal de cereales implica para muchos países, entre ellos Uruguay, una fuente de forraje de alta calidad en períodos de déficit forrajero (Doole et al., 2009; Moore et al., 2009). Cuando el cultivo se ha utilizado tanto para la cosecha de forraje como para la de grano la productividad general se vio promovida provocando incrementos que rondaron el 22 – 45% en la producción de forraje, 30 – 50% en el rendimiento en grano y 39 – 73% en la biomasa radical (Pugliese et al., 2019). Por otro lado, Hajighasemi et al. (2016) afirman que, aunque el sistema doble propósito puede generar reducciones en la producción de grano, este puede seguir siendo económicamente viable si la producción de forraje compensa estas pérdidas.

2.2. Producción de forraje

El crecimiento aéreo de una cubierta vegetal puede ser descripto a partir de los procesos que determinan la expansión del área foliar (Colabelli et al., 1998). La morfogénesis definida como la dinámica de generación (*génesis*) y expansión de la forma de la planta (*morphe*) en el espacio; se expresa a través de la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), su tasa de expansión (o crecimiento), así como también su tasa de desaparición por senescencia. Así, el desarrollo y crecimiento de una planta depende de un programa morfogenético (definido por el genotipo) y de las condiciones tanto climáticas como edáficas (calidad y cantidad de luz, temperatura, estado hídrico y nutricional, etc.) (Figura 1) (Chapman & Lemaire, 1993). La morfogénesis de la parte aérea es, por tanto, un elemento fundamental a ser considerado pues determina la partición de carbono hacia los órganos aéreos de la planta y, en la medida que el programa morfogenético se expresa a través de la producción de biomasa vegetal, su realización necesita del carbono fijado a través del proceso de fotosíntesis (Nabinger, 1998). En consecuencia, se integran dos modelos de funcionamiento: *un modelo morfogenético*, que representa la *demanda* para el crecimiento; y *un modelo trófico*, que representa la *oferta* de carbono, determinada por el balance entre intercepción de la radiación, fotosíntesis y respiración celular (Lemaire, 1988).

Figura 1

Relación entre las variables morfogénéticas y las características estructurales de una pastura



Nota. Adaptado de Chapman y Lemaire (1993).

Entendiendo al *fitómero* como la unidad modular básica constituida por: nudo, entrenudo, yema axilar y hoja (Briske, 1986; Hyder, 1972) y siguiendo el programa morfogénético, los tejidos foliares se producen de manera secuencial como una cadena de fitómeros cada uno respetando una serie de etapas de desarrollo, desde la iniciación del primordio hasta el tamaño maduro y la senescencia ontogénica (Silsbury, 1970), formando así la unidad estructural denominada *macollo* (Briske, 1986; Hyder, 1972). La arquitectura de un macollo está determinada por el número, tamaño y disposición espacial de los fitómeros, mientras que, de la misma forma, la estructura de la planta se encuentra influenciada por la morfología y la disposición espacial de los macollos (Briske, 1991).

Así, para una planta en estado vegetativo, la morfogénesis depende de tres variables principales (Chapman & Lemaire, 1993), a saber (Figura 1):

- La *tasa de aparición de hojas* (TAH); vincula el número de hojas en relación al tiempo transcurrido y generalmente se expresa en hojas día⁻¹ (Chapman & Lemaire, 1993).
- La *tasa de elongación foliar* (TEF, mm día⁻¹) se define como el incremento de longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo o suma térmica y constituye la principal expresión del crecimiento de la hoja, dada la baja variación del ancho foliar en un amplio rango de condiciones (Colabelli et al., 1998).
- La *vida media foliar* (VMF) se define como el intervalo de tiempo o suma térmica entre la aparición de una hoja y el comienzo de su senescencia, siendo frecuente su expresión en términos de número de intervalos de aparición de hojas (Colabelli et al., 1998), dada la sincronía entre la aparición y senescencia de

hojas en especies gramíneas (Thomas & Stoddart, 1980). Es una característica relativamente estable para cada genotipo (Colabelli et al., 1998).

2.2.1. Tasa de aparición de hojas

La formación de una hoja consiste en el crecimiento de una protuberancia (primordio foliar) a un lado del ápice meristemático, que rápidamente se transforma en una media luna y luego en un collar que lo rodea completamente, tomando rápidamente forma de capucha que crece y encierra al ápice (Esau, 1943; Sharman, 1945). Las hojas jóvenes se van formando de forma sucesiva y alterna por dentro de un tubo formado por vainas de hojas precesoras, comúnmente denominado pseudotallo, a medida que alcanzan su tamaño final (Robson et al., 1988).

A nivel del meristemo apical, el tiempo que transcurre entre la iniciación de dos primordios foliares sucesivos se denomina plastocrono (Erickson & Michelini, 1957). Por otro lado, a nivel del macollo, el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas recibe el nombre de filocrón, mientras que las hojas aparecen a un ritmo definido por la TAH, definida matemáticamente como el inverso del filocrón (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Durante el desarrollo vegetativo el filocrón resulta ser relativamente constante para una especie determinada cuando es expresado en tiempo térmico (McMaster et al., 2003), aunque se han encontrado variaciones entre y dentro de cultivares de una misma especie (Frank et al., 1985). La estrecha relación entre la TAH y la temperatura permite expresar el filocrón en términos de grados día ($^{\circ}\text{Cd}$), utilizando la temperatura base de la especie (Colabelli et al., 1998). Lemaire (1985) determinó una temperatura umbral de 0°C para *Festuca arundinacea* y un filocrón constante de 220°Cd en condiciones templadas. Para *Lolium perenne*, Davies y Thomas (1983) definieron que el filocrón de dicha especie es de 110°Cd , mientras que para *Dactylis glomerata*, Duru et al. (1993) propusieron un valor de 188°Cd , sin indicar en ambos casos la temperatura base utilizada.

Para un nivel dado de nitrógeno y cuando las condiciones climáticas son estables, el filocrón depende de la longitud de la vaina de la hoja precedente, la que depende de la altura de defoliación; por lo que, diferentes combinaciones del estado inicial tras la defoliación, el número de hojas y la disponibilidad de nitrógeno podrían explicar los diferentes efectos sobre la evolución del filocrón durante el rebrote (Duru et al., 1999). De todos modos, Billiard (1994) ha demostrado que la disminución ontogénica de la TAH dado el largo de la vaina de la hoja precedente es un fenómeno que ha contribuido de forma limitada a la disminución de la TAH; encontrándose más relacionada con una modificación de la estructura de la zona de crecimiento de la hoja y de los procesos de división y extensión celular (Gastal & Lemaire, 2015).

Dentro del esquema morfogenético la TAH desempeña un papel central dado que tiene influencia directa en cada una de las tres características estructurales claves de una pastura (Figura 1) (Chapman & Lemaire, 1993). Se puede afirmar que una especie con alta TAH tenderá a producir un elevado número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos, dando lugar a una pastura de estructura baja y densa;

mientras que lo contrario se esperaría en especies con baja TAH (Chapman & Lemaire, 1993).

2.2.2. Tasa de elongación foliar

En gramíneas templadas la TEF está estrechamente relacionada con la temperatura, siendo generalmente exponencial la relación funcional cuando se evalúan rangos entre 0 - 12°C (Nabinger, 1998). Sin embargo, debido al efecto inmediato de la temperatura sobre la dinámica foliar, en algunos casos se puede encontrar una relación lineal entre ambas variables (Colabelli et al., 1998). El estado fisiológico de la planta también genera variaciones en la respuesta de la TEF a una misma temperatura media diaria dado que la respuesta en el crecimiento aéreo es mayor durante el desarrollo reproductivo primaveral en comparación al desarrollo vegetativo que tiene lugar en la época otoñal (Parsons & Robson, 1980; Peacock, 1975).

En gramíneas cespitosas la nutrición nitrogenada constituye otro factor que influye sobre la TEF, con un menor efecto relativo en la TAH (Cruz & Boval, 2000). La elongación foliar es la actividad meristemática que posee una demanda prioritaria de elementos minerales (Colabelli et al., 1998) y el efecto del nitrógeno sobre la TEF se asocia a una mayor acumulación de este nutriente en la zona de alargamiento de la hoja, específicamente en la región de división foliar (Gastal & Nelson, 1994). La disponibilidad hídrica también es capaz de regular esta variable, registrándose disminuciones en la misma que rondan el 60% a partir de reducciones de la disponibilidad hídrica en un 50% (Morales et al., 1997), habiéndose demostrado que la elongación celular resulta más afectada que la división de las células en estas condiciones (Vaadia et al., 1961).

Durante muchos años, el efecto fisiológico de la defoliación sobre la TEF se ha considerado como el resultado de una disminución drástica en la fotosíntesis de la planta y, por lo tanto, por una mayor dependencia de las reservas de carbohidratos (Gastal & Lemaire, 2015). Sin embargo, estudios destinados a manipular los niveles de carbohidratos no estructurales y a evaluar la elongación de las hojas han mostrado que, después de la defoliación, el crecimiento de las hojas se ve afectado por el nivel de carbohidratos no estructurales solo en aquellos casos donde el mismo se encuentra por debajo de cierto nivel (Davies, 1988). Se ha postulado que este valor crítico varía según las condiciones de crecimiento, incluida la concentración de dióxido de carbono en el aire (Skinner et al., 1999).

2.2.3. Vida media foliar

La VMF se mide como el retraso entre la aparición de tejido y el comienzo de su senescencia, periodo durante el cual, después de una defoliación completa, los tejidos verdes se acumulan sin pérdidas por senescencia (Lemaire & Agnusdei, 2000). Cumplida la VMF, la aparición y desaparición de tejidos foliares tienden a equilibrarse, alcanzando la cantidad máxima de tejido foliar verde por macollo y una acumulación neta nula por planta, a menos que se registre un aumento en la densidad de macollos (Matthew et al., 2000). Por las razones mencionadas resulta en un parámetro que

permite caracterizar la capacidad de las especies para acumular tejido foliar verde (Lemaire & Chapman, 1996).

Sería esperable que una especie con una VMF alta y una TAH baja, como es el caso de *Festuca arundinacea*, acumule más hojas grandes y, por lo tanto, sea capaz de mostrar una mayor capacidad máxima de crecimiento a nivel de macollo individual en comparación con *Lolium perenne* (Lemaire, 1988).

La combinación de las tres variables morfogenéticas presentadas anteriormente determina los cambios de estructura de una planta a lo largo de su desarrollo (Lemaire & Agnusdei, 2000), a través de modificaciones en: longitud foliar, número máximo de hojas vivas por macollo (NMHV) y densidad de macollos, conformando en conjunto al índice de área foliar (IAF), que regula la dinámica de rebrote mediante sus efectos sobre la interceptación de luz (Chapman & Lemaire, 1993).

2.2.4. Longitud foliar

La longitud foliar es el resultado de la relación entre la TEF y la duración de la elongación foliar (DEF). Robson (1967) demostró que en *Festuca arundinacea* la DEF es proporcional al filocrón, siendo el número de hojas que elongan simultáneamente el factor de proporcionalidad (α). Por tal razón, la longitud foliar es el resultado de la TEF y la TAH, aceptando que la duración del período de elongación de una sola hoja es una fracción constante del intervalo de aparición de hojas (Dale, 1982; Robson, 1967).

Los cambios estacionales conllevan a cambios en la temperatura, fotoperíodo, radiación incidente, entre otras, por lo que, conforme aumenta la temperatura, lo hacen también las tasas de aparición y elongación de las hojas (Colabelli et al., 1998). Considerando que el NMHV por macollo es un carácter relativamente constante, indefectiblemente lo anterior conduce a un acortamiento de la vida media de las hojas, un incremento en la tasa de senescencia y a un mayor recambio foliar. Sin embargo, estas hojas tienden a ser más grandes, aspecto que es promovido por incrementos paulatinos en la radiación incidente y días de mayor duración (Colabelli et al., 1998).

La longitud de las hojas nuevas esta influenciada por la longitud del tubo de vainas (pseudotallo) a través del cual emergen las hojas (Grant et al., 1981). El tamaño de la hoja se promueve con aumentos en la longitud del pseudotallo y los tejidos de vainas senescentes que permanecen en la base del macollo pueden conducir a una disminución en la tasa de macollaje y a un aumento en la TEF (Davies et al., 1983; Skinner & Simmons, 1993). De esta forma, la longitud del pseudotallo parece desempeñar un papel importante en la respuesta plástica de las especies forrajeras al régimen de defoliación (Chapman & Lemaire, 1993).

2.2.5. Densidad de macollos

En las axilas de las hojas se forman yemas que en condiciones favorables dan origen a nuevas macollas, cuyos puntos de crecimiento son de similar estructura a los que les dieron origen. Estos, a su vez, presentan la capacidad de desarrollar nuevas hojas con las mismas características de las primeras. En el desarrollo vegetativo de una

gramínea este comportamiento se repite muchas veces, dando así origen al proceso que se conoce con el nombre de macollaje (Langer, 1963).

El macollaje cumple diversas funciones de las cuales se destacan; a) contribución al establecimiento de las plántulas asegurando la producción rápida de área foliar; b) es esencial en la regeneración de la pastura, compensando la mortalidad de plantas, y c) asegura la perennidad de las plantas dada la habilidad para presentar elevada longevidad (Langer et al., 1964).

En gramíneas templadas se ha encontrado un comportamiento predecible de la dinámica del macollaje en las diferentes estaciones; por lo que generalmente ocurre un aumento de la densidad de macollos después del verano, una máxima producción en el otoño, una menor producción en el invierno, un nuevo incremento en primavera con una marcada declinación en el momento de la floración y, finalmente, un restablecimiento del macollaje hasta que las condiciones ambientales del verano impiden la evolución normal del proceso (Lamp, 1952; Langer, 1956, 1958).

No todas las yemas axilares tienen la capacidad de desarrollar un macollo y es por esta razón que Davies (1974) definió el concepto de *site filling*, expresado como el número de nuevos macollos por macollo por intervalo de aparición foliar. Por lo expuesto, la densidad de macollos se encuentra relacionada con la TAH y el *site filling*, constituyendo los principales factores internos de la planta que regulan el proceso de macollaje (Davies, 1974; Neuteboom & Lantinga, 1989; Van Loo, 1992).

El efecto positivo del nitrógeno sobre el macollaje en especies templadas ha sido demostrado por numerosos autores (Gastal & Lemaire, 1988; Langer, 1963; Whitehead, 1970). Dada la estrecha relación con la TAH, se esperaría que la respuesta de la tasa de macollaje al nitrógeno se mediara a través de la primera (Lemaire & Agnusdei, 2000). Sin embargo, la nutrición nitrogenada no aumenta significativamente el número de hojas producidas, sino que afecta positivamente a la proporción de macollos que crecen en sitios potenciales (Lemaire & Agnusdei, 2000).

2.2.6. Numero de hojas vivas por macollo

La VMF determina el NHVM que un macollo individual puede soportar cuando se alcanza su rendimiento máximo y constituye una constante genotípica (Davies, 1988; Lemaire, 1988). Dicha variable se puede calcular como el cociente entre la VMF y el filocrón o, de forma equivalente, como el producto entre la VMF y la TAH (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Tal como fue mencionado parcialmente en secciones anteriores el conocimiento de la duración de vida de las hojas en términos de hojas vivas por macollo es fundamental para el manejo de una pastura, por un lado, indica el potencial de rendimiento de la especie (máxima cantidad de material vivo por superficie) y por otro lado, es un indicador fundamental para la determinación de la frecuencia de pastoreo en un sistema rotativo (Nabinger, 1998).

2.2.7. Índice de área foliar

El IAF es una variable que indica la relación entre el área foliar y la superficie de suelo ocupada por el dosel (m^2 de hojas m^{-2} de suelo) (Matthew et al., 2000). En este sentido, la interacción de las tres características estructurales anteriormente descritas; longitud de hoja, densidad de macollos y NHVM, determina el IAF de la pastura, principal factor que influye en la interceptación de la luz y, por lo tanto, en la dinámica del rebrote (Brougham, 1956).

El IAF cambia la calidad de la luz dentro del dosel por lo que puede modificar algunas variables morfogénicas como la TEF y la tasa de macollaje, alterando algunas características estructurales de la pastura como la densidad de macollos y el tamaño de estos (Deregibus et al., 1983).

Se ha propuesto que para maximizar la acumulación de forraje a lo largo del tiempo se requiere que toda, o casi toda la luz que incide sobre la pastura sea interceptada por material foliar fotosintéticamente activo. De esta forma, cuanto mayor es el IAF, mayor es la proporción de radiación incidente interceptada y, durante el rebrote, la tasa de crecimiento de la pastura aumenta hasta el punto en que se intercepta el 95 – 100% de la luz incidente (Brougham, 1956).

Por otro lado, se ha comprobado que mantener pasturas con una alta biomasa acumulada promedio o IAF afecta negativamente el crecimiento y la utilización de la pastura a largo plazo dado que la densidad de macollos disminuye (Grant et al., 1983; Hunt & Brougham, 1967), y la proporción de lámina: vaina disminuye progresivamente (Hunt, 1965; Hunt & Brougham, 1967), lo que finalmente limita la eficiencia fotosintética del forraje residual.

Cabe destacar que algunas características estructurales no fueron incluidas en este abordaje, como la proporción lámina/vaina o la densidad aparente de las hojas debido a que tienen poca influencia en la expansión del IAF, pero son consideraciones importantes en la gestión de la defoliación y en las interacciones planta – animal (Hodgson et al., 1977).

2.3. Desarrollo radical

El sistema radical es uno de los componentes estructurales de la planta cuyas funciones son esenciales para llevar a cabo el desarrollo de la misma; implicando no solo su supervivencia, sino que también influye directamente sobre el estado en el que se encuentra la parte aérea y viceversa (Briske, 1986; Carámbula, 2004).

Las gramíneas forrajeras presentan dos tipos de sistemas radicales definidos por el origen de las raíces que lo forman, de tipo seminales o adventicias; las primeras se desarrollan a partir del embrión una vez germinada la semilla y forman al sistema radical inicial (Carámbula, 2004). Este a pesar de ser esencial para el establecimiento de la plántula tiene una corta duración no siendo capaz de sobrevivir más allá de la estación en la que se originó. Por otro lado, aquellas raíces que se forman en los nudos de la base del macollo son catalogadas como adventicias y dan origen al sistema radical

permanente cuya duración tiene una variación de 1 a 4 años según la especie gramínea (Troughton, 1981; Weaver & Zink, 1946).

Las raíces, al igual que otros órganos permanentes, son capaces de acumular sustancias de reserva cuando se genera un excedente de fotoasimilados producto de la fotosíntesis, una vez satisfechas las demandas de crecimiento y mantenimiento (White, 1973). Las mismas pueden ser utilizadas posteriormente por la planta para cumplir funciones vitales (Carámbula, 2004). Según Vallentine (1990), estas sustancias no solo aseguran funciones fisiológicas básicas, sino que su presencia en niveles altos favorece rebrotes rápidos luego de defoliaciones severas, así como también promueve el crecimiento de raíces.

2.3.1. Producción de biomasa radical

Los sistemas radicales, al igual que la parte aérea, presentan una evolución continua en el tiempo que implica crecimiento, senescencia y muerte de raíces. De este modo, los cambios en la tasa de producción de nuevo tejido radical en conjunto con las variaciones en longevidad de estos tejidos generan fluctuaciones estacionales en la masa radical activa (Garwood, 1967).

La actividad y crecimiento de estas raíces dependen de la provisión de carbohidratos hacia las mismas, proceso que se ve favorecido con temperaturas bajas e intensidades de luz altas (condiciones que se dan tarde en el invierno y principios de primavera) alcanzándose así una máxima producción de raíces (Carámbula, 2002).

De este modo, a principios de la primavera se da un aumento en la producción de nuevas raíces adventicias en las capas superficiales del suelo que va disminuyendo a medida que avanza la estación. Sin embargo, el crecimiento radical continúa debido a un aumento en la tasa de elongación y al incremento en cantidad de raíces ya existentes que alcanzan horizontes más profundos. Esta disminución en la producción de nuevas raíces se vuelve marcada hacia mediados del verano, retomándose la formación de raíces adventicias recién en el otoño. Aquellas que fueron producidas durante este período constituyen la base del sistema radical de los tallos que tendrán su desarrollo reproductivo en la primavera siguiente (Garwood, 1967).

Este pasaje a estado reproductivo no trae solo cambios en la parte aérea, Carámbula (2002) afirma que cuando se dan los momentos de alargamiento de entrenudos e iniciación floral coincide con momentos de inactividad radical, así como también se da la muerte de aquellas macollas hijas de macollas fértiles, que no lograron el desarrollo de su propio sistema radical.

La marcada muerte de raíces que se observa en la etapa reproductiva es un proceso regulado no solo hormonalmente por el desarrollo de las inflorescencias sino también por la competencia que surge de altas demandas de luz, temperatura, agua y nutrientes exigida por estas macollas fértiles en un ambiente de elevada producción de forraje (Carámbula, 2002).

2.3.2. Impacto de la intensidad de defoliación

No son solo factores ambientales los que regulan el pasaje de carbohidratos, Carámbula (2002) y Crider (1955) coinciden en que manejos de la pastura como la defoliación generan decrementos bruscos en la provisión de estos hacia las raíces, deteniendo su actividad hasta que el área foliar previamente eliminada comience a recomponerse. Esto se debe a que el suministro continuo de energía del que las raíces son dependientes tanto para su crecimiento como actividad es generado por la respiración celular, a partir de los fotoasimilados provenientes de la fotosíntesis (Caldwell et al., 1987).

En consecuencia, la supresión del crecimiento es en general proporcional a la intensidad y frecuencia del corte realizado (Cook et al., 1958; Crider, 1955; Youngner, 1972). Estas dos variables de manejo son catalogadas por Youngner (1972) como complementarias, de modo que defoliaciones menos intensas compensarían una alta frecuencia de corte, y viceversa. Con el objetivo de analizar el efecto del manejo de la defoliación sobre el crecimiento radical, Crider (1955) realizó, en diferentes especies gramíneas, cortes que implicaban eliminaciones del forraje desde 0% hasta 90%, con incrementos del 10%. A partir de esto observó que, para todas las especies evaluadas, la elongación de las raíces se detuvo luego de una única defoliación que eliminó más del 40% del forraje. Asimismo, cuanto mayor era la severidad del corte, más prolongada se volvía la detención del crecimiento radical y mayor era el número de raíces que no reanudaba su crecimiento. Por otra parte, cataloga a los macollos como unidades individuales en su reacción al corte basándose en que el crecimiento de las raíces de aquellos que no fueron cortados no se vio afectado a pesar de que el resto de la planta hubiera sido defoliada severamente (Crider, 1955).

La supresión del crecimiento radical se da pocas horas luego del corte (Crider, 1955; Hodgkinson & Becking, 1978), afectando tanto el desarrollo vertical como lateral de los sistemas radicales (Schuster, 1964). A su vez, tanto Weaver y Zink (1946) como Hodgkinson y Becking (1978) observaron no solo efectos negativos en el crecimiento y desarrollo de las raíces, sino que también reportan mortandad radical posterior al corte. De hecho, Evans (1973) reporta para *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata* y *Phleum pratense* que cortes por debajo de los 5 cm generaron un aumento en la proporción de raíces muertas.

Estos efectos en su conjunto generan una reducción de la superficie absorbente y el volumen de suelo explorado, lo que limita la absorción de agua y nutrientes (Davidson & Milthorpe, 1965). Como consecuencia, se condiciona el rebrote y la supervivencia de las plantas en el verano considerando que ha sido limitada la exploración radical a horizontes profundos (Carámbula, 2004).

Por su parte, las sustancias de reserva que fueron acumuladas en raíces, rizomas o bases de tallos durante el crecimiento vegetativo disminuyen rápidamente luego de la defoliación dado que son movilizadas hacia tejidos en crecimiento, así como también son sustrato en la respiración. La velocidad de disminución de las reservas será acorde a la intensidad del corte (Grant et al., 1981). De esta forma, cuanto más intenso

y frecuente sea el mismo, menor será tanto el área foliar remanente de la pastura como su capacidad para acumular reservas (Carámbula, 2004).

Carámbula y Terra (2000) afirman que pastoreos severos afectan inevitablemente el crecimiento de las raíces al impedir la acumulación de estas sustancias. Esto coincide con lo reportado por Jameson (1964) y Davidson (1965) quienes no solo demostraron que la defoliación reduce el crecimiento radical, sino que también disminuye la absorción de nutrientes.

De este modo, se ha determinado que las reservas cumplen un rol muy importante en el crecimiento cuando los pastoreos son severos debido a que la capacidad fotosintética de esa pastura se encuentra limitada. En cambio, en pastoreos menos intensos es el área foliar remanente la que toma mayor importancia (Carámbula, 2004).

De hecho, a pesar de no basarse en evidencia concluyente, Carámbula (2004) menciona que los carbohidratos acumulados en la base de las hojas maduras del forraje remanente (no aquellas en descomposición) podrían ser utilizados en el crecimiento de nuevas raíces. Asimismo, Davidson y Milthorpe (1966) observaron que los carbohidratos solubles almacenados en la base de las hojas más antiguas y completamente desarrolladas tendrían una mayor participación en el crecimiento de raíces y brotes de macollos que en la expansión de las hojas en crecimiento.

A pesar de que las reservas de carbohidratos pueden ser consideradas un indicador del potencial de rebrote de la pastura debido al rol que cumplen frente a defoliaciones severas (Weinmann, 1948), diversos trabajos indican que el aporte de estas reservas al rebrote en gramíneas perennes no es tanto como se reporta en investigaciones previas (Atkinson & Farrar, 1983; Caldwell, 1984; Ryle & Powell, 1975). Esto se debe a que el carbono asignado al sistema radical no puede ser fácilmente movilizado y utilizado en la parte aérea luego de una defoliación (Davidson & Milthorpe, 1966). Con el objetivo de comprobar si las reservas eran utilizadas en el crecimiento de las hojas luego de un corte se emplearon trazadores de radiocarbono ^{14}C en plantas de *Lolium multiflorum*. Los resultados mostraron que la defoliación no tuvo efecto en la movilización de estos compuestos en la raíz inclusive para aquellas plantas que fueron mantenidas en oscuridad luego del corte (Marshall & Sagar, 1965, 1968).

En este sentido, Watson y Casper (1984) y Richards y Caldwell (1985) plantean que el crecimiento aéreo luego del corte podría estar más limitado por la disponibilidad o activación de yemas axilares que por la cantidad de reservas de carbono.

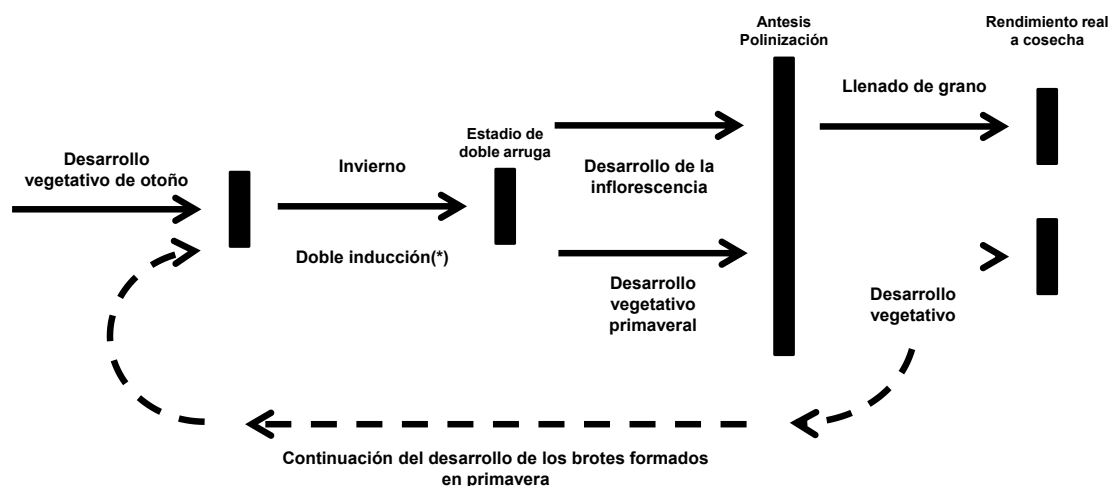
2.4. Rendimiento en grano

Hebblethwaite et al. (1980) sostienen que el desarrollo del rendimiento de semillas en gramíneas perennes se puede dividir en dos fases distintas: formación del potencial de rendimiento (manifestado en la antesis) y utilización del mismo (rendimiento real a la cosecha). Una parte importante del potencial de rendimiento se basa en procesos de desarrollo que ocurren durante la etapa vegetativa, mientras que la

influencia individual y/o colectiva de diversos factores bióticos y abióticos determinan la concreción del rendimiento real (Figura 2) (Hebblethwaite et al., 1980).

Figura 2

Desarrollo y concreción del rendimiento potencial de semillas en gramíneas perennes templadas



Nota. Adaptado de Hebblethwaite et al. (1980). (*) En gramíneas perennes invernales se encontró un requisito de inducción doble para la floración: una inducción primaria con requerimientos de temperaturas bajas con días cortos y una inducción secundaria en respuesta a días largos (Chastain & Young, 1998).

En plantas gramíneas durante el desarrollo vegetativo el meristemo apical se ubica en o por debajo de la superficie del suelo, estando inaccesible al corte y bajo defoliación regular y repetida se pueden seguir produciendo nuevas hojas a partir del mismo (Chapman & Lemaire, 1993). Además, es capaz de percibir las condiciones del medio ambiente, como las temperaturas vernalizantes, o dichas condiciones son percibidas por las hojas y se dirigen hacia los mismos, como es el caso del fotoperíodo para la inducción floral (Cooper, 1960; Evans, 1960).

La transición del meristemo apical de un estado vegetativo a uno reproductivo se encuentra marcada por la inducción floral la que puede ocurrir por factores genéticos y ambientales (temperaturas vernalizantes y fotoperíodo) (Langer, 1972). En Tinopiro, aunque este fenómeno se ve promovido por prolongadas exposiciones al frío, también se han observado plantas capaces de florecer sin exposición a condiciones vernalizantes (Ivancic et al., 2021), sugiriendo que los requerimientos de vernalización en esta especie son diversos (Locatelli Fagúndez, 2023).

A partir de la transición reproductiva del ápice meristemático o iniciación floral, el crecimiento vegetativo ocurre únicamente a partir de los meristemos intercalares inmaduros de fitomeros ya existentes o de brotes axilares previamente diferenciados en macollos reproductivos (Briske, 1991). Adicionalmente, la iniciación floral marca el comienzo de un periodo de dominancia apical, etapa que es regulada a través de las auxinas producidas en los primordios foliares de los meristemos apicales, que limita la disponibilidad o utilización de la citoquinina dentro de los brotes axilares, inhibiendo así el crecimiento de los mismos (Phillips, 1975). La transformación de los puntos de

crecimiento vegetativos en reproductivos frecuentemente se asocia al alargamiento de los entrenudos; sin embargo, en muchas especies parecen ser procesos independientes (Carámbula & Elizondo, 1968). El momento en que se da el alargamiento de los entrenudos determina el grado de susceptibilidad de las plantas a diferentes épocas e intensidades de cortes o pastoreos y su impacto tanto en la producción de forraje como de grano (Aitken, 1961; Cooper, 1950).

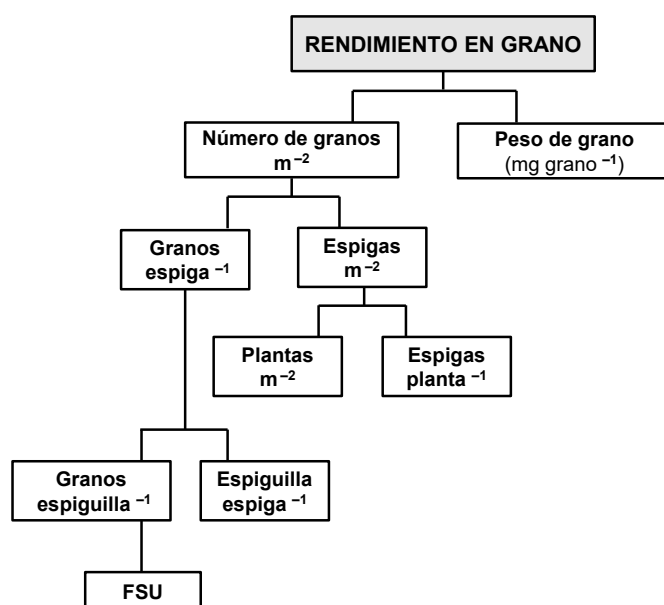
Particularmente en Tinopiro, el rendimiento en grano resulta en un carácter que aún presenta valores bajos, aunque el avance genético logrado por los diversos programas de mejoramiento no es desestimable (Ver sección 3.1.1. Origen y desarrollo) (Bajgain et al., 2022). A su vez, el hecho de que sean plantas perennes implica un aumento de los órganos vegetativos de almacenamiento, lo que favorece su longevidad, pero limita la producción de semillas (DeHaan et al., 2005). Sumado a esto, bajo un manejo doble propósito, el efecto de la defoliación sobre el rendimiento dependerá principalmente del manejo del pastoreo, el genotipo utilizado y las condiciones ambientales bajo las que se desarrolle (Edwards et al., 2011).

2.4.1. Componentes del rendimiento

El rendimiento de un cultivo depende de tres procesos interdependientes; la fotosíntesis, la traslocación y la capacidad de fosa, la que a su vez depende del número de espigas por unidad de superficie, de la cantidad de espiguillas por espiga, de los granos existentes por espiguilla y del tamaño individual de los mismos; componentes que se van determinando de forma sucesiva durante el desarrollo del cultivo, pero en períodos de distinta duración (Evans, 1983) (Figura 3).

Figura 3

Rendimiento en grano y sus componentes



Nota. FSU: *Floret Site Utilization* (utilización de sitios florales) (Altendorf et al., 2021). Adaptado de Evans (1993).

La *cantidad de espigas* se determina durante un período prolongado de tiempo, comenzando en estadios tempranos (desde el macollaje) mientras que el *número de espiguillas* queda determinado en un período más corto, cuando el punto de crecimiento entra en el estadio de doble arruga (iniciación floral). Luego se forman las flores, y se establece el *número de granos potenciales*. Finalmente, durante el llenado de grano, luego de la floración, se determina su *tamaño* (Evans, 1983). Puntualmente para Tinopiro se destaca que los componentes determinantes del rendimiento son el número de tallos reproductivos, las espiguillas por espiga, las flores por espiguilla, el peso de mil granos y el *floret site utilization* (FSU por sus siglas en inglés) (Altendorf et al., 2021).

Dado que la defoliación provoca un estrés en la planta, su intensidad y el momento en que ocurra afectará en mayor o menor medida el rendimiento a través de los componentes mencionados (Edwards et al., 2011; Harrison et al., 2011). En gramíneas perennes el efecto perjudicial de la defoliación después de la iniciación floral puede ocasionar disminuciones considerables en los rendimientos de semillas y ser completamente fatal luego del alargamiento de los entrenudos. En cambio, si la defoliación se realiza cuando las plantas se encuentran en estado vegetativo, los rendimientos en semilla sólo podrán ser afectados cuando los niveles de metabolitos disponibles para las plantas sean insuficientes para el desarrollo de macollas vigorosas (Carámbula & Elizondo, 1968). Es razonable esperar que los efectos de los tratamientos afecten más aquellos componentes del rendimiento que son determinados inmediatamente después del evento de defoliación (Sharrow & Motazedian, 1987).

No todos los macollos producirán espigas luego de la encañazón, por lo que el efecto de la defoliación en el *número de tallos reproductivos* es variable (Davidson, 1965), siendo la decapitación de ápices y una mayor cantidad de tallos abortivos las posibles explicaciones de estos resultados (Dann, 1968). El *número de espigas* se define antes de la encañazón y generalmente disminuye por efecto de la defoliación (Aase & Siddoway, 1975; Dann, 1968) siendo la sobrevivencia de macollos después de la encañazón el principal factor en determinar este componente (Sharrow & Motazedian, 1987) en conjunto con la capacidad de macollaje (Dunphy et al., 1982).

Las pérdidas de rendimiento no solamente se deben a la remoción de ápices reproductivos dado que en cultivos de trigo pastoreados se han registrado pérdidas de hasta el 80% (Dunphy et al., 1982) sin haber perdidas de ápices (Gardner & Rogers, 1956; Winter et al., 1990; Winter & Thompson, 1987), esto se debe al crecimiento logrado por el cultivo entre la última defoliación y la espigazón, es decir, la recuperación del IAF lograda. Royo et al. (1999) observaron aumentos del rendimiento cuando se disminuyó la presión del pastoreo y lo atribuyen a diferencias en la acumulación de materia seca antes de la antesis como resultado de disminuciones en área foliar y consecuentemente acumulación de carbohidratos.

Durante la encañazón ocurre una fuerte competencia por asimilados entre tallos, hojas y raíces (Dunphy et al., 1984; Evans, 1983) afectando el *número de granos por espiga*. Harrison et al. (2011) observaron reducciones en el rendimiento del 29 y 39% en cebada y avena respectivamente como consecuencia de variaciones en el tamaño y número de granos en cebada, pero únicamente del número de granos en avena. El peso de los granos frecuentemente se reduce por efecto de la defoliación (Aase & Siddoway,

1975; Cutler et al., 1949; Dann, 1968; Davidson, 1965; Dunphy et al., 1982) observando reducciones en este componente en defoliaciones tempranas sin necesariamente manifestarse en una reducción del rendimiento en grano (Harrison et al., 2011).

La espigazón y la madurez fisiológica son etapas fenológicas del cultivo que también se ven afectadas por eventos de defoliación, viéndose atrasos de la fecha de espigazón el cuál aumento con: retiros tardíos del pastoreo (Cutler et al., 1949; Dann, 1968; Justus & Thurman, 1955; Pumphrey, 1970; Winter & Thompson, 1987), aumento del número de cortes (Cutler et al., 1949) e intensidades mayores de pastoreo (Dann, 1968; Pumphrey, 1970). En el mismo sentido, se observa un atraso en la maduración que (Cutler et al., 1949; Dann, 1968; Davidson, 1965; Justus & Thurman, 1955), como tiene menor magnitud que el retraso manifestado en la espigazón contribuye a un acortamiento en este período, que resulta en un factor que reduce los rendimientos (Cutler et al., 1949; Dunphy et al., 1982; Sharrow & Motazedian, 1987; Winter & Thompson, 1987). Los efectos negativos generados sobre la espigazón se atribuyen en mayor medida a la menor producción de fotoasimilados por menor IAF en un período de alta demanda, más que a un cambio en el número de macollos (Dunphy et al., 1982; Sharrow & Motazedian, 1987; Winter & Thompson, 1987).

En resumen, los efectos generados sobre los diferentes componentes descriptos pueden verse reflejados en el índice de cosecha (IC), definiéndose como la proporción del rendimiento de grano respecto a la biomasa aérea total (Donald & Hamblin, 1976). Harrison et al. (2011) reportan que pastoreos tempranos no afectaron el IC a pesar de si haber afectado otros componentes. A su vez, se ha observado que en general mayores intensidades de corte contribuyen a mayores IC que intensidades moderadas (Dann, 1968).

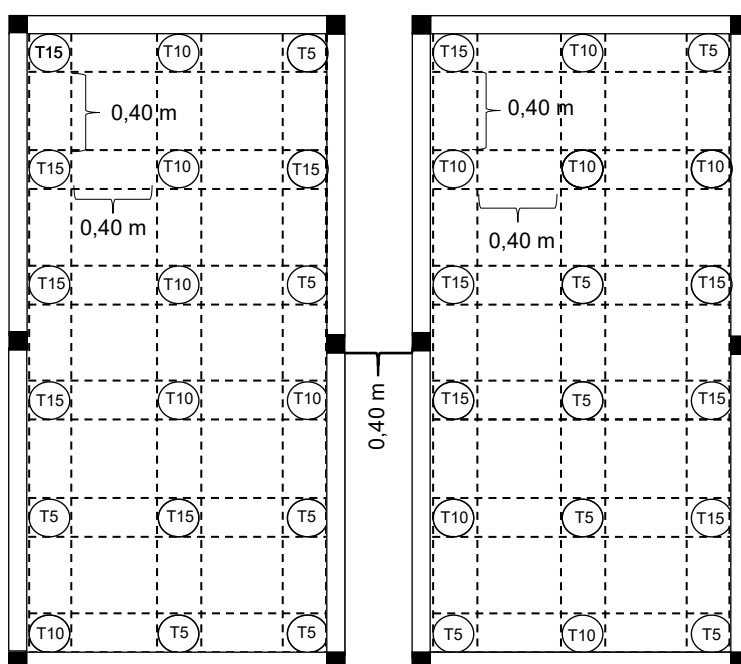
3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción general del experimento

El experimento se realizó en la Estación Experimental “Mario Alcides Cassinoni” (EEMAC) de la Facultad de Agronomía (FAgro), Universidad de la República (Udelar), entre abril de 2025 hasta enero de 2026. La estación experimental se encuentra sobre la Ruta Nacional Nro. 3 “General José Artigas”, aproximadamente a 13km al sur de la ciudad de Paysandú, Uruguay ($32^{\circ}22'31,58''$ S; $58^{\circ}03'47,11''$ O). El experimento se ejecutó al aire libre en macetas elaboradas con caños de PVC de 20 cm de diámetro y 100 cm de largo con el fin de facilitar la extracción y medición de la biomasa radical al finalizar el experimento (Anexo G). El sustrato estuvo compuesto por partes iguales de suelo y arena. Durante todo el experimento se aseguró una disponibilidad no limitante de agua y nutrientes, con el objetivo de permitir una estimación precisa de los posibles efectos de los tratamientos. Se utilizó un diseño completamente aleatorizado (DCA) con tres tratamientos y doce repeticiones, donde la unidad experimental fue la planta en cada maceta (Figura 4), totalizando así 36 macetas.

Figura 4

Disposición espacial de las macetas y distribución aleatoria de los tratamientos



Nota. Disposición espacial de las unidades experimentales donde cada círculo representa una maceta, la separación entre las mismas fue de 0.40m en ambas direcciones. Dentro del círculo se indica cual fue el tratamiento de intensidad (T5, T10, T15) aplicado para cada una como resultado de un proceso de aleatorización.

En el mes de marzo (26 de marzo de 2025) se sembraron 5 semillas por maceta a una profundidad de 2.5 cm aproximadamente. El germoplasma utilizado fue el obtenido luego de 3 ciclos de selección masal simple realizada en Paysandú, Uruguay (C3Uy). Esta selección parte de un germoplasma Ciclo 4 (TLIC4) perteneciente a The Land Institute (DeHaan et al., 2018) con floraciones logradas de hasta 50% y rendimientos en grano de 316 y 41 kg/ha para el primer y segundo año respectivamente.

(Locatelli, Gutierrez, Duchene, et al., 2022). Estos parámetros lograron mejorarse a partir de la selección en base a caracteres fenológicos (madurez temprana) y componentes del rendimiento en grano (número de espigas por planta y rendimiento por espiga) (Locatelli et al., 2025).

Luego de la emergencia, a las dos semanas desde la siembra, se realizó un raleo conservando solamente una plántula por maceta dejando la que mayor grado de desarrollo presentaba hasta ese momento y procurando preservar la uniformidad entre plántulas de diferentes macetas. Al cabo de 63 días después de la siembra (28 de mayo de 2025, 3 macollos por planta aproximadamente), luego de una fase de establecimiento que permitió a las plantas desarrollar macollos y raíces, se realizó un corte de homogeneización a una altura de 5 cm para todas las unidades experimentales.

Transcurridos 89 días desde la siembra (23 de junio de 2025, 4.1 hojas por macollo en promedio) se establecieron tres tratamientos de intensidad de defoliación, comenzando así la etapa H_0 (Figura 5) dentro de la cual las plantas fueron defoliadas a 5, 10 y 15 cm desde el nivel del suelo en dos oportunidades por cada tratamiento, en aquellos momentos definidos como óptimos en cuanto a biomasa total acumulada y reserva de energía, utilizando el número de hojas totalmente expandidas por macollo como indicador fisiológico (Donaghy et al., 2008; Fulkerson & Donaghy, 2001; Turner et al., 2006). De esta forma quedaron efectivamente definidas las 12 repeticiones por cada tratamiento.

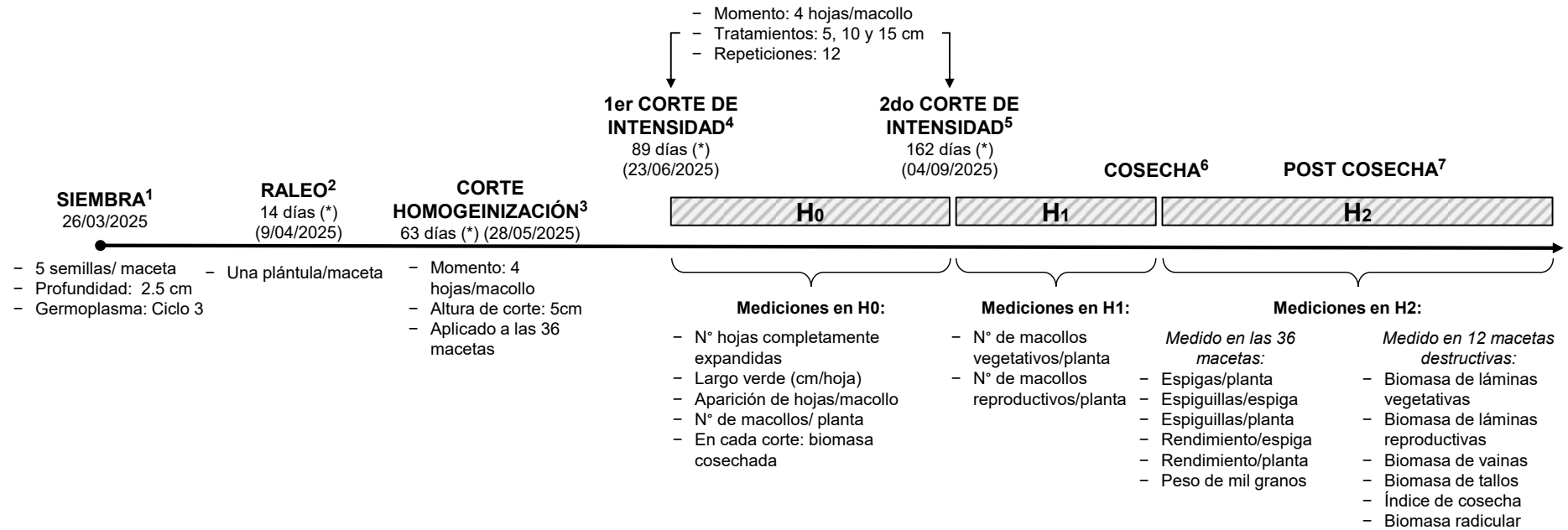
En H_0 se contó el número de hojas completamente expandidas y el crecimiento de las láminas en longitud desde el corte de emparejamiento, en dos macollos representativos. Esta medición se realizó con una frecuencia de una vez por semana donde se determinaba el largo verde de todas las láminas de cada macollo y la aparición de una nueva lámina para calcular la tasa de elongación foliar (mm día^{-1}) y la tasa de aparición de hoja (hojas día^{-1}). Además, en esta etapa (H_0) se contó el número de macollos totales por planta cada 30 días. Luego de la última defoliación (4 de setiembre de 2025, 3.7 hojas por macollo en promedio) se dio comienzo a la siguiente etapa llamada H_1 (Figura 5).

En H_1 se dejó crecer a las plantas hasta la floración y posterior formación de granos con el objetivo de conocer el efecto de los tratamientos de defoliación realizados durante la etapa vegetativa sobre la producción de granos por planta y sus componentes numéricos. Durante la misma se procedió a contar el número de macollos vegetativos y reproductivos cada tres semanas.

Posterior a la cosecha, comenzando la etapa H_2 , se midió el rendimiento por planta y sus componentes: espigas por planta, espiguillas por espiga, rendimiento por espiga y espiguillas por planta. Se eligieron 12 macetas al azar para el muestreo destructivo (4 repeticiones por tratamiento) y en éste determinar la biomasa radical. En H_2 también se obtuvieron los diferentes componentes de la parte aérea, tanto laminas y vainas de macollos vegetativos como laminas y tallos de macollos reproductivos de las 12 plantas utilizadas en el muestreo anterior, lo que junto al rendimiento en grano permitió la estimación del índice de cosecha.

Figura 5

Cronología del experimento y variables evaluadas en cada etapa



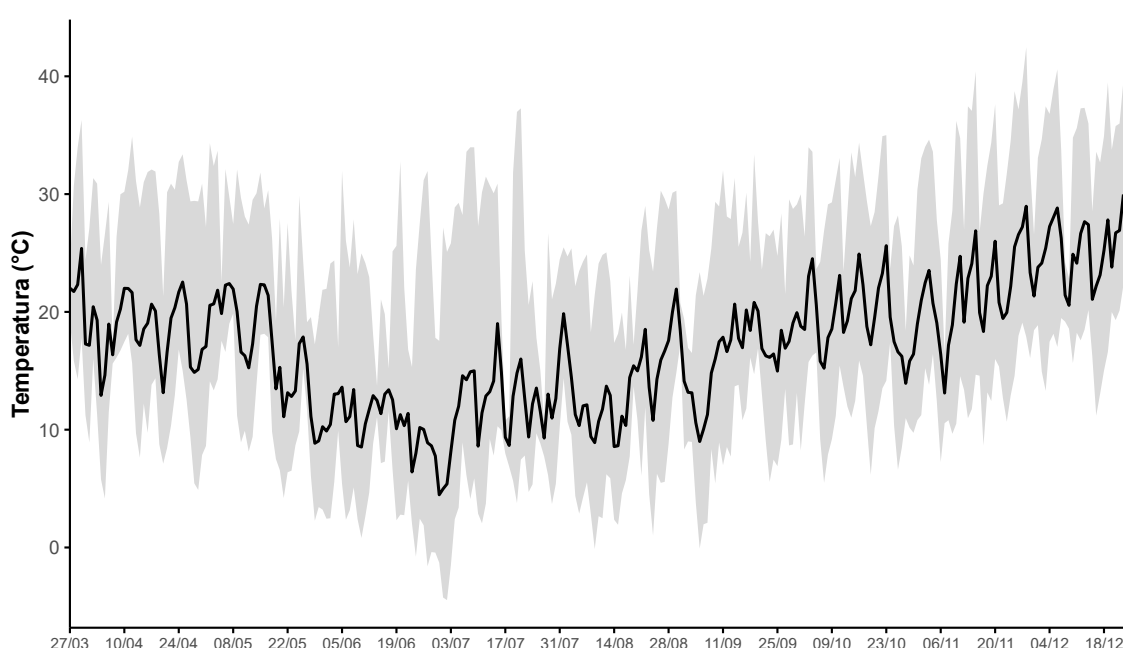
Nota. (*) corresponde a los días desde la siembra. ¹ Anexo A, ²Anexo B, ³Anexo C, ⁴Anexo D, ⁵Anexo E, ⁶Anexo F, ⁷Anexo G

3.2. Condiciones ambientales

Desde la siembra se registraron las condiciones meteorológicas circundantes al ensayo mediante un registrador automático de temperatura HOBO MX2201 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, EE. UU.) que fue instalado a 1 m sobre el nivel del suelo. A partir de los registros obtenidos cada una hora se determinó la evolución temporal de la temperatura mínima, máxima y media diaria (promedio de la temperatura registrada a intervalos de una hora). La evolución de estas variables se presenta en la [Figura 6](#).

Figura 6

Evolución temporal de la temperatura mínima, máxima y media diaria durante el experimento



Nota. Temperatura media diaria (línea continua) y rango de temperaturas máximas y mínimas diarias (área sombreada) registradas durante el período experimental.

3.3. Determinaciones a partir del muestreo no destructivo

Cada semana luego del primer corte de intensidad se midió con una regla milimétrica el largo foliar verde de cada lámina para cada uno de los dos macollos marcados por maceta al inicio de H_0 . Para las hojas que se encontraban completamente expandidas el largo foliar verde se midió desde la lígula hasta el ápice de la lámina mientras que para las hojas que se encontraban aún en crecimiento la medida se realizó teniendo en cuenta el ápice de la lámina en cuestión y la lígula de la hoja precedente (García-Favre et al., 2021). Luego de que la lámina alcanzaba su longitud máxima se continuaron las mediciones del largo foliar verde con las apreciaciones anteriores, hasta que al menos el 50% de la misma se encontrara con tejido senescente, definiendo así tal condición a toda la hoja.

La aparición de las hojas nuevas se definió al momento en que se registró la primera medición de largo foliar y se relacionó con una cierta cantidad de grados días acumulados desde el primer corte, los cuales fueron calculados considerando una temperatura base de 0°C (Frank, 1996) y la temperatura media diaria, calculada como el promedio de las temperaturas registradas de forma horaria cada día. Se estableció un modelo lineal entre el número de hojas y los GDA en el que se dio la aparición de cada una de éstas. El coeficiente de regresión de esta relación funcional de primer grado se corresponde con la **tasa de aparición de hojas** (TAH, hojas día⁻¹). El **filocron** (°C día) se calculó como el cociente entre los grados día acumulados entre los dos cortes de intensidad y el número total de hojas que aparecieron en este periodo.

Con las medidas de largo foliar repetidas en el tiempo se calculó la elongación foliar como el incremento en longitud de láminas entre dos medidas sucesivas, en este caso, entre dos semanas contiguas. Con los valores obtenidos anteriormente se calculó la elongación o crecimiento acumulado de cada lamina y de todo el macollo (considerando todas sus hojas) como la suma de las elongaciones semanales desde el primer corte hasta la última medición obtenida de cada hoja y de cada macollo. A partir de aquí solo restó considerar los días transcurridos atribuibles a cada diferencia como el denominador del cociente y así determinar tanto la **tasa de elongación foliar** (TEF, mm día⁻¹) por hoja individual como también la TEF del macollo considerado en su conjunto. A partir de lo anterior, la TEF por macollo quedó definida de dos formas: la ya expuesta y además, como el promedio de la TEF de sus hojas individuales. Utilizando los mismos procedimientos se calculó la tasa de senescencia foliar de hoja y por macollo con el largo foliar senescente.

Además, con las mismas medidas de largo foliar de todas las láminas de cada macollo se calculó el **largo foliar acumulado** (cm) por macollo logrado en cada fecha de medición. Con esta variable y los grados días acumulados (como denominador) se determinó la **tasa de crecimiento media e instantánea de crecimiento** (cm °C día⁻¹). Para la primera, en su cálculo se utilizó como numerador a la diferencia del largo foliar acumulado en cada fecha de medición con respecto al inicial, mientras que para la segunda se utilizó la diferencia entre dos mediciones sucesivas.

La **tasa de macollaje** (macollos día⁻¹) registrada en H₀ se calculó como el cociente entre la diferencia en el número de macollos y el intervalo de tiempo transcurrido para la concreción de la misma.

En H₁ se comenzó a cuantificar el número de macollos reproductivos y se continuó midiendo la cantidad de macollos vegetativos por planta en cada fecha de medición (cada 20 días). Para los primeros, el criterio de la definición de tal condición fue la identificación del primer punto de crecimiento sobre la superficie del suelo, correspondiente al inicio de encañado (Zadoks 3.1) (Zadoks et al., 1974).

3.4. Determinaciones a partir del muestreo destructivo

3.4.1. Tasa de crecimiento

En cada corte de intensidad de H_0 se procedió a cuantificar la biomasa cosechada mediante el secado en estufa hasta peso constante, luego de 48 horas, a 60°C . A partir de este dato generado para los dos momentos de corte, se calculó la **tasa de crecimiento** ($\text{gMS planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) como la diferencia de biomasa cosechada entre la primera y la segunda defoliación de intensidad en relación con la cantidad de días transcurridos entre ambas. Esta variable no se calculó para el período comprendido entre el segundo corte de intensidad y la cosecha de grano (H_1) considerando que los cortes realizados al momento de la cosecha fueron a una altura de 20 cm para todas las plantas, indiferentemente de que tratamiento había sido aplicado previamente en cada una. Claramente las diferentes alturas de corte aplicadas al final del período respecto al inicio para una misma maceta imposibilitan la comparación entre tratamientos.

3.4.2. Producción de raíces

El corte longitudinal de las macetas luego de la cosecha posibilitó la extracción de las raíces que exploraron dicho volumen de suelo. Inicialmente las raíces fueron separadas del sustrato utilizando un tamiz de 4mm debajo de las mismas y separando manualmente el suelo que se desprendía fácilmente. Luego las mismas fueron lavadas utilizando una solución salina (NaCl) con el objetivo de separar el suelo adherido a las raíces de forma no agresiva para posteriormente enjuagarlas utilizando debajo de las mismas tamices de 2 y 4 mm, colocados en ese orden de arriba hacia abajo, evitando la pérdida de las raíces más finas. Una vez limpias fueron secadas durante 72hs hasta peso constante y pesadas con una balanza Radwag WTC 2000 con una precisión de 0.01g.

Se realizó el cálculo del volumen explorado por las raíces de cada planta como el volumen de un cilindro, teniendo en cuenta la profundidad máxima de exploración radical de cada planta y el diámetro de cada maceta. A partir de este valor obtenido y el peso seco de las raíces, se obtuvo **biomasa radical total** (mg cm^{-3}). La unidad utilizada tiene como fin hacer comparables los valores observados entre unidades experimentales.

3.4.3. Componentes del rendimiento

Una vez alcanzado el estado de madurez adecuado del grano, se cosecharon manualmente las espigas a la altura de la inserción de estas en el tallo (H_2). La restante biomasa aérea de la planta fue cortada conteniendo en sí 5mm de raíz, mientras que en las plantas que no participaron del muestreo destructivo se mantuvo un rastrojo de 20 cm. En las primeras, de la parte aérea se separaron primeramente macollos reproductivos y vegetativos. En los macollos vegetativos se separó vainas de láminas y en los reproductivos tallos de láminas; los cuatro componentes de la parte aérea se identificaron por separado y permanecieron en estufa durante 48 horas hasta lograr peso constante, para luego proceder con su pesaje en una balanza Radwag WTC 2000 con una precisión de 0.01g. Con estos datos y el número de macollos procedente del

conteo realizado en la fecha de cosecha se calculó el peso individual de los macollos vegetativos y reproductivos. El peso de los componentes de la parte aérea en su conjunto definió el peso seco de la biomasa aérea de cada planta que junto al rendimiento en grano definieron el índice de cosecha.

Para cada planta se contó el número de espigas cosechadas, de las cuales se seleccionaron 10 representativas para contabilizar el número de espiguillas que contenía cada una. Posteriormente se separó el grano de la espiga mediante la utilización de una trilladora de laboratorio. Con los granos individuales primeramente se determinó el **rendimiento por planta** (gr planta⁻¹) y posteriormente se realizaron tres conteos de 50 semillas, para luego ser pesadas con una balanza de mano TCWEB con una precisión de 0.01 y así, por relación de proporcionalidad, estimar el **peso de mil semillas**. Con el rendimiento por planta, el **número de espigas** (espigas planta⁻¹) y el número de espiguillas promedio por espiga determinados anteriormente, se calculó a su vez el **rendimiento por espiga** (gr espiga⁻¹) y el **rendimiento por espiguilla** (gr espiguilla⁻¹).

3.5. Análisis estadístico

Los datos obtenidos de las variables determinadas mediante los procedimientos descritos en secciones anteriores fueron sometidas a análisis estadístico con el objetivo de inferir su comportamiento en la población estadística bajo estudio en cada caso. Para todas las variables se realizó primeramente un análisis de varianza (ANAVA) utilizando el software estadístico R versión 4.5.1. Los modelos lineales simples se ajustaron mediante la función aov del paquete stats, mientras que para los modelos lineales mixtos se realizó a través de la función lmer del paquete lme4. En los casos donde se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos a partir del ANAVA se realizó una comparación múltiple de medias a través de una prueba de Tukey con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Por otro lado, en los casos donde se obtuvo un valor de p entre 0.05 – 0.10, el nivel de significancia utilizado en la prueba de Tukey fue de $\alpha = 0.10$, con el objetivo de identificar diferencias próximas a la significancia estadística. Las medias ajustadas de los tratamientos se estimaron mediante el paquete emmeans y las comparaciones múltiples de medias se realizaron mediante la prueba de Tukey utilizando la función cld, asignando letras para identificar las diferencias entre tratamientos.

Dentro del experimento existieron variables que se determinaron solamente una vez sobre cada unidad experimental (planta o maceta), por lo que las observaciones puntuales pudieron considerarse independientes entre sí. Por esta razón, para el análisis de estas variables se empleó un modelo lineal simple, considerando al tratamiento como único efecto fijo, de la siguiente forma:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

Donde Y_{ij} representa el valor observado de la variable de respuesta en la unidad experimental j sometida al tratamiento i ; μ corresponde a la media general; τ_i al efecto relativo del tratamiento; y ε_{ij} al error experimental.

Las variables plausibles de ser analizadas mediante el modelo propuesto fueron la tasa de macollaje y la tasa de crecimiento promedio durante el rebrote, la proporción de macollos reproductivos y la biomasa asociada a sus laminas, la biomasa radical, el número de macollos total, vegetativos y reproductivos a la cosecha. En este grupo de variables se integró además al peso de macollo vegetativo y reproductivo, de vainas y láminas de macollos vegetativos, de tallos de macollos reproductivos, la relación lamina – vaina, la biomasa aérea total y el material senescente a la cosecha. Además, el modelo propuesto resulto adecuado para evaluar al índice de cosecha, el rendimiento en grano por planta, por espiga y por espiguilla, así como también el número de espigas por planta, espiguillas por espiga y peso de mil semillas.

Otras variables fueron determinadas una única vez durante el experimento pero fueron obtenidas a partir de los dos macollos evaluados dentro de cada maceta. De esta forma, los macollos constituyeron submuestras de la unidad experimental, por lo que las observaciones provenientes de una misma maceta no pudieron considerarse independientes entre sí.

Para contemplar la estructura de los datos planteada, las variables incluidas dentro de esta categoría fueron analizadas mediante modelos lineales mixtos, considerando al tratamiento como efecto fijo y a la maceta como efecto aleatorio, de la siguiente manera:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + M_j + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

Donde Y_{ij} corresponde a la observación de la variable respuesta, μ representa la media general, τ_i el efecto fijo relativo del i -ésimo tratamiento, M_j el efecto aleatorio asociado a la maceta y ε_{ij} el error experimental. Dentro de esta clasificación se incluyó a: la TAH, el filocrón, la TEF y la TSF.

Por otro lado, se registraron variables que se determinaron repetidamente en el tiempo sobre la misma unidad experimental, tanto a nivel de planta (o maceta) así como también a partir de los dos macollos marcados en cada planta. Tal como fue mencionado en casos anteriores, los macollos constituyeron submuestras de la unidad experimental, por lo que las observaciones realizadas sobre ellos no fueron consideradas independientes entre sí, sino que estuvieron asociadas a la misma maceta.

Para las variables que se midieron a nivel de maceta se definió un modelo lineal mixto, con la siguiente forma general:

$$Y_{ijk} = \mu + T_i + F_j + (TF)_{ij} + M_k + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

Donde Y_{ijk} representa el valor observado de la variable de la respuesta en la maceta k sometida al tratamiento i y evaluada en la fecha j ; μ corresponde a la media general; T_i al efecto fijo relativo del tratamiento; F_j al efecto fijo de la fecha de evaluación; $(TF)_{ij}$ a la interacción entre ambos efectos; M_k al efecto aleatorio asociado a la maceta; y ε_{ijk} al error experimental. El número de macollos en el rebrote fue analizado mediante

el modelo estadístico planteado así como también el número de macollos vegetativos y reproductivos durante H_1 .

Por otro lado, para las variables que fueron definidas múltiples veces en el tiempo pero a nivel de macollo también se definió un modelo lineal mixto pero de la siguiente forma:

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + F_j + (TF)_{ij} + M_k + C_{l(k)} + \varepsilon_{ijkl} \quad (4)$$

Donde: T_i representa el efecto fijo del tratamiento, F_j el efecto fijo de la fecha de evaluación, $(TF)_{ij}$ la interacción, M_k el efecto aleatorio de la maceta y $C_{l(k)}$ el efecto aleatorio del macollo anidado dentro de la maceta. El largo foliar acumulado, la tasa media e instantánea de crecimiento fueron variables analizadas mediante el modelo estadístico propuesto.

De forma complementaria, las variables anteriormente mencionadas, cuyo comportamiento frente a los tratamientos de defoliación fue analizado de forma individual, también se utilizaron en un análisis conjunto con el objetivo de identificar cuales explicaron en mayor medida el rendimiento en grano obtenido para la especie en el presente experimento, independientemente del tratamiento aplicado. Para esto se realizó un análisis de regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS, *Partial Least Squares*), modelo que permite evaluar simultáneamente la relación de múltiples variables explicativas y una variable de respuesta que en este caso fue el rendimiento en grano por planta.

A partir de este modelo se calcularon los valores de importancia de las variables en la proyección (VIP, *Variable Importance in Pojection*) los cuales indican la contribución relativa de cada variable a la explicación del rendimiento. Este segundo análisis permitió descartar aquellas que tomaron un nivel de importancia bajo y conservar únicamente las que resultaron en un $VIP > 1$.

Sin embargo, este análisis no permite conocer si las asociaciones encontradas fueron positivas o negativas ni la significancia estadística de las mismas, por este motivo se calcularon coeficientes de correlación de Pearson entre las variables con $VIP > 1$ y el rendimiento en grano. La significancia de las correlaciones se evaluó mediante una prueba t asociada al coeficiente de correlación obtenido, considerando un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De aquí en adelante se presentarán: en primer lugar, los resultados obtenidos a partir de la determinación de las variables morfogénicas básicas durante el rebrote, tales como la tasa de aparición de hojas (TAH, hojas dia^{-1}), la tasa de elongación foliar (TEF, mm dia^{-1}), la tasa de senescencia foliar (TSF, mm dia^{-1}) y la tasa de macollaje (macollos dia^{-1}), evaluadas durante gran parte del estado vegetativo de las plantas. Luego se analizará la dinámica temporal del número de macollos en la transición reproductiva de las plantas. Posteriormente, el análisis se orientará hacia la estructura de planta lograda, procurando interpretar los posibles efectos observados sobre las variables morfogénicas mencionadas. Por último, se abordarán los efectos registrados sobre el rendimiento en grano y sus componentes, considerando las posibles alteraciones estructurales generadas en las plantas como consecuencia de los tratamientos aplicados. Finalmente, dejando de lado los tratamientos y sus efectos, se pondrá el foco en el rendimiento en grano con el objetivo de identificar la estructura de planta que permite optimizar esta variable.

4.1. Variables morfogénicas durante el rebrote

4.1.1. Tasa de aparición de hojas

La TAH no presentó diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.1503$), indicando que la intensidad de defoliación aplicada en el primer corte no modificó significativamente la dinámica de aparición de hojas.

Esto contrasta con lo reportado en algunos trabajos previos, donde generalmente se observa que defoliaciones de mayor intensidad conducen a una estructura de los macollos que consta de menores longitudes de vainas y, consecuentemente, pseudotallos más cortos que contribuyen a un aumento de la TAH debido a la menor distancia que deben recorrer antes de emerger y exponer la lígula en su totalidad (Duru et al., 1999). Los resultados obtenidos en este experimento podrían haber diferido de los antecedentes debido a que una única defoliación de intensidad posiblemente no haya sido suficiente para reproducir los efectos estructurales esperables bajo regímenes de severidad contrastantes. En este sentido, es probable que las respuestas observadas en trabajos previos sean consecuencia de patrones de defoliación repetidos en el tiempo de forma sistemática, capaces de generar modificaciones marcadas en la estructura de los macollos y su dinámica de morfogénesis. De hecho, Chapman y Lemaire (1993) en su trabajo destacan que las respuestas fisiológicas generalmente se manifiestan en cortos períodos de tiempo, mientras que las respuestas morfológicas generalmente se consideran de largo plazo.

Por su parte, Gastal y Lemaire (2015) en su revisión sostienen que en muchos casos se ha encontrado un efecto muy limitado o no significativo de la defoliación sobre la TAH, encontrándose también registros de aumentos. Además, los mismos autores han encontrado una escasa influencia de la calidad de la luz sobre la misma variable, al menos en *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne*. Desde esta perspectiva, los aumentos de la TAH en respuesta a aumentos de la intensidad de la luz asociados a los distintos regímenes de defoliación parecen estar mediados por un incremento en la tasa

fotosintética y suministro de asimilados, mientras que las señales lumínicas parecen desestimarse.

Si bien es esperable que para el tratamiento de corte a 15 cm ocurra una disminución ontogénica de la TAH, Billiard (1994) demostró que este fenómeno contribuye de forma reducida a una disminución general de la variable. Por otro lado, el acortamiento de la vaina por defoliación debería, al menos en parte, revertir el aumento ontogénico de la longitud de la vaina y la disminución de la TAH que se observa en plantas no defoliadas. Sin embargo, la TAH en plantas defoliadas puede disminuir por una falta de suministro de carbono a la hoja en crecimiento. Estos efectos opuestos pueden superponerse y explicar resultados contradictorios encontrados en la literatura, particularmente aquellos que aluden a un aumento de la TAH en un régimen de defoliación severo (Grant et al., 1981; Hernández-Garay et al., 2000).

En síntesis, los resultados sugieren que esta variable habría estado principalmente regulada por la acumulación térmica durante el período de evaluación, siendo menos plástica a los tratamientos de intensidad aplicados en una sola oportunidad.

4.1.2. Filocrón

El filocrón como variable inversamente relacionada con la TAH, representa el intervalo de tiempo térmico que se requiere para la aparición de dos hojas sucesivas, cuya estimación resulta de la relación entre los GDA del período evaluado respecto al número de hojas que se desarrollaron durante el mismo (Chapman & Lemaire, 1993). Bajo las condiciones del experimento el filocrón promedio tomó valores entre 128 y 135 °Cd, valores ligeramente superiores a los indicados por Frank et al. (1985) para esta misma especie (125°Cd). Estos resultados ubican a la especie por debajo de lo reportado para *Festuca arundinacea* (217 °Cd) (Lemaire, 1988) y *Dactylis glomerata* (188 °Cd) (Duru et al., 1993), mientras que estuvieron por encima de lo observado para *Lolium perenne* (110°Cd) (Davies & Thomas, 1983). Se debe tener en cuenta que para *Festuca arundinacea* se registró la misma temperatura base que la utilizada en el presente experimento (0°C), sin embargo, para las dos últimas especies esta información no fue especificada por los autores lo que limita la precisión en la comparación.

Considerando su estrecha relación con la TAH, era esperada la concordancia en el análisis estadístico de los resultados entre ambas variables, observándose que las diferentes alturas de defoliación no modificaron significativamente la aparición foliar ($p = 0.3647$). La ausencia de una respuesta diferencial coincide con lo anteriormente discutido para la TAH siendo variables características estables dentro de la especie cuando se expresan en función de la acumulación térmica (Lemaire & Agnusdei, 2000) lo que podría explicar la baja sensibilidad a las intensidades de defoliación evaluadas.

Se podría interpretar entonces que el filocrón estuvo determinado principalmente por características propias de la especie en conjunto con las condiciones en las que se desarrolló el experimento, más que por los tratamientos de defoliación aplicados.

4.1.3. Tasa de elongación foliar

Los tratamientos evaluados no modificaron significativamente la TEF ($p = 0.1112$), observándose valores similares entre ellos durante el período evaluado. Este resultado sugiere que los tratamientos aplicados no modificaron de forma apreciable los procesos de expansión celular, responsables en gran medida del crecimiento en longitud de las hojas (Colabelli et al., 1998). La TEF tomó valores medios entre 0.504 y 0.607 cm hoja⁻¹ día⁻¹, valores cercanos a los reportados por Dávila Casco y Nogueira Da Silveira (2026) para *Festuca arundinacea* (0.69 cm hoja⁻¹ día⁻¹) a partir de un estudio realizado en la misma localidad donde se desarrolló el presente experimento y en condiciones controladas. La TEF también fue analizada por macollo y los resultados del análisis estadístico tampoco arrojaron diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.1588$).

Desde los primeros estudios sobre carbohidratos no estructurales y la TEF se ha entendido con más claridad que las plantas pueden mantener la elongación de las hojas, después de la defoliación, a través de adaptaciones fisiológicas y morfológicas transitorias, de corto plazo. Estas adaptaciones van desde un aumento del área foliar específica hasta el suministro de carbohidratos no estructurales (principalmente fructanos en especies C3), que son removilizados desde los meristemos intercalares de macollos maduros donde presentan concentraciones relativamente altas (De Visser et al., 1997; Gastal & Nelson, 1994; Schnyder & Nelson, 1987; Volenec & Nelson, 1984).

Estos mecanismos fisiológicos de adaptación tienen límites y bajo defoliaciones repetidas no son suficientes para mantener la tasa de crecimiento de las hojas. En este sentido, en *Lolium perenne* se encontró que tras defoliaciones semanales la elongación de las hojas resulta afectada de forma sustancial y duradera, acompañada de una disminución de la concentración de carbohidratos no estructurales, manteniéndose en valores bajos (Donaghy et al., 2008; Lee et al., 2009; Turner et al., 2006, 2007), posiblemente por debajo de determinado valor umbral (Davies, 1988). En esta situación, las reservas de carbohidratos pueden no reaccumularse a un nivel suficiente entre dos defoliaciones consecutivas y por lo tanto pueden reducir la TEF, como se confirma en otros estudios (Donaghy et al., 2008; Lee et al., 2009; Turner et al., 2006, 2007).

Considerando que en este experimento la frecuencia de defoliación estuvo marcada por el número de hojas óptimo, correspondiente a cuatro hojas por macollo y fue igual para todos los tratamientos de intensidad; esta consideración experimental podría haber sido suficiente para lograr un nivel de acumulación de carbohidratos no estructurales, que mantuviera el crecimiento de las hojas en los diferentes tratamientos en el rebrote posterior, independientemente del área foliar remanente.

Sumado a esto, posiblemente aún el tratamiento más intenso de defoliación contó con un área foliar remanente suficiente y con una eficiencia fotosintética tal que permitió mantener la asimilación y suministro de carbohidratos hacia la parte aérea, logrando tasas de elongación similares al tratamiento menos intenso. Esto podría deberse a que para plantas C3 creciendo bajo condiciones óptimas, como lo fue en el presente experimento, una intensidad de defoliación de 5cm no limita el crecimiento

(Grant et al., 1983) a pesar de que pueda implicar más tiempo necesario para alcanzar la tasa máxima de crecimiento (Parsons et al., 1988).

4.1.4. Tasa de senescencia foliar

La TSF constituye una variable de interés debido a que representa el ritmo de pérdida de tejido foliar fotosintéticamente activo, expresado en mm de lámina foliar senescente por día. El análisis estadístico no detectó diferencias significativas entre tratamientos en esta variable tanto a nivel de hoja ($p = 0.3987$) como por macollo ($p = 0.5311$).

Estos resultados son esperables dado el patrón sincrónico de crecimiento encontrado en gramíneas, donde luego de cumplirse la vida media foliar, la aparición de una hoja en general es balanceada con el comienzo de la senescencia de la primera (Thomas & Stoddart, 1980). Como fue mencionado anteriormente, en este experimento el momento de defoliación se encontró marcado por el número de hojas óptimo y se mantuvo inalterado para todos los tratamientos. Luego del corte, más allá de que la senescencia de la primera hoja hubiese comenzado antes o después según el tratamiento, a nivel promedio del período posiblemente estuvo más marcada por el ritmo del flujo de tejidos característico de gramíneas que por modificaciones puntuales y momentáneas en la tasa de senescencia en cada tratamiento. Además de esto, al no encontrarse diferencias en los resultados concernientes al crecimiento y desarrollo de las hojas individuales a nivel de macollo, reportados en secciones anteriores, también resulta esperable no encontrar diferencias en la variable presentada en esta oportunidad.

Por esta razón, las posibles diferencias observadas en variables integradoras del crecimiento deberán interpretarse considerando el efecto conjunto de estos procesos a lo largo del tiempo, más que modificaciones puntuales de alguno de ellos expresadas en términos medios.

4.1.5. Largo foliar acumulado

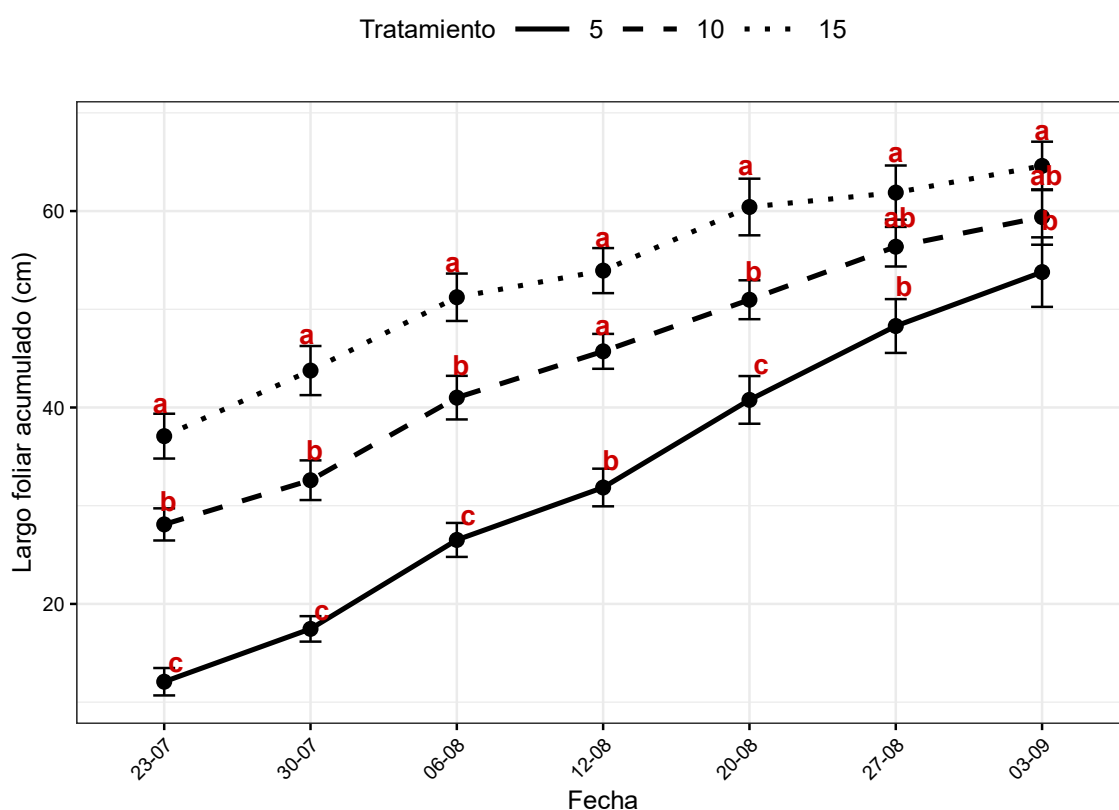
El largo foliar acumulado constituye el resultado neto de los procesos de aparición, elongación y senescencia de las hojas, siendo un indicador del estado estructural del macollo logrado en cada fecha de evaluación durante el rebrote. Debido a esto, resume gran parte de la dinámica observada de las variables ya analizadas a lo largo del período de evaluación bajo las diferentes intensidades de defoliación. Resultó de interés evaluar si los tratamientos efectuados modificaron la acumulación en longitud foliar verde en los macollos, permitiendo detectar posibles diferencias en el crecimiento resultante.

Se encontraron efectos significativos de los tratamientos ($p = 2.062e^{-06}$), fecha ($p < 2.2e^{-16}$) e interacción tratamiento x fecha ($p = 9.878e^{-08}$) sobre la variable de respuesta analizada. La significancia de la interacción indica que la respuesta a los tratamientos varió a lo largo del período evaluado.

Las comparaciones de medias realizadas para cada fecha de medición mostraron que las diferencias entre tratamientos no fueron constantes durante el rebrote, observándose modificaciones en la magnitud y en el momento en el que se expresaron las respuestas según la intensidad de defoliación (Figura 7). Las diferencias en el largo foliar acumulado fueron evidentes en el inicio del período de evaluación, reflejando el efecto inmediato de las distintas intensidades de defoliación sobre la cantidad de tejido foliar remanente luego del corte, haciendo referencia fundamentalmente al largo verde de láminas. A medida que avanzó el rebrote, dichas diferencias tendieron a atenuarse, observándose una aparente desaparición de algunas diferencias significativas hacia las últimas fechas de evaluación. Así, las diferencias observadas entre los tratamientos de 5 y 10 cm al inicio del rebrote tendieron a disminuir con el transcurso del período de rebrote, desapareciendo hacia las últimas evaluaciones. No obstante, las diferencias entre los tratamientos extremos persistieron hasta el final del período experimental; tanto es así que los tratamientos de 5 y 15 cm mantuvieron las diferencias significativas, observándose sistemáticamente mayores valores en el largo acumulado en los macollos sometidos a la menor intensidad de defoliación.

Figura 7

Comparación de medias de largo foliar acumulado (cm)



Nota. En cada fecha, letras diferentes indican diferencias estadísticas entre medias (Tukey, $p < 0.05$).

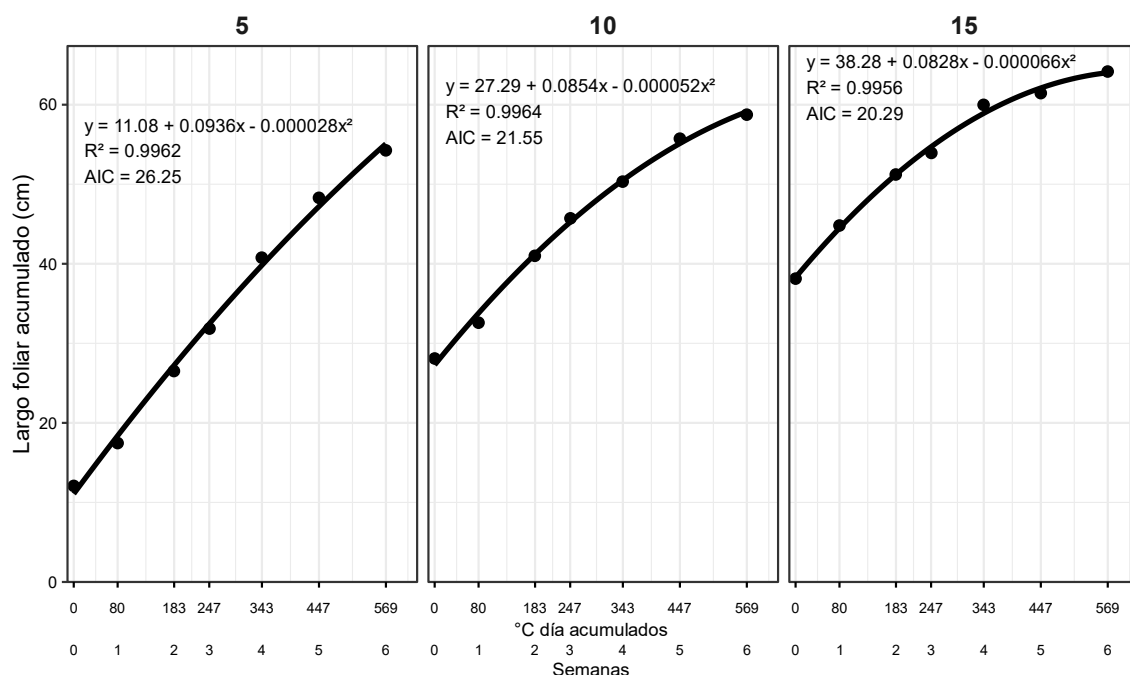
Si bien no fueron perceptibles diferencias significativas en las tasas de aparición, elongación y senescencia foliar analizadas previamente, el largo foliar acumulado a lo largo del período de rebrote permitió discriminar respuestas entre tratamientos. Esto

sugiere que la integración temporal de estos procesos en una única variable posibilitó detectar efectos de la intensidad de defoliación que no resultaron evidentes al analizar cada componente de forma separada y como tasas promedio del período evaluado.

En conocimiento de la existencia de una interacción significativa entre tratamiento y fecha de evaluación, se caracterizó la relación funcional de la acumulación de tejido foliar, a nivel de macollo, en función del tiempo durante el rebrote bajo diferentes intensidades de defoliación. Este procedimiento permite describir cuantitativamente la dinámica de acumulación de tejido foliar durante el rebrote y sirve para la búsqueda de explicaciones ante las posibles diferencias en producción primaria. En este proceso se utilizaron los °Cdia como referencia temporal para de esta manera dejar de lado los efectos instantáneos esperables de la temperatura sobre la dinámica del crecimiento foliar (Colabelli et al., 1998). En todos los casos los modelos explicaron más del 90% de la variación observada, evidenciando una acumulación progresiva, de diferente magnitud, de tejido foliar durante el rebrote. Luego de evaluar diversos modelos de respuesta, el mejor ajuste se encontró con modelos cuadráticos en todos los tratamientos, de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC) (Figura 8). Además de apreciar los efectos inmediatos de la intensidad de corte a través de la interpretación de los interceptos (β_0), al observar los coeficientes lineales (β_1) se destaca una respuesta mayor en largo foliar en el tratamiento de 5 cm comparado al de 15 cm. Mientras que el tratamiento de 5 cm presentó una acumulación de largo foliar casi lineal en el intervalo de tiempo evaluado, sin una clara fase descendente de la curva en el periodo evaluado los tratamientos de 10 y 15 cm exhibieron menores tasas de acumulación con el transcurso de tiempo, con elevadas tasas iniciales de acumulación seguidas por una progresiva desaceleración a medida que avanzó el rebrote. Estos resultados son esperables y de hecho coinciden en parte con los encontrados en la bibliografía consultada, donde se evidencian curvas de acumulación sigmoidales posteriores a defoliaciones severas hasta curvas con un único punto de inflexión en defoliaciones leves (Parsons et al., 1988).

Figura 8

Modelos ajustados para largo foliar acumulado (cm) según tratamiento



Nota. En cada panel se muestra la ecuación del modelo, el coeficiente de determinación (R^2) y el criterio de información de Akaike (AIC).

Puntualizando en el hecho de que las diferencias en el largo foliar acumulado entre los tratamientos más intensos tendieron a atenuarse a lo largo del rebrote, se postulan diversas explicaciones que contemplan variaciones sutiles en alguna de las variables morfogénicas en momentos específicos del rebrote que concluyeron en los resultados obtenidos en los tratamientos de 5 y 10 cm.

Para confirmar estas hipótesis se calcularon las tasas de crecimiento medias e instantáneas (ambas expresadas en $\text{cm } ^\circ\text{C día}^{-1}$) a partir de las diferencias de longitud foliar observadas entre evaluaciones, utilizando distintos marcos temporales según la variable considerada.

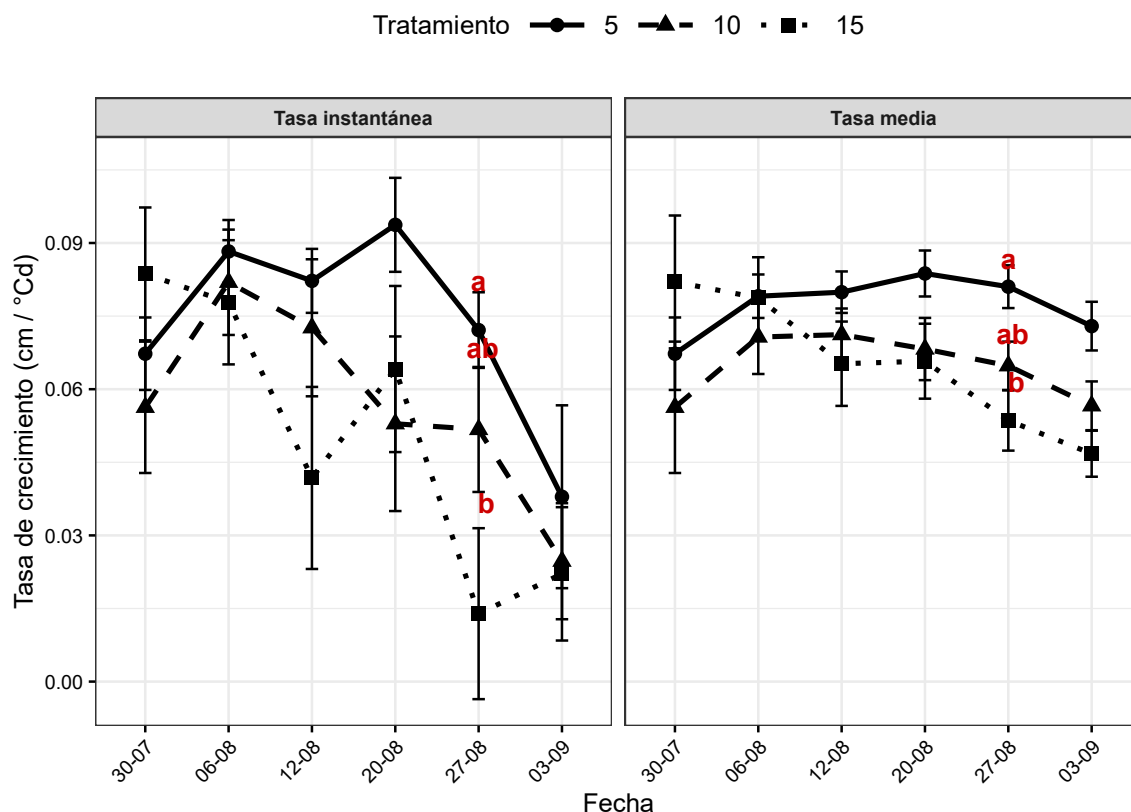
Se observó un efecto significativo de la fecha ($p = 0.0066$) y de la interacción de esta con los tratamientos ($p = 0.012$) sobre la tasa media de crecimiento. Con respecto a la tasa instantánea de crecimiento, se destaca un efecto significativo tanto del tratamiento ($p = 0.019$) como de la fecha de evaluación ($p = 7.895e^{-06}$).

Considerando los resultados anteriores, se procedió a comparar las medias ajustadas con el objetivo de definir el momento en que las mismas difirieron y en qué tratamientos lo hicieron (Figura 9). Es posible observar diferencias entre tratamientos en solamente una fecha de evaluación, próxima al segundo corte, tanto en la tasa media como instantánea de crecimiento. Dicha diferencia podría explicar la proximidad encontrada entre los tratamientos más intensos en el crecimiento acumulado por los macollos individuales al final del período de rebrote y posiblemente surge de variaciones temporales en alguna de las variables morfogénicas, que no fueron posibles de captar

a través de su análisis estadístico cuando fueron expresadas en términos medios del período de evaluación.

Figura 9

Comparación de medias de tasa media e instantánea de crecimiento ($\text{cm } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)

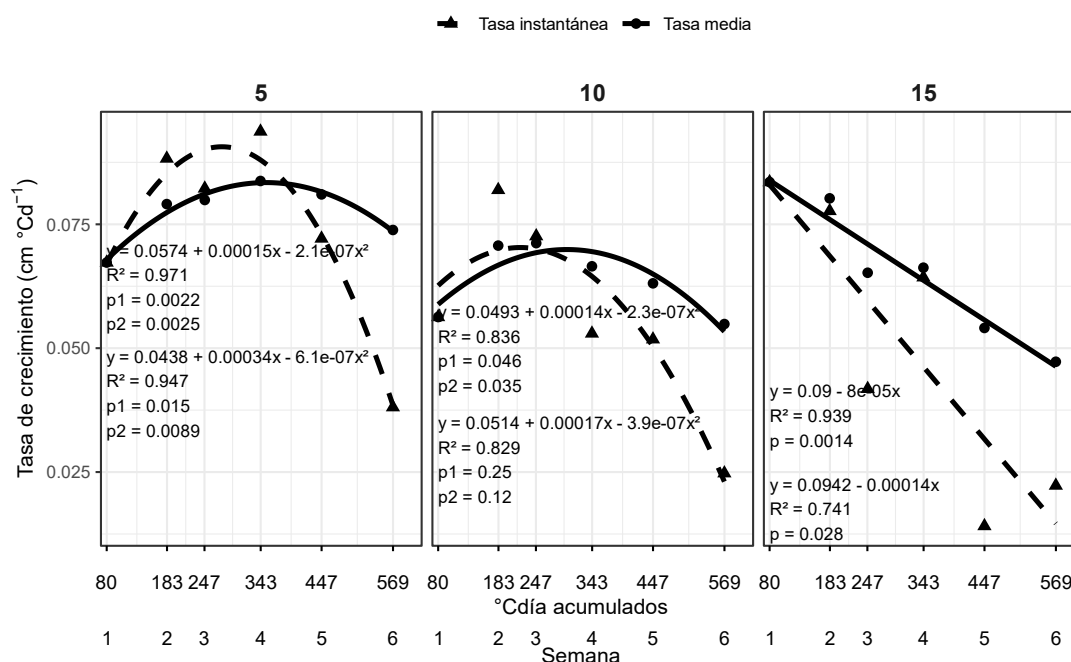


Nota. Las letras correspondientes a la comparación de medias entre tratamientos se presentan únicamente para aquellas fechas en las que se detectaron diferencias significativas (Tukey, $p < 0.05$).

Al ajustar los modelos de regresión para ambas tasas de crecimiento se encontraron las respuestas presentadas en la [Figura 10](#). Dentro de cada tratamiento, los resultados encontrados son esperables de acuerdo a los antecedentes, considerando que en general la tasa instantánea de crecimiento tiende a maximizarse de forma anticipada a la tasa de crecimiento promedio, con un valor máximo mayor y variaciones más abruptas, presentándose menos estable que la mencionada en segundo término (Parsons et al., 1988). En el tratamiento de 15 cm ambas tasas presentaron reducciones lineales desde el primer corte, coincidiendo con los reportes de Parsons et al. (1988) y explican las menores tasas de acumulación de largo foliar acumulada observada en este tratamiento. Bajo defoliaciones leves, las tasas de crecimiento promedio no solo son menores que las encontradas en defoliaciones más severas, sino que además disminuyen durante todo el rebrote (Parsons et al., 1988); coincidiendo con los resultados aquí presentados.

Figura 10

Modelos de regresión ajustados para tasa media e instantánea de crecimiento en cada tratamiento



Nota. En cada panel se muestra la ecuación del modelo y el coeficiente de determinación (R^2), junto con la significancia estadística de los coeficientes del modelo.

La tasa instantánea máxima de crecimiento es un indicador del crecimiento potencial de un macollo en un momento dado del rebrote. Los resultados del análisis estadístico indican que no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en su valor, sin embargo, sí difirieron estadísticamente en el momento del rebrote en que se lograron dichos valores ([Tabla 1](#)).

La comparación de medias del momento en que se maximizó la tasa instantánea de crecimiento no coincide con la aproximación visual que arrojan las [Figura 9](#) y [Figura 10](#) para la variable en estudio. Ambos análisis surgen de valores promedios de la variable y de su análisis estadístico; sin embargo, para el análisis de los valores máximos se filtraron únicamente los momentos en que la tasa se maximizaba en cada macollo, para luego compararlos estadísticamente.

A partir de la comparación de medias fue posible identificar que el tratamiento menos intenso fue el que logró maximizar dicha tasa de forma anticipada al tratamiento más intenso ([Tabla 1](#)), tal como mencionan Parsons et al. (1988) en su trabajo. El tratamiento de 15 cm al contar con mayor área foliar remanente posiblemente logró alcanzar un balance de carbono positivo anticipadamente en el tiempo, en comparación con el tratamiento de 5 cm, manifestándose de la misma forma en la tasa de crecimiento instantánea.

Tabla 1

Resumen de las variables que presentaron diferencias significativas entre tratamientos durante el rebrote

	p-valor	Momento tasa instantánea máxima (°C día)	Tasa de macollaje (macollos día ⁻¹) (*)	Tasa de crecimiento (gMS día ⁻¹)
		0.039	0.0646	0.0042
Medias (EE)	T5	345.2 (30.0) a	0.280 (0.0982) b	0.255 (0.0300) a
	T10	247.8 (27.9) ab	0.385 (0.140) ab	0.269 (0.0200) a
	T15	226.7 (28.6) b	0.682 (0.113) a	0.163 (0.0091) b

Nota. (*) Las diferencias entre las medias ajustadas de tratamientos fueron comparadas mediante test de Tukey ($\alpha = 0.10$)

4.1.6. Tasa de macollaje

Si bien las medias ajustadas de esta variable por tratamiento muestran una tendencia creciente, siendo el tratamiento de corte a 15 cm el que presentó los mayores valores, las diferencias no resultaron estadísticamente significativas ($p = 0.0646$; [Tabla 1](#)).

Dado que el experimento se desarrolló bajo condiciones de crecimiento consideradas óptimas, no se esperaba que el agua, los nutrientes o la luz hayan limitado o afectado la tasa de macollaje de los diferentes tratamientos. Es probable entonces que factores asociados a la estructura de la cubierta vegetal y el ambiente hayan tenido mayor control sobre el macollaje (Colabelli et al., 1998).

En este sentido, los tratamientos de intensidad de defoliación aplicados podrían haber generado cambios no solo a nivel de área foliar al disminuir la capacidad de producción de fotoasimilados sino también en la calidad de luz a la que es expuesta la base de los macollos aumentando la relación rojo/rojo lejano. Teniendo en cuenta esto, se esperaba que la tasa de macollaje tomara mayores valores en aquellas plantas que fueron defoliadas a 5 cm dado que la cantidad y calidad de la luz que va a llegar a la base de la planta es mayor que en cortes donde el remanente tiene una altura tal capaz de generar autosombreado. De hecho, Davies et al. (1983) demostraron que los tejidos de vaina senescente que permanecen en la base del macollo pueden conducir a disminuir la tasa de macollaje.

Sin embargo, las medias ajustadas demuestran un comportamiento opuesto al esperado, observándose los menores valores en el tratamiento más intenso (5 cm) y los mayores en el tratamiento menos intenso (15 cm) cuya media ajustada tomó valores de aproximadamente el doble de la estimada para el corte a 5 cm ([Tabla 1](#)). Se considera la posibilidad de que, al realizarse el experimento con plantas individuales en macetas a una distancia de 40 cm entre sí, la disponibilidad lumínica en la base de cada planta no haya diferido en gran medida entre tratamientos, por lo que una mejora en la calidad de luz a partir de la defoliación tuvo un efecto reducido.

En cambio, el área foliar remanente diferencial según la intensidad de corte parece ser el factor que mayor efecto tuvo en las variaciones observadas. De acuerdo con Briske y Richards (1995) la defoliación puede incidir en la formación de macollos al afectar la disponibilidad de sustrato para el crecimiento de las yemas axilares, además de las modificaciones que puede generar en el número de yemas viables y las condiciones microclimáticas para el crecimiento. Del mismo modo, Mitchell (1953) planteó que reducciones en la disponibilidad de carbohidratos puede disminuir la velocidad de formación de macollos al limitar el crecimiento de nuevas yemas axilares a través de una relación carbohidratos/auxina relativamente alta, aun con bajas concentraciones de las últimas.

La tendencia observada en este experimento coincide con numerosos antecedentes; tanto Ellison (1960) como Jameson (1963), tras una revisión exhaustiva de la literatura, concluyeron que la defoliación no aumenta de manera consistente el macollaje. Muchos hallazgos recientes respaldan sus conclusiones, por ejemplo, dos temporadas de pastoreo por ganado no aumentaron, y en el caso del pastoreo intensivo disminuyeron, el número de macollos generados (Butler & Briske, 1988; Olson & Richards, 1988a, 1988b) en comparación con las plantas no pastoreadas. Además, Stout et al. (1981) tras cuatro años consecutivos de defoliación cada 15 días con intensidades de 5, 10 y 15 cm, observaron una disminución en la densidad de macollos proporcionalmente mayor a medida que aumentaba la intensidad de defoliación y en tal sentido, el tratamiento de 5 cm presentó la mayor reducción seguido por los tratamientos de 10 y 15 cm respectivamente. Sin embargo, las gramíneas forrajeras adaptadas a ambientes fértiles y con una humedad moderada (por ejemplo, *Lolium perenne*) frecuentemente sí aumentan la producción neta de macollos en respuesta al pastoreo (Jones et al., 1982; Tallowin et al., 1989).

En el presente trabajo que las diferencias observadas no fueran suficientemente marcadas como para alcanzar significancia estadística podría deberse, al igual que sucedió con la TAH y el filocrón, que los niveles de tratamiento utilizados no hayan sido lo suficientemente severos para expresar plenamente los efectos de la defoliación, al menos para un primer corte en el primer año de evaluación.

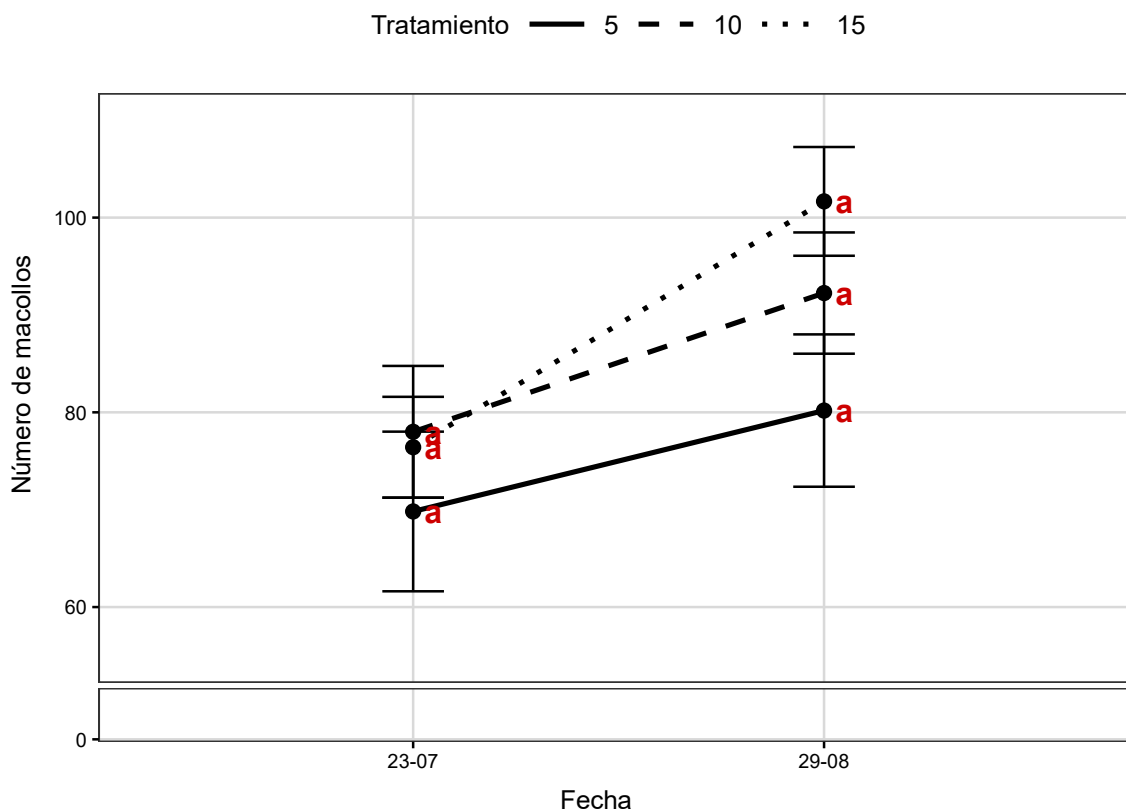
Otra posible limitante podría estar asociada al período considerado para el cálculo de la tasa de macollaje dado que la misma fue estimada a partir de un intervalo de 37 días entre mediciones, durante los cuales la planta se encontraba en su fase vegetativa. En relación con esto, Briske y Richards (1995) destacan que el intervalo de tiempo durante el cual se evalúa la generación de macollos después de la defoliación puede ser uno de los factores más importante que contribuye a la interpretación errónea de esta variable luego de una defoliación. Los macollos se inician dentro de las 2 a 3 semanas después de la defoliación (Butler & Briske, 1988; Olson & Richards, 1988b); sin embargo, este aumento a corto plazo de macollos después de la defoliación puede reducir el reclutamiento posterior de macollos en un número comparable en relación con el reclutamiento máximo de macollos en plantas no defoliadas (Butler & Briske, 1988).

4.1.7. Número de macollos

Con el objetivo de evaluar el efecto de los tratamientos sobre la estructura de las plantas lograda luego del rebrote, en comparación con la que presentaban inmediatamente luego del primer corte, se analizó el número de macollos por planta correspondiente a cada fecha de medición dentro de H_0 . El análisis de los efectos de defoliación sobre la densidad de macollos resultó en un efecto significativo de la fecha de medición ($p = 3.052e^{-07}$), mientras que el tratamiento ($p = 0.2846$) y la interacción de ambas variables ($p = 0.0646$) no lo hicieron de la misma forma detectándose una marcada tendencia en esta última.

El número de macollos aumentó de forma significativa durante H_0 , evidenciando una producción activa de nuevos macollos durante el rebrote. Esto es esperable ya que las plantas se encontraban en estado vegetativo, fase en la cual se registra una activa formación de hojas y macollos por parte de las mismas (Carámbula, 2002). Además, el período de mediciones coincide con una estación del año donde se da el reclutamiento máximo de macollos en gramíneas de clima templado (Langer, 1956; Langer et al., 1964; Robson, 1968) donde la tasa de formación de macollos supera a la tasa de muerte, cuyo resultado neto es un aumento casi lineal en la densidad de macollos (Formoso, 2010).

La tendencia hacia una mayor tasa de macollaje observada en el tratamiento menos intenso, no llegó a manifestarse con diferencias en el número de macollos en la fecha próxima al segundo corte. Aunque la interacción entre el tratamiento y la fecha de medición no alcanzó la significancia estadística, la tendencia observada se encuentra en concordancia con los resultados obtenidos para la tasa de macollaje, donde el tratamiento de 15 cm presentó los mayores valores al final del período de evaluación (Figura 11).

Figura 11*Comparación de medias de número de macollos durante el rebrote*

Como fue mencionado en la sección anterior, el manejo del IAF altera el ambiente percibido por las plantas lo que podría determinar modificaciones a nivel estructural (Deregibus et al., 1983). En este sentido, tanto el manejo de defoliaciones menos intensas donde las pasturas se mantienen en condiciones de IAF alto, como la reducción excesiva de área foliar por cortes muy intensos, pueden afectar de forma negativa el número de macollos por planta mediante diferentes mecanismos. En el primer caso, el crecimiento de la cubierta vegetal se ve afectado negativamente al ser mantenida en niveles altos de biomasa acumulada (Grant et al., 1983; Hunt & Brougham, 1967) mientras que en defoliaciones severas donde la situación es de limitado suministro de fotoasimilados, la planta prioriza el crecimiento de las hojas del macollo principal (Lemaire & Agnusdei, 2000). Si bien los conceptos anteriores pueden servir como una generalización útil del efecto de la intensidad de defoliación sobre el número de macollos, según Langer (1963) la magnitud del efecto variará según la especie, el estadio de desarrollo fenológico y las variables ambientales asociadas. A su vez, se debe tener en cuenta que el presente experimento se llevó a cabo con plantas individuales en macetas con una separación considerable, desestimando de esta manera a la competencia intraespecífica. Estas condiciones podrían explicar en parte que los resultados obtenidos difieran de los esperados si el experimento hubiese sido ejecutado en condiciones de pasturas a campo.

En base a los procesos teóricos expuestos, podría esperarse que defoliaciones que mejoren las condiciones lumínicas percibidas en la base de la planta, sin

comprometer en gran medida la capacidad fotosintética del área foliar remanente, favorezcan el desarrollo de nuevos macollos a través de la activación de yemas axilares.

Se han encontrado casos donde plantas severamente defoliadas reclutaron un número mayor de macollos pequeños, como en *Agropyron cristatum* defoliado dos veces durante la primavera (Olson & Richards, 1988a) y *Lolium perenne* intensamente defoliado (Grant et al., 1983). Sin embargo, también es frecuente encontrar que la formación de macollos disminuye con el aumento de la frecuencia e intensidad de defoliación (Stout et al., 1981). En *Lolium perenne* se ha sugerido que una altura remanente de 2 a 3 cm es la intensidad de pastoreo óptima para mantener altas densidades de macollos (Grant et al., 1983).

4.1.8. Tasa de crecimiento

Esta variable constituye la integración de los principales componentes estructurales a nivel de planta de la producción de biomasa vegetal abordados en secciones anteriores de este capítulo, a saber: – el peso individual de los macollos, constituido por la biomasa acumulada en sus fitómeros, fundamentalmente en láminas y vainas – y el número de macollos de cada planta.

La tasa media de crecimiento en H_0 fue significativamente afectada por la intensidad de defoliación ($p = 0.0042$; [Tabla 1](#)). Los tratamientos de 5 y 10 cm fueron los que presentaron mayores tasas de crecimiento en comparación con el restante, sin detectarse diferencias entre ellos ([Tabla 1](#)).

Estos resultados indican que, si bien las plantas sometidas a una menor intensidad de defoliación conservaron una mayor cantidad de tejido foliar luego del corte (asociado a un mayor largo foliar acumulado por macollo individual y una mayor cantidad de macollos), la producción de biomasa cosechable en el período de rebrote fue superior en los tratamientos sometidos a defoliaciones más intensas.

En base a discusiones anteriores se podría inferir que la mayor tasa de crecimiento encontrada en el tratamiento de 5 y 10 cm es atribuible a una mayor tasa de crecimiento observada en sus macollos individuales, asociada a sus láminas principalmente (véase tasa de crecimiento media e instantánea, en $\text{cm } ^\circ\text{Cdia}^{-1}$) y una contribución parcial, de menor importancia de la producción de macollos, fundamentada en un efecto poco perceptible de los tratamientos sobre esta variable. En concordancia con lo anterior, la menor tasa de crecimiento observada en el tratamiento menos intenso sería congruente con lo observado en las tasas de crecimiento medias e instantáneas (en $\text{cm } ^\circ\text{Cdia}^{-1}$), presentando disminuciones constantes en este tratamiento a lo largo del rebrote.

Los resultados obtenidos para la tasa de crecimiento en conjunto con los anteriormente presentados sobre número de macollos concuerdan con la ley de rendimiento constante discutida por Kays y Harper (1974) quienes indican que un aumento en la densidad de macollos por planta no necesariamente se traduce en una mayor productividad.

4.2. Dinámica de macollos durante el período reproductivo

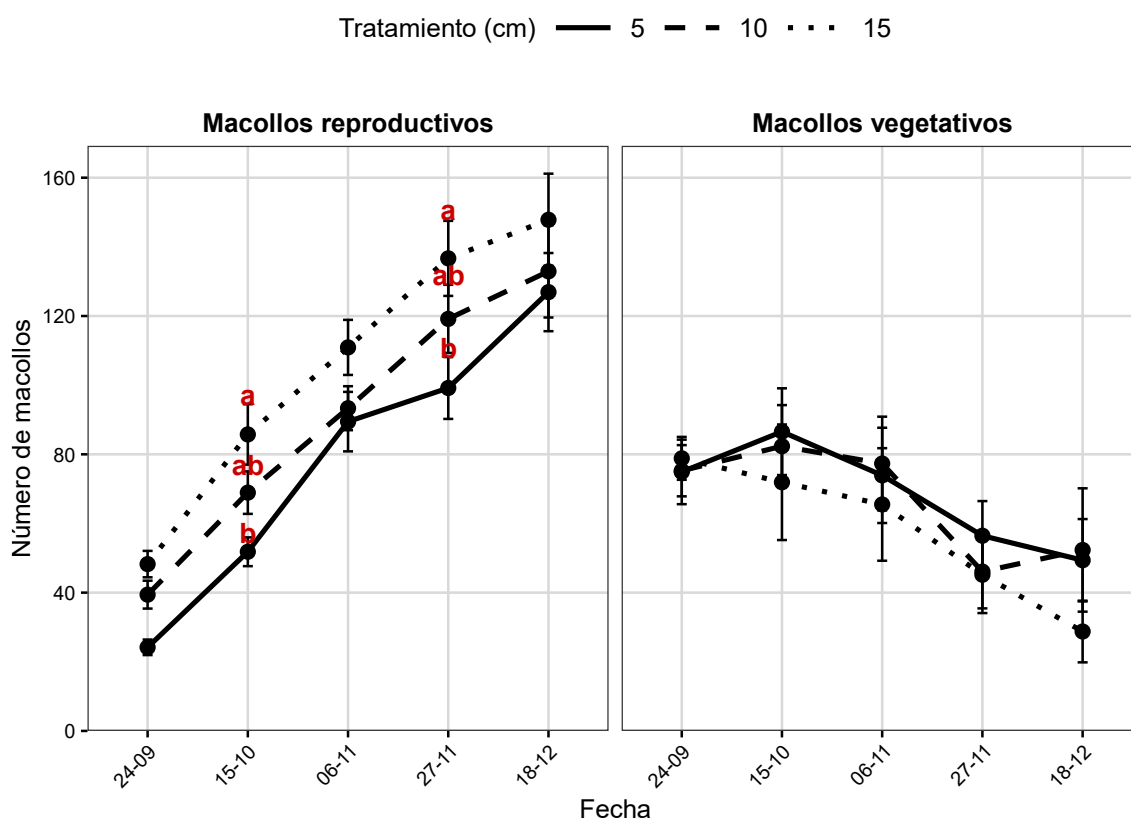
Además de las respuestas observadas durante el rebrote en estado vegetativo (H_0), resulta de interés analizar la dinámica de los macollos durante la transición hacia la fase reproductiva a partir del segundo corte (H_1). En este período, no solo continua la formación y supervivencia de macollos vegetativos, sino que también comienza a definirse el destino reproductivo de los mismos, proceso que determina en gran medida la estructura final de la planta y su rendimiento potencial. Información nacional sobre *Festuca arundinacea* señala que en esta etapa la especie inicia y diferencia reproductivamente sus macollos más vigorosos (Formoso, 1995), caracterizándose por una disminución en la intensidad de macollaje del orden del 60% con respecto a la etapa anterior. Con el fin de caracterizar los procesos que ocurrieron se analizó la evolución del número de macollos vegetativos y reproductivos entre septiembre y diciembre.

Cuando se consideró el período completo de evaluación se detectó un efecto significativo de los tratamientos en el número de macollos reproductivos ($p = 0.0257$), siendo superior bajo la intensidad de defoliación de 15 cm en comparación con el tratamiento más intenso. Con el análisis temporal de dicha variable se pudo apreciar en qué momento se dieron estas diferencias entre las medias de los diferentes tratamientos (Figura 12).

Para el número de macollos vegetativos no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.7351$) indicando que la dinámica de esta variable luego del segundo corte no tuvo influencias marcadas por la intensidad de defoliación mientras que las diferencias observadas entre fechas ($p = 1.89e^{-08}$) probablemente sean resultado de la transición reproductiva de los mismos y su consecuente disminución.

Figura 12

Comparación de medias de número de macollos vegetativos y reproductivos durante la transición reproductiva



Nota. Las letras correspondientes a la comparación de medias entre tratamientos se presentan únicamente para aquellas fechas en las que se detectaron diferencias significativas (Tukey, $p < 0.05$).

En *Festuca arundinacea* Formoso (2010) sugiere que en la medida que se aproxima y transcurre la etapa de iniciación de la diferenciación reproductiva, el proceso de macollaje se enlentece notoriamente dado que las señales internas de las plantas se redireccionan a priorizar el desarrollo reproductivo. Según este autor, las prioridades intraplanta se orientan hacia la preparación de la etapa reproductiva de aquellos macollos que se han iniciado y luego diferenciado. Mecanismos de regulación interna como cambios en el patrón, relaciones y concentraciones entre sustancias de crecimiento al parecer son los causantes del cese en el macollaje. Sin embargo, otros macollos de la planta que permanecen sin diferenciarse también enlentecen su tasa de macollaje, probablemente por menor disponibilidad de metabolitos, donde los macollos inducidos actúan como un destino prioritario de asimilados.

De acuerdo con los resultados obtenidos, durante el período comprendido entre el segundo corte y la cosecha ocurrió una marcada transición desde una población dominada por macollos vegetativos hacia una población crecientemente compuesta por una mayor proporción de macollos reproductivos. Esto se deduce de la disminución significativa del número de macollos vegetativos y el aumento simultáneo de aquellos que se encontraban en estado reproductivo. Biológicamente esto es esperable para plantas que avanzan desde el estado vegetativo hacia fases avanzadas de desarrollo,

donde una proporción creciente de macollos inicia la diferenciación reproductiva (Chastain & Young, 1998). Claramente, como se trata de una especie perenne, es esperable que al final del período no todos los macollos vegetativos hayan comenzado la transición hacia el estado reproductivo, ya que de esta manera la planta asegura la perennidad y supervivencia en estado vegetativo en épocas desfavorables (Carámbula, 2002). Además de esto, el número de macollos reproductivos alcanzado al final del período de evaluación superó ampliamente el número de macollos vegetativos presente al inicio de las evaluaciones en todos los tratamientos. Esto sugiere que durante el período analizado no solo ocurrió la transición reproductiva de macollos previamente existentes, sino también la producción y posterior diferenciación de nuevos macollos.

En este sentido, el tratamiento de 15 cm presentó la mayor diferencia entre el número de macollos vegetativos presentes al inicio del período y el número de macollos reproductivos registrado al final de las evaluaciones. La magnitud de estas diferencias podría estar asociada a una recuperación más rápida de la capacidad fotosintética luego del segundo corte, permitiendo alcanzar con mayor rapidez un balance de carbono positivo en la planta y que posiblemente contribuyó a la diferenciación de los macollos formados en etapas anteriores y además, la formación de nuevos macollos. En contraste, las plantas sometidas a la defoliación más intensa probablemente debieron invertir una mayor proporción de recursos en la recomposición de área foliar removida antes de destinar recursos a diferenciar reproductivamente los macollos vegetativos existentes y formar nuevos macollos. En tal situación, la planta habría dependido en mayor medida de sus macollos más jóvenes, aun en estado vegetativo, para reconstruir su futura estructura reproductiva. Consecuentemente, los mismos dispondrían de un período más corto para desarrollar área foliar, sistema radical y demás estructuras necesarias para alcanzar la independencia de macollos de mayor jerarquía y completar su desarrollo reproductivo.

Si bien estos resultados indican que hubo diferencias en la dinámica de los macollos durante esta fase, la relevancia del resultado anterior encontrado en el tratamiento de 15 cm deberá también estudiarse a la luz de la contribución efectiva de estos macollos reproductivos a la estructura de planta a la cosecha y así, al rendimiento en grano de la planta. En este sentido, en *Festuca arundinacea* se encontró que macollos formados en mayo, junio y julio determinan el 54, 25 y 20% respectivamente de los rendimientos de semillas obtenidos (Elizondo, 1970).

Habría que considerar también que los macollos que se reclutan a principios de la temporada de crecimiento con frecuencia se inducen a florecer y terminan su ciclo de vida en la misma temporada de crecimiento, mientras que los macollos que se reclutan más tarde con frecuencia sobreviven al verano y reanudan su crecimiento en la temporada de crecimiento siguiente. Este patrón de desarrollo resulta en una mayor longevidad, pero generalmente estos macollos no superan las dos temporadas completas de crecimiento en gramíneas perennes templadas (Briske & Richards, 1995).

La ausencia de interacción tratamiento $\times$ fecha indica que las diferencias entre tratamientos en el número de macollos reproductivos ya estaban presentes al inicio de la fase analizada y se mantuvieron inalteradas a lo largo del tiempo. Esto coincide con la tendencia observada en el tratamiento de 15 cm con respecto al número de macollos

vegetativos hacia el final de H_0 . Otra posible explicación y que incluso podría haber incrementado la diferencia y el menor número de macollos reproductivos observado en el tratamiento de 5 cm es que la mayor intensidad de defoliación aplicada en el segundo corte haya removido o afectado a algunos macollos que se encontraban en estados tempranos de transición reproductiva. En algunas gramíneas templadas, durante el encañado inicial el meristemo apical comienza a elevarse progresivamente dentro del pseudotallo, aumentando su vulnerabilidad a defoliaciones severas (Chapman & Lemaire, 1993). Este posible resultado coincide en parte con lo reportado por Hopkins et al. (2003) para Tinopiro y otras especies perennes cuando la defoliación se realizó luego de Zadocks 3.0. Esto podría haber ocurrido en pocos macollos que se encontraran al momento del corte con un desarrollo fenológico más adelantado en comparación a la mayoría, formando una de las posibles causas por la que las plantas sometidas a la defoliación más intensa habrían alcanzado el menor número de macollos reproductivos durante el período evaluado.

4.3. Estructura de planta al momento de la cosecha

Luego del segundo corte no se registraron defoliaciones y las plantas crecieron libremente hasta la cosecha (H_2). En este momento se midieron diversas variables asociadas a la estructura de la planta, incluyendo componentes de la biomasa aérea y radical, con el objetivo de caracterizar los efectos residuales de las diferentes intensidades de defoliación aplicadas. La evaluación de estas variables permite analizar la forma en que los tratamientos condicionaron la arquitectura final de las plantas, así como los patrones de asignación de biomasa entre órganos vegetativos y reproductivos de la parte aérea y el sistema radical. En este sentido, el objetivo de esta sección es explorar los resultados obtenidos, estudiar los posibles efectos de los tratamientos aplicados y los mecanismos ecofisiológicos subyacentes que podrían explicar diferencias estructurales eventuales registradas a la cosecha.

4.3.1. Macollos vegetativos

La estructura de la planta a nivel de número de macollos vegetativos no presentó diferencias significativas entre tratamientos al momento de la cosecha ($p = 0.19$). Sin embargo, si se analiza la composición de estos macollos, se encontró un efecto de las diferentes intensidades de defoliación sobre la relación lámina/vaina, y aunque el mismo no fue significativo, presentó una tendencia marcada ($p = 0.0678$). El tratamiento de corte a 5 cm fue el que presentó para esta variable una media ajustada mayor en valor respecto al de 10 y 15 cm, dándose la mayor diferencia con el corte menos intenso. Esto podría indicar que su biomasa de láminas de macollos vegetativos tendió a ser mayor que la de vainas en comparación a la relación que presentaron estas variables para los restantes tratamientos (Tabla 2). A pesar de que este resultado podría ser consecuencia de la menor proporción de vaina remanente en el corte más intenso, considerando dos momentos de corte de igual intensidad durante el período vegetativo, la tendencia obtenida no se vio reflejada en la biomasa de láminas de macollos vegetativos ($p = 0.268$) así como tampoco en la de vainas ($p = 0.281$) lo que determinó que los efectos de las defoliaciones no se vieran reflejados en el peso de los macollos vegetativos ($p = 0.871$). Podrían entonces deberse los resultados de la relación lámina/vaina a leves

variaciones en la proporción entre ambos componentes, pero sin que haya existido una diferencia significativa en la asignación de biomasa a macollos vegetativos entre los diferentes tratamientos.

Tabla 2

Resumen de variables de estructura de planta con diferencias significativas entre tratamientos a cosecha

		Relación lamina – vaina (*)	Proporción de macollos reproductivos	Láminas de macollos reproductivos (gMS)	Biomasa radical total (mgMS cm ⁻³)
Medias (EE)	p-valor	0.0678	0.0248	0.0412	0.0177
	T5	2.80 (0.985) a	0.504 (0.040) b	16.4 (4.10) b	9.41 (0.540) b
	T10	0.40 (0.071) b	0.580 (0.038) ab	30.2 (2.35) a	8.81 (0.576) b
	T15	0.95 (0.104) ab	0.663 (0.039) a	25.6 (2.20) ab	12.48 (0.514) a

Nota. (*) Las diferencias entre las medias ajustadas de tratamientos fueron comparadas mediante test de Tukey ($\alpha = 0.10$).

4.3.2. Macollos reproductivos

Al momento de la cosecha no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos en el número de macollos reproductivos ($p = 0.141$) ni en el número total de macollos ($p = 0.864$). Ambas variables describen componentes aislados de la estructura de la planta por lo que resultó de interés analizar la proporción de macollos reproductivos respecto al total, variable que caracteriza de forma global la composición de la población de macollos a nivel de planta a la cosecha, a la vez que da indicios del comportamiento del rendimiento en grano debido a las estructuras que contienen.

La proporción de macollos reproductivos que mantiene una planta al momento de la cosecha constituye un atributo estructural de importancia en gramíneas que son destinadas a la producción de grano, ya que determina la fracción de la población total de macollos que contribuye potencialmente a la formación de espigas y así, al rendimiento en grano (Langer, 1963).

Considerando que las intensidades de defoliación utilizadas durante una parte considerable del período vegetativo pudieron alterar la estructura y el desarrollo de las plantas, se analizó la proporción de macollos reproductivos alcanzada por cada tratamiento al momento de la cosecha detectándose diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.0248$; [Tabla 2](#)). La proporción de macollos reproductivos fue mayor en el tratamiento de 15 cm, mientras que el tratamiento de 5 cm presentó los menores valores, observándose un comportamiento intermedio del tratamiento de 10 cm y sin diferir con los presentados primeramente ([Tabla 2](#)).

Los resultados aquí presentados parecen estar alineados con la posibilidad de una mayor asignación de recursos a nivel de planta a los macollos en estado reproductivo en el tratamiento de 15 cm, por cuestiones discutidas en secciones precedentes. Esta posible asignación diferencial de recursos hacia los macollos

reproductivos puede haberse expresado en el número de macollos reproductivos diferenciados respecto al total, pero no a nivel de crecimiento individual de cada macollo, teniendo en cuenta que no existieron diferencias significativas en el peso de estos entre tratamientos ($p = 0.772$).

Considerando los resultados presentados en la sección anterior, que atienden a la dinámica temporal de la población de macollos luego de los cortes, el tratamiento de 15 cm además de contener una mayor proporción de macollos reproductivos, los mismos se habrían diferenciado desde fechas próximas al segundo corte, en contraposición al tratamiento de 5 cm, que además de tener una menor proporción de éstos, posiblemente fueron originados más tarde en la temporada de crecimiento. Además de esto, y en el mismo sentido, los macollos originados de forma tardía habrían tenido menos tiempo para desarrollar su área foliar y sistema radical propio con las posibles consecuencias sobre el rendimiento en grano (Formoso, 2010).

4.3.3. Biomasa de láminas de macollos reproductivos

Las diferencias observadas en la proporción de macollos reproductivos sugieren que los tratamientos modificaron la estructura final de las plantas, fundamentalmente desde el aspecto reproductivo. Sin embargo, los mismos contienen estructuras que cobran importancia a la hora de analizar los rendimientos logrados por planta (Simmons, 1987). Dado que cuando se analizó estadísticamente a la biomasa contenida en tallos no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.636$), cobró importancia evaluar la biomasa correspondiente a las láminas de macollos reproductivos al momento de la cosecha, variable que refleja la cantidad de tejido foliar fotosintéticamente activo asociado a la porción en estado reproductivo de la planta.

A partir de la evidencia experimental se detectaron diferencias significativas entre tratamientos para la biomasa de láminas reproductivas al momento de la cosecha ($p = 0.0412$, Tabla 2). Los mayores valores de esta variable se obtuvieron para el tratamiento de corte a 10 cm, diferenciándose de este el tratamiento de 5 cm con los menores valores. La defoliación menos intensa (15 cm) no presentó diferencias con ninguno de los tratamientos mencionados (Tabla 2).

Si bien los tratamientos de 5 y 10 cm no lograron diferenciarse en la proporción de macollos reproductivos, los resultados sugieren que si se diferenciaron en la cantidad de recursos destinados a la formación y extensión del aparato foliar de estos macollos siendo el tratamiento de corte a 10 cm el que logró una mayor asignación. En cuanto a las plantas defoliadas a 15 cm, a pesar de haber logrado una mayor diferenciación en proporción de macollos reproductivos con respecto al de 5 cm, no mantuvieron esa diferencia para la biomasa la lámina de esos macollos, posiblemente porque los recursos disponibles del corte menos intenso debieron distribuirse en un mayor número relativo de estructuras.

Las láminas de estos macollos constituyen una fuente importante de fotoasimilados durante el llenado de grano (Rawson & Hofstra, 1969), por lo que incrementos en su biomasa podrían aportar explicaciones ante posibles diferencias en el rendimiento por planta.

4.3.4. Biomasa radical total

La evaluación del sistema radical resulta particularmente importante en especies perennes como Tinopiro. Por este motivo, una vez realizada la cosecha se midió la biomasa radical con el objetivo de analizar el posible efecto de la intensidad de defoliación sobre el crecimiento subterráneo logrado por las plantas en su primer año de vida.

Los resultados obtenidos demuestran que la intensidad de defoliación tuvo un efecto significativo sobre la biomasa radical producida ($p = 0.0177$; [Tabla 2](#)). Las plantas sometidas al tratamiento de 15 cm fueron las que produjeron una cantidad de biomasa radical significativamente superior a la producida en los tratamientos de 5 y 10 cm. Estos dos últimos no presentaron diferencias significativas entre sí ([Tabla 2](#)).

El análisis realizado indica que las plantas que fueron sometidas a una menor intensidad de defoliación lograron producir una mayor biomasa radical. Por otro lado, cuando el área foliar remanente fue menor por defoliaciones más intensas, el desarrollo del sistema radical se vio limitado posiblemente por una menor disponibilidad de fotoasimilados para el crecimiento y mantenimiento de las raíces. Esto podría deberse a que luego de la defoliación la planta debió destinar recursos a recomponer el área foliar removida priorizando restablecer su capacidad fotosintética, dándose que a medida que aumenta la cantidad de asimilados trasladados hacia las zonas de crecimiento dentro de los macollos, la proporción de asimilados asignados al crecimiento radical disminuye (Hartt et al., 1964; Marshall & Sagar, 1965; Ryle & Powell, 1975). Por tal razón, durante el rebrote el tratamiento de 15 cm dispuso recursos hacia el sistema radical anticipadamente en el tiempo. Estas observaciones resultan consistentes con la evidencia experimental presentada por Crider (1955) quien determinó a partir de un rango de eliminaciones del 0% a 90% del forraje de diferentes especies gramíneas que el período de detención del crecimiento radical se prolongaba a medida que aumentaba la intensidad de defoliación. Al considerar conjuntamente estos resultados con los obtenidos para el número de macollos totales, vegetativos y reproductivos evaluados a cosecha se podría interpretar que aun cuando las plantas lograron una estructura aérea similar entre tratamientos, en aquellos de mayor intensidad de defoliación (5 y 10 cm) ocurrió a expensas de una menor inversión de recursos hacia el sistema radical.

La reducción en la fotosíntesis de toda la planta a causa de la defoliación y la consecuente asignación preferencial de carbono a los macollos en activo crecimiento no solo reduce el crecimiento de las raíces sino también la absorción de nutrientes a medida que se agotan los carbohidratos de las mismas. De esta forma, la reducción de las reservas de carbohidratos del sistema radical después de la defoliación se debe principalmente a los efectos combinados de una disminución en la cantidad de carbono fotosintético asignado al sistema radical y la continua utilización de carbohidratos en su respiración, en lugar de la movilización de carbohidratos para apoyar el rebrote del macollo. La importancia de conocer el efecto que generan cortes más intensos se acentúa en una especie perenne como Tinopiro considerando que los cambios generados sobre la biomasa subterránea como consecuencia de una menor inversión

de recursos al sistema radical podrían afectar la estabilidad del rendimiento y longevidad de la planta (Locatelli et al., 2025).

4.4. Rendimiento en grano y sus componentes

4.4.1. Rendimiento en grano por planta

Las diferencias observadas en la estructura final de las plantas, tanto aérea como radical sugieren que las distintas intensidades de defoliación no sólo modificaron la composición de la población de macollos, sino que también la cantidad de tejido foliar asociado a los macollos reproductivos, responsables de contribuir al rendimiento en grano (Rawson & Hofstra, 1969). En particular, los tratamientos menos intensos presentaron una mayor proporción de macollos reproductivos y una mayor biomasa en laminas pertenecientes a los mismos, mientras que particularmente el tratamiento de 15 cm también registro una mayor producción de biomasa radical. Bajo este contexto, y considerando el propósito doble del cultivo, resulta de interés evaluar si estas modificaciones estructurales se tradujeron finalmente en diferencias en el rendimiento en grano y sus principales componentes.

El ANAVA para esta variable indico la existencia de diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.0151$; [Tabla 3](#)). La comparación múltiple de medias manifestó mayores rendimientos en los tratamientos de 10 y 15 cm respecto a la intensidad de 5 cm, no habiendo diferencias entre los tratamientos de 10 y 15 cm ([Tabla 3](#)).

Tabla 3

Resumen de resultados obtenidos de rendimiento en grano y sus componentes

	p-valor	Rendimiento en grano (gr planta ⁻¹)	Rendimiento por espiga (gr espiga ⁻¹) (*)	Rendimiento por espiguilla (gr espiguilla ⁻¹) (*)
		0.0151	0.0479	0.0575
Medias (EE)	T5	26.3 (4.74) b	0.249 (0.0320) b	0.0119 (0.0016) b
	T10	50.4 (6.06) a	0.427 (0.0501) a	0.0198 (0.0019) a
	T15	49.3 (6.81) a	0.390 (0.0531) ab	0.0180 (0.0026) ab

Nota. (*) Las diferencias entre las medias ajustadas de tratamientos fueron comparadas mediante test de Tukey ($\alpha = 0.10$).

Las diferencias entre los tratamientos en la variable analizada no parecen haber estado asociadas a una mayor cantidad absoluta de macollos reproductivos, ya que esta variable no presentó diferencias significativas entre tratamientos. En cambio, las diferencias encontradas en proporción de macollos reproductivos entre tratamientos, así como también en biomasa foliar asociada a estos podría haber explicado el resultado encontrado considerando que estas estructuras son esenciales para sostener la demanda de fotoasimilados durante la formación de primordios florales, cuajado de granos y posterior llenado de los mismos. Sumado a esto, la mayor producción de raíces en el volumen explorado también puede haber contribuido a los resultados observados a partir de una mayor absorción de nutrientes minerales.

Siguiendo la línea de razonamiento de que los macollos producidos en etapas tempranas del desarrollo presentan una mayor contribución sobre el rendimiento final que aquellos originados tardíamente en la estación de crecimiento (Langer, 1963), y considerando la discusión presentada previamente respecto a la dinámica del macollaje observada en este trabajo, es posible que las diferencias registradas en la proporción de macollos reproductivos no sólo reflejen cambios en la composición de la población de macollos sino también en la jerarquía de los mismos dentro de la planta y posibles patrones de asignación de recursos diferenciales según cada tratamiento. En este sentido, el tratamiento de 15 cm pudo haber favorecido la sobrevivencia y el desarrollo de una mayor proporción de macollos reproductivos más tempranos logrando mayor proporción de tallos fértiles por planta mientras que el tratamiento de 10 cm favoreció un mayor desarrollo de las estructuras foliares de los macollos reproductivos. De esta forma, ambos tratamientos alcanzaron rendimientos en grano similares mediante diferentes mecanismos.

4.4.2. Número de espigas por planta

Con el objetivo de profundizar en la hipótesis anterior, se analizaron distintos componentes del rendimiento en cada tratamiento, comenzando con el número de espigas por planta.

No se detectaron diferencias significativas entre tratamientos en el número total de espigas producidas por planta ($p = 0.129$). Este resultado sugiere que las diferencias observadas en el rendimiento en grano no estuvieron asociadas a variaciones en la cantidad de estructuras reproductivas fértiles producidas por las plantas, sino posiblemente a diferencias en la productividad individual de dichas estructuras.

La ausencia de efectos significativos sobre la variable estudiada es consistente con la falta de evidencia suficiente para detectar diferencias en el número de macollos reproductivos a la cosecha. Aunque el número total de espigas fue inferior al número de macollos reproductivos contabilizados, ello es esperable dado que una fracción de los macollos que inicia el desarrollo reproductivo no necesariamente alcanza a formar una espiga fértil antes de la cosecha (Loch, 1985). Ambos resultados sugieren que las diferencias observadas en el rendimiento en grano difícilmente puedan atribuirse a variaciones en la cantidad de estructuras reproductivas producidas, orientando la interpretación hacia diferencias en la productividad individual de dichas estructuras.

4.4.3. Rendimiento por espiga

Dado que no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos en el número total de espigas producidas por planta, se analizó el rendimiento por espiga con el objetivo de determinar si las diferencias observadas en el rendimiento en grano estuvieron asociadas a cambios en la productividad individual de estas estructuras reproductivas.

Se detectó un efecto significativo de los tratamientos sobre el rendimiento por espiga ($p = 0.0479$). Se observaron los mayores valores de esta variable en el

tratamiento de 10 cm y los menores en el de 5cm, presentando un comportamiento intermedio el restante (Tabla 3).

Al menos parcialmente, parecería que las diferencias observadas en el rendimiento en grano estarían asociadas a una mayor productividad de las espigas de forma individual. En este sentido, espigas producidas bajo el tratamiento de menor intensidad de defoliación tendieron a presentar un mayor peso que aquellas producidas en el tratamiento más intenso, resultado consistente con los cambios fisiológicos que esto pudo haber significado en relación con la mayor proporción de macollos reproductivos y la mayor biomasa foliar asociada a estos que fue analizada en secciones anteriores.

4.4.4. Rendimiento por espiguilla

Las posibles causas de las diferencias en el rendimiento por espiga podrían estar asociadas a diferencias en el rendimiento de cada espiguilla (en términos de gr espiguilla⁻¹). Luego del grano, la espiguilla es la unidad de menor jerarquía dentro de la espiga y el estudio de su peso permite diagnosticar si las diferencias en el rendimiento por espiga se originaron por diferencias en el peso de cada espiguilla, considerando que no existió evidencia suficiente en el presente experimento para encontrar diferencias significativas en el tamaño de la espiga (en términos de número de espiguillas por espiga, $p = 0.345$).

Si bien las diferencias entre tratamientos no alcanzaron el nivel de significancia definido ($p = 0.0575$; Tabla 3), cuando se realizó la comparación de medias a través de un test de Tukey con las consideraciones pertinentes, se observó un comportamiento similar al registrado en el rendimiento por espiga; con un mayor rendimiento por espiguilla en los tratamientos de 10 y 15 cm respecto al de 5 cm (Tabla 3).

Teniendo en cuenta que este rendimiento surge de la interacción entre el número de granos por espiguilla y el peso de grano, la tendencia observada podría estar asociada a diferencias en estos componentes. Sin embargo, el peso de mil granos, no presentó diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.255$) lo que sugiere que es la cantidad de granos formados por espiguilla lo que podría estar explicando el comportamiento diferencial observado. Si bien esta variable no fue evaluada directamente en el presente experimento, diversos autores han reportado una elevada variabilidad en la supervivencia de flores y formación de semillas expresada mediante el FSU (Floret Site Utilization), definido como el porcentaje de flores potenciales que finalmente forman semillas (Altendorf et al., 2021). Particularmente para Tinopiro en un estudio realizado en macetas aisladas se observaron FSU promedio entre 37 y 60% (Altendorf et al., 2021) o incluso menores, de 12 a 22%, según el ambiente (Larson et al., 2019). Los resultados obtenidos en conjunto con estos antecedentes podrían indicar que las plantas defoliadas a menores intensidades (10 y 15 cm) lograron que una mayor proporción de flores haya sobrevivido y completado su desarrollo hasta la formación de granos, incrementando así el rendimiento por espiguilla aun cuando el peso de grano no fue modificado significativamente. Si se asocian estos resultados con los anteriormente discutidos, el hecho de que el tratamiento que presentó mayor biomasa de láminas de macollos reproductivos (10 cm) haya sido también el que logró mayor

rendimiento por espiguilla, posiblemente a través de un mayor número de granos, podría deberse a una mayor disponibilidad de fotoasimilados durante el período de determinación de este componente, favoreciendo la supervivencia de flores y el posterior cuajado de granos. De hecho, el menor rendimiento por espiguilla en el tratamiento de 5 cm a pesar de no presentar diferencias en la proporción de macollos reproductivos respecto al de 10 cm, pero si una menor biomasa de láminas asociadas a estos macollos sugiere que la ventaja del tratamiento de 10 cm en producción de grano podría deberse a una mayor capacidad de sostener la demanda de fotoasimilados durante el desarrollo reproductivo, determinando un mayor rendimiento por espiguilla.

4.4.5. Índice de cosecha

El índice de cosecha constituye la proporción de biomasa aérea destinada a la producción de grano. Los resultados obtenidos a partir del ANAVA indican que esta variable no difirió significativamente entre tratamientos ($p = 0.166$), sugiriendo entonces que la relación entre el rendimiento en grano y la biomasa aérea total acumulada no fue afectada por la intensidad de defoliación de forma detectable. En el presente experimento el índice de cosecha tomó un valor promedio de 0.13, similar a los valores de 0.04 y 0.11 reportados por Cattani y Asselin (2018) y Frahm et al. (2018) para el primer año del cultivo.

Lo observado difiere de lo reportado por Díaz-Rossello et al. (1993) para un cultivo de trigo manejado con doble propósito, donde mayores intensidades de corte generaron mayores IC que defoliaciones de intensidad moderada. A su vez, autores como Harrison et al. (2011) hacen énfasis no solo en la intensidad del pastoreo sino también en qué momento se realiza el mismo; viéndose que pastoreos severos y tardíos, cuando la planta ya inició la elongación del tallo, afectan el IC asociado probablemente a cambios en la partición de la biomasa durante el período de recuperación y este efecto en la variable se refleja con igual dirección en el rendimiento en grano. En cambio, el mismo autor reporta que pastoreos tempranos no generaron diferencias en el IC a pesar de si haber modificado otros componentes del rendimiento (Harrison et al., 2011).

En el presente experimento, frente a la ausencia de diferencias significativas para la variable analizada, y considerando la relación que este índice representa, podría haberse dado que los efectos de la intensidad de defoliación sobre la producción de grano hayan sido acompañados por cambios de magnitud similar en la producción de biomasa aérea. Sin embargo, esta posibilidad se descarta dado que no se observaron diferencias significativas en el peso de macollos (tanto vegetativos como reproductivos), en el número de estos a la cosecha, en el material senescente ($p = 0.13$), ni en la biomasa aérea total, incluyendo grano ($p = 0.346$).

Que lo esperado no se haya manifestado en los resultados podría estar asociado al germoplasma utilizado y al proceso de selección al que la especie aún está siendo sometida. Esto implica una posible heterogeneidad en la expresión de la variable entre las plantas, independientemente de la intensidad de corte a la que hayan sido sometidas.

4.5. Variables explicativas del rendimiento de grano

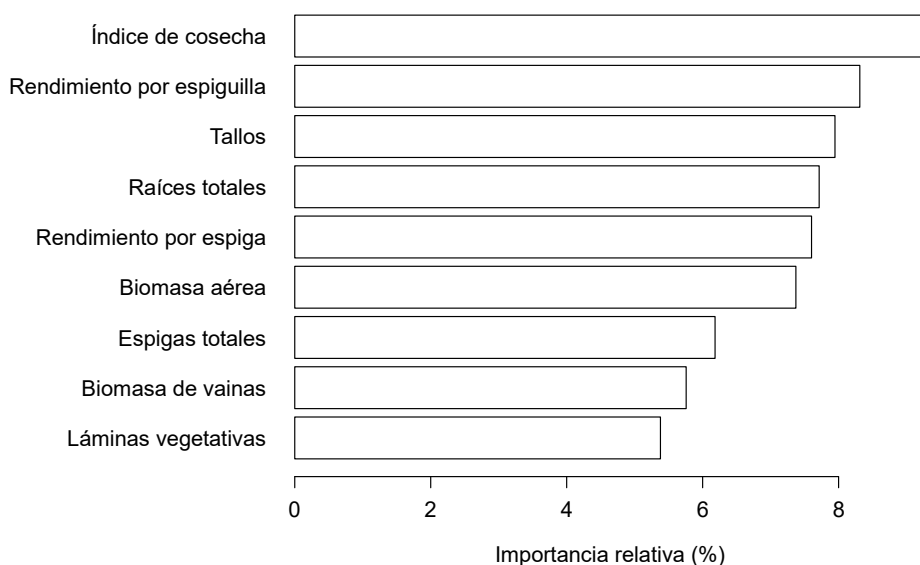
Si bien el análisis individual de las variables permitió caracterizar la respuesta de las plantas a las distintas intensidades de defoliación, es un enfoque que no permite identificar directamente cuales de ellas estuvieron más asociadas a las variaciones observadas en el rendimiento final de grano. En este sentido, el análisis realizado mediante PLS permitió integrar la información que brindó cada variable evaluada a lo largo del experimento.

Los resultados obtenidos indicaron un ajuste adecuado del modelo, considerando que las variables incluidas explican en gran medida la variación observada del rendimiento ($R^2 = 0.965$) y que las medidas de error de predicción demuestran una buena capacidad predictiva del modelo ($RMSE = 3.70$ y $MAE = 2.95$).

Posteriormente, el análisis mediante VIP permitió identificar ocho variables con mayor influencia sobre el rendimiento en grano, determinadas por valores de $VIP > 1$ (Figura 13). Estas resultaron estar asociadas a diferentes niveles de organización de la planta destacándose el índice de cosecha como la variable con mayor importancia relativa sobre el rendimiento en grano, pero también existió influencia del sistema radical, el rendimiento de estructuras reproductivas, así como también de la biomasa aérea y de componentes de la estructura vegetativa como lo son láminas y vainas. Estos resultados permiten interpretar que las variaciones observadas en el rendimiento fueron consecuencia de la interacción simultánea de diferentes procesos y no la respuesta de una única variable, involucrando las diferentes capacidades de las plantas para captar recursos, producir biomasa tanto aérea como subterránea y posteriormente asignar esos recursos hacia las estructuras reproductivas.

Figura 13

Importancia relativa de las variables explicativas del rendimiento en grano

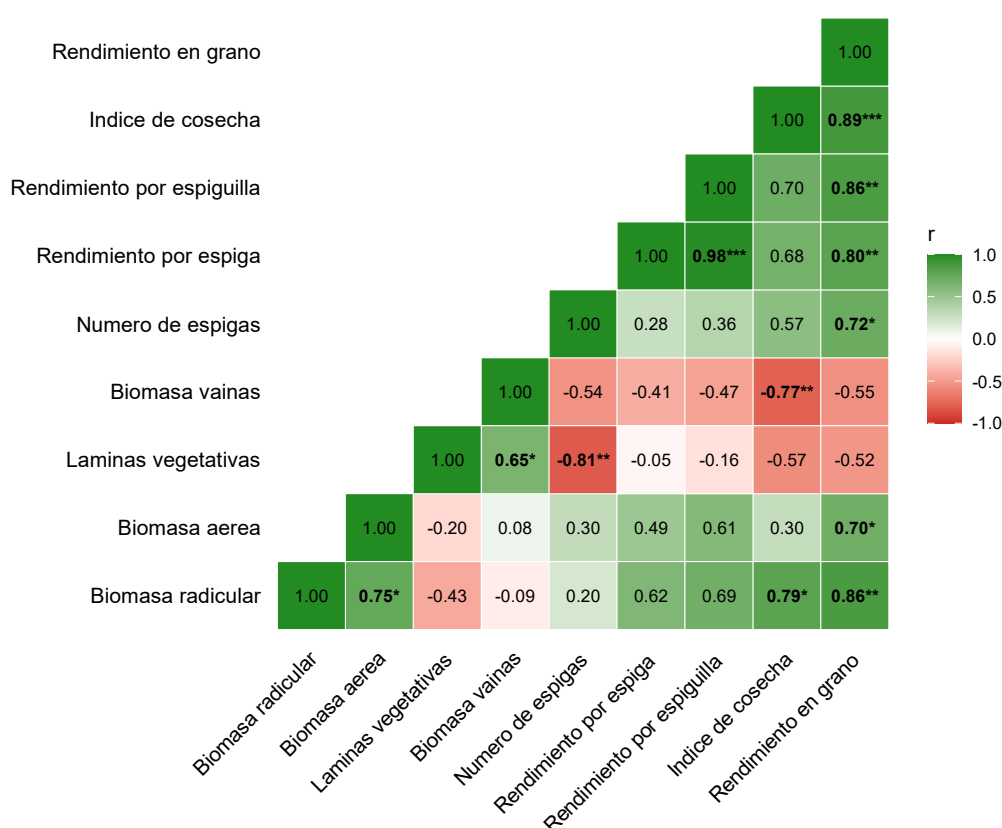


Las correlaciones obtenidas entre las variables identificadas con mayor relevancia y el rendimiento en grano se presentan en la Figura 14. Si se analizan estos resultados en conjunto con la importancia relativa que tomaron las mismas variables se

destaca en primer lugar el índice de cosecha cuya correlación con el rendimiento en grano fue positiva y altamente significativa ($r = 0.89$; $p < 0.001$). Esta asociación sugiere que los diferentes rendimientos alcanzados estuvieron fuertemente relacionados con la eficiencia de conversión de biomasa en grano que tuvieron las plantas. A su vez, esta variable presentó una fuerte asociación positiva con la densidad de raíces ($r = 0.79$; $p < 0.05$) y negativa con la biomasa de vainas ($r = 0.77$; $p < 0.01$) lo que sugiere que aquellas plantas que lograron mayor desarrollo radical y menor biomasa de vainas a cosecha lograron también mayor partición de recursos hacia los granos, viéndose reflejado en mayores valores de índice de cosecha.

Figura 14

Matriz de correlaciones de Pearson entre variables explicativas del rendimiento en grano



Nota. Los colores indican la dirección de la correlación entre variables (verde: positiva; rojo: negativa). En cada celda se presenta el coeficiente de correlación y los valores con significancia estadística se muestran en negrita. Significancia: “*” $p < 0.05$; “**” $p < 0.01$; “***” $p < 0.001$.

De hecho, la densidad de raíces no solo se asoció positivamente con el IC y la biomasa aérea ($r = 0.75$; $p < 0.05$) sino que estos procesos se vieron reflejados directamente sobre el rendimiento en grano mediante una correlación positiva y significativa ($r = 0.86$; $p < 0.01$) siendo la tercera variable de mayor importancia relativa. Considerando que todas las plantas en el presente experimento crecieron bajo condiciones de disponibilidad de recursos similares y no limitantes, los resultados obtenidos podrían deberse principalmente a diferencias en los patrones de asignación

generados por las distintas intensidades de defoliación. Dado que la tasa de crecimiento se reduce frente a defoliaciones y necesita atravesar un período de recuperación para volver a valores máximos (Parsons et al., 1988), es esperable que aquellas plantas cuya defoliación fue más severa mantengan durante más tiempo tasas fotosintéticas tales que impliquen una disponibilidad reducida de fotoasimilados mientras recomponen su área foliar, priorizando este proceso y limitando entonces la inversión en el crecimiento de las raíces. Como consecuencia, la acumulación total de biomasa podría ser menor dada una menor producción de fotoasimilados y posteriormente ser menos eficiente en el desarrollo reproductivo y partición a grano, resultando en menores valores de índice de cosecha y rendimiento. De hecho, la correlación observada entre biomasa aérea y el rendimiento en grano resultó positiva y significativa ($r = 0.70$; $p < 0.05$) lo que coincide con lo reportado por Zhang et al. (2016) y Cattani y Asselin (2018) quienes encontraron a esta variable como una de las que presentó una correlación positiva más fuerte con el rendimiento en grano. En el caso de defoliaciones menos intensas donde la biomasa remanente es mayor, la tasa máxima de crecimiento se restaura más rápido en el tiempo (Parsons et al., 1988) lo que implica que el crecimiento radical no se vea limitado y se reanude anticipadamente en el tiempo; esto es posiblemente lo que explica la correlación positiva entre ambas variables. Considerando la importancia relativa que tomó la biomasa aérea sobre el rendimiento en grano, resultó de interés analizar la correlación entre los componentes que la forman para entender cuales explican en mayor medida los resultados obtenidos. Dentro de estos, las únicas dos variables que presentan una correlación positiva y significativa con la biomasa aérea es tanto la biomasa de tallos como la de láminas de macollos reproductivos ($r = 0.95$; $p < 0.001$, $r = 0.80$; $p < 0.01$ respectivamente). Los componentes restantes (biomasa de vainas, láminas vegetativas y material senescente) no presentan correlaciones significativas e inclusive las láminas vegetativas toman valores negativos, esto denota que la correlación observada entre biomasa aérea y rendimiento en grano se debió principalmente al aporte de estructuras de macollos reproductivos.

Una vez establecida la importancia de la partición de biomasa, los rendimientos obtenidos también estuvieron definidos por la productividad de las estructuras reproductivas ya generadas. A partir del análisis se observó una fuerte asociación entre los componentes reproductivos y el rendimiento en grano, destacándose el rendimiento por espiguilla como la segunda variable de mayor importancia relativa con una correlación positiva y significativa ($r = 0.86$; $p < 0.01$). Fuertemente correlacionada a esta variable estuvo el rendimiento por espiga ($r = 0.98$; $p < 0.001$) que también presentó una asociación positiva y significativa con la variable de respuesta ($r = 0.80$; $p < 0.01$). Estos resultados no solo hacia la variable de respuesta sino también entre ambas variables explicativas sugiere que la importancia que tomaron estos componentes en determinar el rendimiento se debe mayormente a la capacidad de generar granos que tuvieron las plantas y no al número de espiguillas por espiga, supuesto que fue previamente discutido cuando se evaluaron los efectos de los tratamientos.

El número de espigas, resultado de la dinámica de macollaje a lo largo del ciclo y de la capacidad de los macollos para alcanzar el estado reproductivo y producir espigas contribuyó positivamente al rendimiento en grano ($r = 0.72$; $p < 0.05$) aunque lo hizo con una importancia relativa menor que las variables anteriormente

mencionadas. Esto podría indicar que, dentro de los componentes reproductivos, la capacidad de las espigas para producir grano contribuyó en mayor medida en definir el rendimiento final que la cantidad de espigas producidas. De todos modos, Locatelli Fagúndez (2023) menciona que aunque el rendimiento por espiga parece ser un carácter central por su fuerte correlación con el rendimiento de grano por planta, en regiones como las que el presente trabajo fue llevado a cabo, donde el cumplimiento de los requerimientos de vernalización puede ser limitado, el número de espigas por planta también se destaca como una variable importante.

Esta variable también se correlacionó de forma negativa con la biomasa de láminas vegetativas ($r = -0.81$; $p < 0.01$) lo que podría evidenciar diferencias en los patrones de asignación de recursos. De esta forma, aquellas plantas que alcanzaron un mayor número de espigas tendieron a presentar menor biomasa de láminas vegetativas a cosecha, priorizando posiblemente la partición hacia estructuras reproductivas.

En el presente experimento las posibles variaciones en el destino de los recursos podrían manifestarse como una respuesta diferencial frente a la defoliación y la estructura que cada planta debió recomponer posteriormente. Esto coincide con una correlación negativa de ambas variables vegetativas con el rendimiento en grano (láminas vegetativas: $r = -0.52$; vainas: $r = -0.55$) y aunque no de forma significativa, sugiere que plantas con mayor biomasa de macollos vegetativos a cosecha tendieron a rendir menos.

Teniendo en cuenta la complejidad que representa el rendimiento en grano dado que es un rasgo con fuerte impacto del ambiente, controlado genéticamente e influenciado por múltiples componentes, diversos autores se han centrado en evaluar cuáles son los más importantes en la determinación de esta variable para la especie en estudio. Como se mencionó anteriormente, en concordancia con lo observado en el presente experimento, la biomasa aérea fue una de las variables encontradas con fuerte correlación positiva; pero también se reporta asociación de este tipo con la altura y el peso de la espiga, el número de espiguillas por espiga, el número de espigas por planta y el peso de grano (Bajgain et al., 2019; Cattani & Asselin, 2018; Zhang et al., 2016).

5. CONCLUSIONES

La intensidad de defoliación aplicada durante el desarrollo vegetativo condiciona el ritmo de producción de biomasa vegetal durante el rebrote, la estructura de planta a la cosecha, el rendimiento en grano y sus componentes, así como también la producción de biomasa radical en el primer año de vida de las plantas. Por lo tanto, el manejo de la defoliación realizado durante la etapa vegetativa tiene un impacto directo sobre la producción en la etapa reproductiva mediado por un cambio en la estructura de la planta.

A pesar de que las variables morfogénicas básicas no muestran una respuesta consistente a la intensidad de defoliación, los resultados demostraron que defoliaciones relativamente intensas incrementan la tasa de crecimiento durante la etapa vegetativa, sin embargo, limitan el macollaje y consecuentemente, modifican la estructura vegetativa de la planta al final de esta etapa. Este efecto persiste y se manifiesta en un menor número de macollos reproductivos durante la transición reproductiva. A la cosecha las diferencias en la magnitud absoluta de estas variables se atenúan, sin embargo, las plantas sometidas a defoliaciones más intensas presentan una menor proporción de macollos reproductivos, menor biomasa asociada a sus laminas y menor biomasa radicular total. Esta modificación de la estructura de planta se traduce en un menor rendimiento en grano, asociado a una menor productividad individual de las estructuras reproductivas. Defoliaciones menos intensas alcanzan una mayor proporción de macollos reproductivos, a la vez que alcanzan mayores rendimientos en grano por planta, asociados a una mayor productividad individual de las estructuras reproductivas con un aporte no desestimable de su número. Esta estructura de planta se asocia, además, a una mayor producción de biomasa radicular, aspecto relevante a tomar en consideración al evaluar la persistencia productiva de la especie con el paso de los años.

Estas diferencias en la estructura de las plantas a la cosecha podrían condicionar la dinámica de crecimiento y la competencia intraplanta en ciclos posteriores. Si bien plantas sometidas a una menor intensidad de defoliación alcanzan un mayor rendimiento en el primer año, la mayor proporción de macollos reproductivos y consecuentemente la menor proporción relativa de macollos vegetativos, podría implicar un menor banco de yemas para sobrevivir el verano y comenzar el rebrote activo al año siguiente, haciendo que los resultados obtenidos en el primer año no sean sostenibles en el tiempo. No obstante, al presentar una mayor producción de biomasa radical, podrían contar con una ventaja durante este periodo desfavorable, lo que podría favorecer su supervivencia y posterior reinicio del crecimiento. En este sentido, manejos de la intensidad de defoliación intermedios pueden compatibilizar la producción de forraje y grano en niveles aceptables en un contexto de doble propósito. El balance entre aspectos relacionados al rebrote post cosecha y su contribución a la persistencia productiva de la especie constituye un aspecto de interés para futuros trabajos.

Considerando los efectos que tuvo la intensidad de defoliación sobre la estructura de planta y por ende sobre los parámetros productivos de grano en un corto lapso de tiempo, es razonable pensar que el manejo de la defoliación sea una herramienta clave para disminuir la competencia intraplanta y lograr amortiguar la disminución del rendimiento en grano con los años de producción de Tinopiro.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aase, J. K., & Siddoway, F. H. (1975). Regrowth of spring-clipped winter wheat in the northern great plains of the United States. *Canadian Journal of Plant Science*, 55(2), 631-633. <https://doi.org/10.4141/cjps75-094>
- Aitken, Y. (1961). Flower initiation in relation to maturity in crop plants: II. Internode lengthening in relation to grazing in oat varieties. *Australian Journal of Agricultural Research*, 12(3), 389-396. <https://doi.org/10.1071/AR9610389>
- Altendorf, K. R., DeHaan, L. R., Heineck, G. C., Zhang, X., & Anderson, J. A. (2021). Floret site utilization and reproductive tiller number are primary components of grain yield in intermediate wheatgrass spaced plants. *Crop Science*, 61(2), 1073-1088. <https://doi.org/10.1002/csc2.20385>
- Ashworth, A. J., Katuwal, S., Moore, Jr., P. A., Adams, T., Anderson, K., & Owens, P. R. (2023). Perenniality drives multifunctional forage–biomass filter strips’ ability to improve water quality. *Crop Science*, 63(1), 336-348. <https://doi.org/10.1002/csc2.20878>
- Atkinson, C. J., & Farrar, J. F. (1983). Allocation of photosynthetically fixed carbon in *Festuca ovina* L. and *Nardus stricta* L. *New Phytologist*, 95(4), 519-531. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03517.x>
- Bajgain, P., Crain, J. L., Cattani, D. J., Larson, S. R., Altendorf, K. R., Anderson, J. A., Crews, T. E., Hu, Y., Poland, J. A., Turner, M. K., Westerbergh, A., & DeHaan, L. R. (2022). Breeding intermediate wheatgrass for grain production. En I. Goldman (Ed.), *Plant breeding reviews* (pp. 119-217). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119874157.ch3>
- Bajgain, P., Zhang, X., & Anderson, J. A. (2019). Genome-wide association study of yield component traits in intermediate wheatgrass and implications in genomic selection and breeding. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 9(8), 2429-2439. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400073>
- Bajgain, P., Zhang, X., Jungers, J. M., DeHaan, L. R., Heim, B., Sheaffer, C. C., Wyse, D. L., & Anderson, J. A. (2020). ‘MN-Clearwater’, the first food-grade intermediate wheatgrass (*Kernza* perennial grain) cultivar. *Journal of Plant Registrations*, 14(3), 288-297. <https://doi.org/10.1002/plr2.20042>
- Becker, R., Wagoner, P., Hanners, G. D., & Saunders, R. M. (1991). Compositional, nutritional and functional evaluation of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *Journal of Food Processing and Preservation*, 15(1), 63-77. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4549.1991.tb00154.x>
- Bell, L. W., Byrne, F., Ewing, M. A., & Wade, L. J. (2008). A preliminary whole-farm economic analysis of perennial wheat in an Australian dryland farming system. *Agricultural Systems*, 96(1-3), 166-174. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2007.07.007>
- Bennett, E. M., Carpenter, S. R., & Caraco, N. F. (2001). Human impact on erodable phosphorus and eutrophication: A global perspective: Increasing accumulation of phosphorus in soil threatens rivers, lakes, and coastal oceans with eutrophication. *BioScience*, 51(3), 227-234. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0227:HIOEPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0227:HIOEPA]2.0.CO;2)

- Billiard, D. (1994). Rythme de développement des feuilles sur une talle de graminée tropicale (*Hyparrhenia diplandra*): 1. Résultats expérimentaux. *Acta Oecologica*, 15(5), 577-591.
- Briske, D. D. (1986). Plant response to defoliation: Morphological considerations and allocation priorities. En P. J. Joss, P. W. Lynch, & O. B. Williams (Eds.), *Rangelands: A resource under siege: Proceedings of the 2nd International Rangeland Congress* (pp. 425-427). Cambridge University Press.
- Briske, D. D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. En R. K. Heitschmidt & J. W. Stuth (Eds.), *Grazing management: An ecological perspective* (pp. 85-108). Timber.
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1995). Plant responses to defoliation: A physiological, morphological and demographic evaluation. En D. J. Bedunah & R. E. Sosebee (Eds.), *Wildland plants: Physiological ecology and developmental morphology* (pp. 635-710). Society for Range Management.
- Brougham, R. W. (1956). Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*, 7(5), 377-387. <https://doi.org/10.1071/AR9560377>
- Butler, J. L., & Briske, D. D. (1988). Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos*, 51(3), 306-312. <https://doi.org/10.2307/3565311>
- Caldwell, M. M. (1984). Plant requirements for prudent grazing. En *Developing strategies for rangeland management* (pp. 117-152). National Research Council.
- Caldwell, M. M., Richards, J. H., Manwaring, J. H., & Eissenstat, D. M. (1987). Rapid shifts in phosphate acquisition show direct competition between neighbouring plants. *Nature*, 327(6123), 615-616. <https://doi.org/10.1038/327615a0>
- Carámbula, M. (2002). *Pasturas y forrajes: Vol. 1. Potenciales y alternativas para producir forraje*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M. (2004). *Pasturas y forrajes: Vol. 3. Insumos, implantación y manejo de pasturas*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M., & Elizondo, J. C. (1968). Producción de semillas en gramíneas forrajeras: Importancia de la edad de las macollas e influencia del nitrógeno y de la defoliación. *Boletín Técnico. Estación Experimental «Dr. Mario A. Cassinoni»*, 5(2), 111-137.
- Carámbula, M., & Terra, J. (2000). *Las sequías: Antes, durante y después*. INIA.
- Cattani, D. J., & Asselin, S. R. (2018). Has selection for grain yield altered Intermediate wheatgrass? *Sustainability*, 10(3), Artículo e688. <https://doi.org/10.3390/su10030688>
- Chalar, G., Garcia-Pesenti, P., Silva-Pablo, M., Perdomo, C., Olivero, V., & Arocena, R. (2017). Weighting the impacts to stream water quality in small basins devoted to forage crops, dairy and beef cow production. *Limnologica*, 65, 76-84. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.06.002>

- Chapman, D. F., & Lemaire, G. (1993). Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. En *Proceedings of the XVII International Grassland Congress* (pp. 95-104). NZGA.
- Chastain, T. G., & Young, W. C. (1998). Vegetative plant development and seed production in cool-season perennial grasses. *Seed Science Research*, 8(2), 295-301. <https://doi.org/10.1017/S0960258500004190>
- Clément, C., Sleiderink, J., Svane, S. F., Smith, A. G., Diamantopoulos, E., Dresbøll, D. B., & Thorup-Kristensen, K. (2022). Comparing the deep root growth and water uptake of intermediate wheatgrass (Kernza®) to alfalfa. *Plant and Soil*, 472, 369-390. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05248-6>
- Colabelli, M., Agnusdei, M. G., Mazzanti, A., & Labreveux, M. (1998). *El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de defoliación*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf
- Cook, C. W., Stoddart, L. A., & Kinsinger, F. E. (1958). Responses of crested wheatgrass to various clipping treatments. *Ecological Monographs*, 28(3), 237-272. <https://doi.org/10.2307/1942242>
- Cooper, J. P. (1950). Day-length and head formation in the ryegrasses. *Grass and Forage Science*, 5(2), 105-112. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1950.tb01277.x>
- Cooper, J. P. (1960). Short-day and low-temperature induction in *Lolium*. *Annals of Botany*, 24(2), 232-246. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083698>
- Cox, T. S., Glover, J. D., Van Tassel, D. L., Cox, C. M., & DeHaan, L. R. (2006). Prospects for developing perennial grain crops. *BioScience*, 56(8), 649-659. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[649:PFDPGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[649:PFDPGC]2.0.CO;2)
- Crider, F. J. (1955). *Root-growth stoppage resulting from defoliation of grass*. USDA. <https://doi.org/10.22004/ag.econ.156759>
- Cruz, P., & Boval, M. (2000). Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger, & P. C. F. Carvalho (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 151-188). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994529.0151>
- Culman, S., Pinto, P., Pugliese, J., Crews, T., DeHaan, L., Jungers, J., Larsen, J., Ryan, M., Schipanski, M., Sulc, M., Wayman, S., Wiedenhoef, M., Stoltenberg, D., & Picasso, V. (2023). Forage harvest management impacts “Kernza” intermediate wheatgrass productivity across North America. *Agronomy Journal*, 115(5), 2424-2438. <https://doi.org/10.1002/agj2.21402>
- Culman, S. W., Snapp, S. S., Ollenburger, M., Basso, B., & DeHaan, L. R. (2013). Soil and water quality rapidly responds to the perennial grain Kernza Wheatgrass. *Agronomy Journal*, 105(3), 735-744. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0273>

- Cutler, G. H., Pavez, D., & Mulvey, R. R. (1949). The effect of clipping to simulate pasturing winter wheat on the growth, yield and quality of the crop. *Agronomy Journal*, 41(4), 169-173.
<https://doi.org/10.2134/agronj1949.00021962004100040010x>
- Dale, J. E. (1982). Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum*. *Annals of Botany*, 50(6), 851-858.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086428>
- Dann, P. R. (1968). Effect of clipping on yield of wheat. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 8(35), 731-735.
<https://doi.org/10.1071/EA9680731>
- Davidson, J. L. (1965). Some effects of leaf area control on the yield of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 16(5), 721-731.
<https://doi.org/10.1071/AR9650721>
- Davidson, J. L., & Milthorpe, F. L. (1965). Carbohydrate reserves in the regrowth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Grass and Forage Science*, 20(1), 15-18.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1965.tb00390.x>
- Davidson, J. L., & Milthorpe, F. L. (1966). Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany*, 30(2), 173-184.
- Davies, A. (1974). Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *The Journal of Agricultural Science*, 82(1), 165-172.
<https://doi.org/10.1017/S0021859600050334>
- Davies, A. (1988). The regrowth of grass swards. En M. B. Jones & A. Lazenby (Eds.), *The grass crop: The physiological basis of production* (pp. 85-127). Springer.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-1187-1_3
- Davies, A., Evans, M. E., & Exley, J. K. (1983). Regrowth of perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. *The Journal of Agricultural Science*, 101(1), 131-137. <https://doi.org/10.1017/S0021859600036455>
- Davies, A., & Thomas, H. (1983). Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany*, 51(5), 591-597.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086505>
- Dávila Casco, A. L., & Nogueira Da Silveira, M. L. (2026). *Evaluación de características morfogénicas aéreas en gramíneas forrajeras con distinta velocidad de flujo de tejidos* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Servicio de Corrección Bibliográfica.
<http://tesis.fagro.edu.uy/index.php/tg/catalog/view/446/335/10213>
- DeHaan, L. R., Christians, M., Crain, J., & Poland, J. (2018). Development and evolution of an intermediate wheatgrass domestication program. *Sustainability*, 10(5), Artículo e1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- DeHaan, L. R., Van Tassel, D. L., & Cox, T. S. (2005). Perennial grain crops: A synthesis of ecology and plant breeding. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 20(1), 5-14. <https://doi.org/10.1079/RAF200496>

- de Oliveira, G., Brunsell, N. A., Sutherlin, C. E., Crews, T. E., & DeHaan, L. R. (2018). Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agricultural and Forest Meteorology*, 249, 120-137.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- Department of Economic and Social Affairs. (2024). *World population prospects 2024: Summary of results*. United Nations.
https://population.un.org/wpp/assets/Files/WPP2024_Summary-of-Results.pdf
- Deregibus, V. A., Sanchez, R. A., & Casal, J. J. (1983). Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology*, 72(3), 900-902.
<https://doi.org/10.1104/pp.72.3.900>
- De Visser, R., Vianden, H., & Schnyder, H. (1997). Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation: Assessment by ^{13}C and ^{15}N steady-state labelling. *Plant, Cell & Environment*, 20(1), 37-46.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-9.x>
- Díaz-Rossello, R., Leguísamo, N., & Urchipía, A. (1993). *Pastoreo de trigo: Revisión bibliográfica*. INIA.
- Donaghy, D. J., Turner, L. R., & Adamczewski, K. A. (2008). Effect of defoliation management on water-soluble carbohydrate energy reserves, dry matter yields, and herbage quality of tall fescue. *Agronomy Journal*, 100(1), 122-127.
<https://doi.org/10.2134/agronj2007.0016>
- Donald, C. M., & Hamblin, J. (1976). The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Advances in Agronomy*, 28, 361-405.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60559-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60559-3)
- Doole, G. J., Bathgate, A. D., & Robertson, M. J. (2009). Economic value of grazing vegetative wheat (*Triticum aestivum* L.) crops in mixed-farming systems of Western Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 49(10), 807-815. <https://doi.org/10.1071/EA08286>
- Duchene, O., Celette, F., Barreiro, A., Dimitrova Mártensson, L.-M., Freschet, G. T., & David, C. (2020). Introducing perennial grain in grain crops rotation: The role of rooting pattern in soil quality management. *Agronomy*, 10(9), Artículo e1254.
<https://doi.org/10.3390/agronomy10091254>
- Dunphy, D. J., Holt, E. C., & McDaniel, M. E. (1984). Leaf area and dry matter accumulation of wheat following forage removal. *Agronomy Journal*, 76(6), 871-874. <https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600060003x>
- Dunphy, D. J., McDaniel, M. E., & Holt, E. C. (1982). Effect of forage utilization on wheat grain yield. *Crop Science*, 22(1), 106-109.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200010024x>
- Duru, M., Ducrocq, H., & Feuillerac, E. (1999). Effet du régime de défoliation et de l'azote sur le phyllochrone du dactyle. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 322(8), 717-722.
[https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(99\)80111-5](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(99)80111-5)

- Duru, M., Justes, E., Langlet, A., Tirilly, V., Rouziès, S., Sos, L., & Viard, R. (1993). Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges). *Agronomie*, 13(4), 237-252. <https://doi.org/10.1051/agro:19930401>
- Edwards, J. T., Carver, B. F., Horn, G. W., & Payton, M. E. (2011). Impact of dual-purpose management on wheat grain yield. *Crop Science*, 51(5), 2181-2185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.01.0043>
- Elizondo, J. C. (1970). *Efectos de la nutrición y la defoliación en la producción de semilla de Festuca arundinacea Schreb* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/24610>
- Ellison, L. (1960). Influence of grazing on plant succession of Rangelands. *The Botanical Review*, 26(1), 1-78. <https://doi.org/10.1007/BF02860480>
- Erickson, R. O., & Michelini, F. J. (1957). The plastochron index. *American Journal of Botany*, 44(4), 297-305. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1957.tb10544.x>
- Esau, K. (1943). Ontogeny of the vascular bundle in *Zea mays*. *Hilgardia*, 15(3), 325-368. <https://ageconsearch.umn.edu/record/381177>
- Evans, L. T. (1960). The influence of temperature on flowering in species of *Lolium* and in *Poa pratensis*. *The Journal of Agricultural Science*, 54(3), 410-416. <https://doi.org/10.1017/S0021859600021365>
- Evans, L. T. (1983). *Fisiología de los cultivos*. Hemisferio Sur.
- Evans, L. T. (1993). *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University.
- Evans, P. S. (1973). The effect of repeated defoliation to three different levels on root growth of five pasture species. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 16(1), 31-34. <https://doi.org/10.1080/00288233.1973.10421155>
- Fagnant, L., Duchene, O., Celette, F., & Dumont, B. (2024). Maintaining grain yield of *Th. intermedium* across stand age through constant spike fertility and spike density: Understanding its response to various agronomic managements. *European Journal of Agronomy*, 152, Artículo e127038. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.127038>
- Favre, J. R., Munoz, T., Combs, D. K., Wattiaux, M. A., & Picasso, V. D. (2019). Forage nutritive value and predicted fiber digestibility of Kernza intermediate wheatgrass in monoculture and in mixture with red clover during the first production year. *Animal Feed Science and Technology*, 258, Artículo e114298. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2019.114298>
- Fernandez, C. W., Ehlke, N., Sheaffer, C. C., & Jungers, J. M. (2020). Effects of nitrogen fertilization and planting density on intermediate wheatgrass yield. *Agronomy Journal*, 112(5), 4159-4170. <https://doi.org/10.1002/agj2.20351>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>

- Formoso, F. A. (1995). *Época de diferenciación floral y alargamiento de entrenudos en Festuca arundinacea cv. Estanzuela Tacuabé, Phalaris aquatica cv. Estanzuela Urunday y Dactylis glomerata cv. INIA LE Oberón*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2964/1/15630291007125101.pdf>
- Formoso, F. A. (2010). *Festuca arundinacea, manejo para producción de forraje y semillas*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2529/4/18429081210150440.pdf>
- Formoso, F. A. (2011). *Producción de semillas de especies forrajeras*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2536/1/18429120711084007.pdf>
- Frahm, C. S., Tautges, N. E., Jungers, J. M., Ehlke, N. J., Wyse, D. L., & Sheaffer, C. C. (2018). Responses of intermediate wheatgrass to plant growth regulators and nitrogen fertilizer. *Agronomy Journal*, 110(3), 1028-1035.
<https://doi.org/10.2134/agronj2017.11.0635>
- Franco, J. G., Berti, M. T., Grabber, J. H., Hendrickson, J. R., Nieman, C. C., Pinto, P., Van Tassel, D., & Picasso, V. D. (2021). Ecological intensification of food production by integrating forages. *Agronomy*, 11(12), Artículo e2580.
<https://doi.org/10.3390/agronomy11122580>
- Frank, A. B. (1996). Evaluating grass development for grazing management. *Rangelands*, 18(3), 106-109.
- Frank, A. B., Berdahl, J. D., & Barker, R. E. (1985). Morphological development and water use in clonal lines of four forage grasses. *Crop Science*, 25(2), 339-344.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1985.0011183X002500020031x>
- Fulkerson, W. J., & Donaghy, D. J. (2001). Plant-soluble carbohydrate reserves and senescence - key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41(2), 261-275. <https://doi.org/10.1071/EA00062>
- García-Favre, J., Zhang, Y., López, I. F., Donaghy, D. J., Cranston, L. M., & Kemp, P. D. (2021). Decreasing defoliation frequency enhances *Bromus valdivianus* Phil. growth under low soil water levels and interspecific competition. *Agronomy*, 11(7), Artículo e1333. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071333>
- Gardner, F. P., & Rogers, T. H. (1956). Seasonal and yearly production of annual winter grasses and grass-legume combinations for temporary winter grazing in Georgia. *Agronomy Journal*, 48(12), 546-551.
<https://doi.org/10.2134/agronj1956.00021962004800120004x>
- Garwood, E. A. (1967). Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *Grass and Forage Science*, 22(2), 121-130. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1967.tb00514.x>
- Gastal, F., & Lemaire, G. (1988). Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. En *Proceedings of the 12th General Meeting of the European Grassland Federation* (pp. 323-327). IGA.

- Gastal, F., & Lemaire, G. (2015). Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilization in pasture: Review of the underlying ecophysiological processes. *Agriculture*, 5(4), 1146-1171. <https://doi.org/10.3390/agriculture5041146>
- Gastal, F., & Nelson, C. J. (1994). Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology*, 105(1), 191-197. <https://doi.org/10.1104/pp.105.1.191>
- Glover, J. D., Cox, C. M., & Reganold, J. P. (2007). Future farming: A return to roots? *Scientific American*, 297(2), 82-89. <https://www.jstor.org/stable/26069418?seq=1>
- Grant, S. A., Barthram, G. T., & Torvell, L. (1981). Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. *Grass and Forage Science*, 36(3), 155-168. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1981.tb01552.x>
- Grant, S. A., Barthram, G. T., Torvell, L., King, J., & Smith, H. K. (1983). Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*, 38(4), 333-344. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1983.tb01657.x>
- Hajighasemi, S., Keshavarz-Afshar, R., & Chaichi, M. R. (2016). Nitrogen fertilizer and seeding rate influence on grain and forage yield of dual-purpose barley. *Agronomy Journal*, 108(4), 1486-1494. <https://doi.org/10.2134/agronj2015.0447>
- Harrison, M. T., Evans, J. R., Dove, H., & Moore, A. D. (2011). Dual-purpose cereals: Can the relative influences of management and environment on crop recovery and grain yield be dissected? *Crop & Pasture Science*, 62(11), 930-946. <https://doi.org/10.1071/CP11066>
- Hartt, C. E., Kortschak, H. P., & Burr, G. O. (1964). Effects of defoliation, deradication, and darkening the blade upon translocation of C¹⁴ in sugarcane. *Plant Physiology*, 39(1), 15-22. <https://doi.org/10.1104/pp.39.1.15>
- Hebblethwaite, P. D., Wright, D., & Noble, A. (1980). Some physiological aspects of seed yield in *Lolium perenne* L. (Perennial ryegrass). En P. D. Hebblethwaite (Ed.), *Seed production* (pp. 71-80). Butterworths.
- Hernández-Garay, A., Matthew, C., & Hodgson, J. (2000). The influence of defoliation height on dry-matter partitioning and CO₂ exchange of perennial ryegrass miniature swards. *Grass and Forage Science*, 55(4), 372-376. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2494.2000.00234.x>
- Hitchcock, A. S. (1951). *Manual of the grasses of the United States* (2nd ed. rev.). USDA. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/132023>
- Hodgkinson, K. C., & Becking, H. G. B. (1978). Effect of defoliation on root growth of some arid zone perennial plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29(1), 31-42. <https://doi.org/10.1071/AR9780031>
- Hodgson, J., Capriles, J. M. R., & Fenlon, J. S. (1977). The influence of sward characteristics on the herbage intake of grazing calves. *The Journal of Agricultural Science*, 89(3), 743-750. <https://doi.org/10.1017/S0021859600061542>

- Hopkins, A. A., Krenzer, E. G., Horn, G. W., Goad, C. L., Redmon, L. A., Redfearn, D. D., & Reuter, R. R. (2003). Spring grazing reduces seed yield of cool-season perennial grasses grown in the southern great plains. *Agronomy Journal*, 95(4), 855-862. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.8550>
- Hunt, L. A. (1965). Some implications of death and decay in pasture production. *Grass and Forage Science*, 20(1), 27-31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1965.tb00392.x>
- Hunt, L. A., & Brougham, R. W. (1967). Some changes in the structure of a perennial ryegrass sward frequently but leniently defoliated during the summer. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 10(3-4), 397-404. <https://doi.org/10.1080/00288233.1967.10426368>
- Hunter, M. C., Sheaffer, C. C., Culman, S. W., & Jungers, J. M. (2020). Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass: I: Grain production. *Agronomy Journal*, 112(3), 1748-1763. <https://doi.org/10.1002/agj2.20128>
- Hyder, D. N. (1972). Defoliation in relation to vegetative growth. En V. B. Younger & C. M. McKell (Eds.), *The biology and utilization of grasses* (pp. 304-317). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-774750-7.50028-2>
- Ivancic, K., Locatelli, A., Tracy, W. F., & Picasso, V. (2021). Kernza intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) response to a range of vernalization conditions. *Canadian Journal of Plant Science*, 101(5), 770-773. <https://doi.org/10.1139/cjps-2020-0251>
- Jameson, D. A. (1963). Responses of individual plants to harvesting. *The Botanical Review*, 29(4), 532-594. <https://doi.org/10.1007/BF02860815>
- Jameson, D. A. (1964). Effect of defoliation on forage plant physiology. En W. Keller (Ed.), *Forage plant physiology and soil-range relationships* (pp. 67-80). American Society of Agronomy. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub5.c5>
- Jones, M. B., Collett, B., & Brown, S. (1982). Sward growth under cutting and continuous stocking managements: Sward canopy structure, tiller density and leaf turnover. *Grass and Forage Science*, 37(1), 67-73. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1982.tb01578.x>
- Jungers, J. M., DeHaan, L. R., Betts, K. J., Sheaffer, C. C., & Wyse, D. L. (2017). Intermediate wheatgrass grain and forage yield responses to nitrogen fertilization. *Agronomy Journal*, 109(2), 462-472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>
- Justus, N., & Thurman, R. L. (1955). The effect of clipping and grazing on the subsequent growth of winter oats. *Agronomy Journal*, 47(2), 82-83. <https://doi.org/10.2134/agronj1955.00021962004700020009x>
- Kays, S., & Harper, J. L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 62(1), 97-105. <https://doi.org/10.2307/2258882>
- Lamp, H. F. (1952). Reproductive activity in *Bromus inermis* in relation to phases of tiller development. *Botanical Gazette*, 113(4), 413-438. <https://doi.org/10.1086/335731>

- Langer, R. H. M. (1956). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*): I. The life history of individual tillers. *Annals of Applied Biology*, 44(1), 166-187.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1956.tb06856.x>
- Langer, R. H. M. (1958). A study of growth in swards of timothy and meadow fescue: I. Uninterrupted growth. *The Journal of Agricultural Science*, 51(3), 347-352.
<https://doi.org/10.1017/S0021859600035164>
- Langer, R. H. M. (1963). Tillering in herbage grasses. *Herbage Abstracts*, 33, 141-148.
- Langer, R. H. M. (1972). *How grasses grow*. Edward Arnold.
- Langer, R. H. M., Ryle, S. M., & Jewiss, O. R. (1964). The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards: I. Plant survival and the pattern of tillering. *Journal of Applied Ecology*, 1(1), 197-208.
<https://doi.org/10.2307/2401599>
- Larson, S., DeHaan, L., Poland, J., Zhang, X., Dorn, K., Kantarski, T., Anderson, J., Schmutz, J., Grimwood, J., Jenkins, J., Shu, S., Crain, J., Robbins, M., & Jensen, K. (2019). Genome mapping of quantitative trait loci (QTL) controlling domestication traits of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *Theoretical and Applied Genetics*, 132, 2325-2351.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03357-6>
- Law, E. P., Pelzer, C. J., Wayman, S., DiTommaso, A., & Ryan, M. R. (2021). Strip-tillage renovation of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) for maintaining grain yield in mature stands. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 36(4), 321-327. <https://doi.org/10.1017/S1742170520000368>
- Lee, J. M., Donaghy, D. J., Sathish, P., & Roche, J. R. (2009). Interaction between water-soluble carbohydrate reserves and defoliation severity on the regrowth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.)-dominant swards. *Grass and Forage Science*, 64(3), 266-275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2009.00692.x>
- Lemaire, G. (1985). *Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (Festuca arundinacea Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: Effets des facteurs climatiques* [Disertación doctoral]. Université de Caen.
- Lemaire, G. (1988). Sward dynamics under different management programmes. En *Proceedings of the 12th General Meeting of the European Grassland Federation* (pp. 7-22). IGA.
- Lemaire, G., & Agnusdei, M. (2000). Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. De Moraes, C. Nabinger, & P. C. F. Carvalho (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 265-287). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994529.0265>
- Lemaire, G., & Chapman, D. (1996). Tissue flows in grazed plant communities. En J. Hodgson & A. S. Illius (Eds.), *The ecology and management of grazing systems* (pp. 3-36). CABI.
- Li, J., Homami, N., Ryan, M. R., Wayman, S., Law, E. P., Gómez, M. I., & DeHaan, L. R. (2026). Grain of the future: Consumer demand for bread made of sustainable perennial grain intermediate wheatgrass. *Agricultural Economics*, 57(2), Artículo e70102. <https://doi.org/10.1111/agec.70102>

- Locatelli, A., Gutierrez, L., & Picasso Risso, V. D. (2022). Vernalization requirements of Kernza intermediate wheatgrass. *Crop Science*, 62(1), 524-535. <https://doi.org/10.1002/csc2.20667>
- Locatelli, A., Gutierrez, L., Duchene, O., Speranza, P. R., & Picasso Risso, V. D. (2022). Agronomic assessment of two populations of intermediate wheatgrass—Kernza® (*Thinopyrum intermedium*) in temperate South America. *Grassland Research*, 1(4), 262-278. <https://doi.org/10.1002/glr2.12032>
- Locatelli, A., Picasso, V. D., Speranza, P. R., & Gutiérrez, L. (2025). Reproductive and vegetative yield component trade-offs in selection of *Thinopyrum intermedium*. *Agronomy*, 15(12), Artículo e2895. <https://doi.org/10.3390/agronomy15122895>
- Locatelli Fagúndez, A. (2023). *Caracterización genética y fenotípica de Tinopiro (Thinopyrum intermedium) como cultivo perenne doble propósito en el Cono Sur* [Disertación doctoral, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/43404>
- Loch, D. S. (1985). Tiller development in relation to seed production of tropical grasses. En *Proceedings of the XV International Grassland Congress* (pp. 264-266). <https://uknowledge.uky.edu/igc/1985/ses2/29/>
- Mahelka, V., Kopecký, D., & Paštová, L. (2011). On the genome constitution and evolution of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*: Poaceae, Triticeae). *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), Artículo e127. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-127>
- Marcus, A., & Fox, G. (2023). Malting and wort production potential of the novel grain Kernza (*Thinopyrum intermedium*). *Journal of the American Society of Brewing Chemists*, 81(2), 308-318. <https://doi.org/10.1080/03610470.2022.2026662>
- Marshall, C., & Sagar, G. R. (1965). The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. *Annals of Botany*, 29(3), 365-370.
- Marshall, C., & Sagar, G. R. (1968). The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential defoliation. *Annals of Botany*, 32(128), 715-719.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., & Swift, M. J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277(5325), 504-509. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Matthew, C., Assuero, S. G., Black, C. K., & Hamilton, N. R. S. (2000). Tiller dynamics of grazed swards. In G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger, & P. C. F. Carvalho (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 127-150). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994529.0127>
- McMaster, G. S., Wilhelm, W. W., Palic, D. B., Porter, J. R., & Jamieson, P. D. (2003). Spring wheat leaf appearance and temperature: Extending the paradigm? *Annals of Botany*, 91(6), 697-705. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg074>
- Mitchell, K. J. (1953). Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.): II. The control of lateral bud development. *Physiologia Plantarum*, 6(3), 425-443. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1953.tb08401.x>
- Montgomery, D. R. (2007). *Dirt: The erosion of civilizations*. University of California. <https://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt1pnm6p>

- Moore, A. D., Bell, L. W., & Revell, D. K. (2009). Feed gaps in mixed-farming systems: Insights from the grain & graze program. *Animal Production Science*, 49(10), 736-748. <https://doi.org/10.1071/AN09010>
- Moore, K. J. (2003). Compendium of common forages. En R. F. Barnes, C. J. Nelson, M. Collins, & K. J. Moore (Eds.), *Forages: Vol. 1. An introduction to grassland agriculture* (6^a ed., pp. 237-238). Blackwell.
- Moore, K. J., Vogel, K. P., Klopfenstein, T. J., Masters, R. A., & Anderson, B. E. (1995). Evaluation of four intermediate wheatgrass populations under grazing. *Agronomy Journal*, 87(4), 744-747. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700040022x>
- Morales, A., Nabinger, C., Rosa, L. M., & Maraschin, G. E. (1997). Efeito da limitação hídrica sobre a morfogênese e repartição da biomassa de *Lotus corniculatus* L. cv. São Gabriel. En *Anais da 34^a Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia* (pp. 124-126). SBZ.
- Nabinger, C. (1998). Princípios de manejo e produtividade de pastagens. En *Anais do III Ciclo de Palestras em Produção e Manejo de Bovinos de Corte* (pp. 54-107). Universidad Luterana de Brasil
- Neuteboom, J. H., & Lantinga, E. A. (1989). Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Annals of Botany*, 63(2), 265-270. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087741>
- Olson, B. E., & Richards, J. H. (1988a). Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia*, 76(1), 1-6. <https://doi.org/10.1007/BF00379592>
- Olson, B. E., & Richards, J. H. (1988b). Tussock regrowth after grazing: Intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos*, 51(3), 374-382. <https://doi.org/10.2307/3565321>
- Parsons, A. J., Johnson, I. R., & Harvey, A. (1988). Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. *Grass and Forage Science*, 43(1), 49-59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1988.tb02140.x>
- Parsons, A. J., & Robson, M. J. (1980). Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.): 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany*, 46(4), 435-444. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085935>
- Peacock, J. M. (1975). Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*: III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*, 12(2), 685-697. <https://doi.org/10.2307/2402182>
- Phillips, I. D. J. (1975). Apical dominance. *Annual Review of Plant Biology*, 26, 341-367. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.26.060175.002013>
- Pinto, P., De Haan, L., & Picasso, V. (2021). Post-harvest management practices impact on light penetration and kernza intermediate wheatgrass yield components. *Agronomy*, 11(3), Artículo e442. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030442>

- Pugliese, J. Y. (2017). *Above-and belowground response to managing Kernza (Thinopyrum intermedium) as a dual-use crop for forage and grain* [Tesis de maestría]. The Ohio State University.
- Pugliese, J. Y., Culman, S. W., & Sprunger, C. D. (2019). Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant and Soil*, 437(1), 241-254.
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-03974-6>
- Pumphrey, F. V. (1970). Semidwarf winter wheat response to early spring clipping and grazing. *Agronomy Journal*, 62(5), 641-643.
<https://doi.org/10.2134/agronj1970.00021962006200050028x>
- Rahardjo, C. P., Gajadeera, C. S., Simsek, S., Annor, G., Schoenfuss, T. C., Marti, A., & Ismail, B. P. (2018). Chemical characterization, functionality, and baking quality of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *Journal of Cereal Science*, 83, 266-274. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2018.09.002>
- Rawson, H. M., & Hofstra, G. (1969). Translocation and remobilization of ¹⁴C assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant. *Australian Journal of Biological Sciences*, 22(2), 321-332. <https://doi.org/10.1071/B19690321>
- Richards, J. H., & Caldwell, M. M. (1985). Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: A field study with Agropyron species. *Journal of Applied Ecology*, 22(3), 907-920.
<https://doi.org/10.2307/2403239>
- Ritchie, H., Rosado, P., & Roser, M. (2022). *Environmental impacts of food production*. Our World in Data. <https://ourworldindata.org/environmental-impacts-of-food>
- Robson, M. J. (1967). A comparison of british and north african varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*): I. Leaf growth during winter and the effects on it of temperature and daylength. *Journal of Applied Ecology*, 4(2), 475-484.
<https://doi.org/10.2307/2401349>
- Robson, M. J. (1968). The changing tiller population of spaced plants of S.170 tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Journal of Applied Ecology*, 5(3), 575-590.
<https://doi.org/10.2307/2401633>
- Robson, M. J., Ryle, G. J. A., & Woledge, J. (1988). The grass plant: Its form and function. En M. B. Jones & A. Lazenby (Eds.), *The grass crop: The physiological basis of production* (pp. 25-83). Springer Netherlands.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-1187-1_2
- Royo, C., Voltas, J., & Romagosa, I. (1999). Remobilization of pre-anthesis assimilates to the grain for grain only and dual-purpose (forage and grain) triticale. *Agronomy Journal*, 91(2), 312-316.
<https://doi.org/10.2134/agronj1999.00021962009100020021x>
- Ryle, G. J. A., & Powell, C. E. (1975). Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. *Annals of Botany*, 39(2), 297-310.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084943>

- Schnyder, H., & Nelson, C. J. (1987). Growth rates and carbohydrate fluxes within the elongation zone of tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*, 85(2), 548-553. <https://doi.org/10.1104/pp.85.2.548>
- Schuster, J. L. (1964). Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology*, 45(1), 63-70. <https://doi.org/10.2307/1937107>
- Sharman, B. C. (1945). Leaf and bud initiation in the gramineae. *Botanical Gazette*, 106(3), 269-289. <https://doi.org/10.1086/335298>
- Sharrow, S. H., & Motazedian, I. (1987). Spring grazing effects on components of winter wheat yield. *Agronomy Journal*, 79(3), 502-504. <https://doi.org/10.2134/agronj1987.00021962007900030019x>
- Sheaffer, C. C., & Jungers, J. M. (2022, 11 de octubre). Intermediate wheatgrass: A new perennial multi-use crop. *Minnesota Crop News*. <https://blog-crop-news.extension.umn.edu/2022/10/intermediate-wheatgrass-new-perennial.html>
- Silsbury, J. H. (1970). Leaf growth in pasture grasses. *Tropical Grasslands*, 4(1), 17-36.
- Simmons, S. R. (1987). Growth, development, and physiology. En E. G. Heyne (Ed.), *Wheat and wheat improvement* (2nd ed., pp. 77-113). ASA; CSSA; SSSA. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr13.2ed.c3>
- Skinner, R. H., Morgan, J. A., & Hanson, J. D. (1999). Carbon and nitrogen reserve remobilization following defoliation: Nitrogen and elevated CO₂ effects. *Crop Science*, 39(6), 1749-1756. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961749x>
- Skinner, R. H., & Simmons, S. R. (1993). Modulation of leaf elongation, tiller appearance and tiller senescence in spring barley by far-red light. *Plant, Cell & Environment*, 16(5), 555-562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00903.x>
- Stoll, H., Bajgain, P., & Anderson, J. (2024). Assessing genetic gain in an intermediate wheatgrass improvement program: A retrospective analysis. *Crop Science*, 64(6), 3153-3162. <https://doi.org/10.1002/csc2.21338>
- Stout, D. G., Brooke, B., McLean, A., & Hall, J. (1981). Influence of successive years of simulated grazing (clipping) on pinegrass growth. *Canadian Journal of Plant Science*, 61(4), 939-943. <https://doi.org/10.4141/cjps81-138>
- Tallowin, J. R. B., Williams, J. H. H., & Kirkham, F. W. (1989). Some consequences of imposing different continuous grazing pressures in the spring on tiller demography and leaf growth. *The Journal of Agricultural Science*, 112(1), 115-122. <https://doi.org/10.1017/S0021859600084161>
- Tautges, N. E., Jungers, J. M., DeHaan, L. R., Wyse, D. L., & Sheaffer, C. C. (2018). Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science*, 156(6), 758-773. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- The Land Institute. (2023, 12 de setiembre). *New Kernza food & drink products proliferate*. <https://kernza.org/new-kernza-food-drink-products-proliferate/>

- Thomas, H., & Stoddart, J. L. (1980). Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 31, 83-111. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.000503>
- Troughton, A. (1981). Length of life of grass roots. *Grass and Forage Science*, 36(2), 117-120. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1981.tb01547.x>
- Tsvelev, N. (1983). *Grasses of the Soviet Union*. Oxonian Press.
- Turner, L. R., Donaghy, D. J., Lane, P. A., & Rawnsley, R. P. (2006). Effect of defoliation management, based on leaf stage, on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) under dryland conditions: 1. Regrowth, tillering and water-soluble carbohydrate concentration. *Grass and Forage Science*, 61(2), 164-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00523.x>
- Turner, L. R., Donaghy, D. J., Lane, P. A., & Rawnsley, R. P. (2007). Patterns of leaf and root regrowth, and allocation of water-soluble carbohydrate reserves following defoliation of plants of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth.). *Grass and Forage Science*, 62(4), 497-506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2007.00607.x>
- Tyl, C., & Ismail, B. P. (2019). Compositional evaluation of perennial wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) breeding populations. *International Journal of Food Science & Technology*, 54(3), 660-669. <https://doi.org/10.1111/ijfs.13925>
- Vaadia, Y., Raney, F. C., & Hagan, R. M. (1961). Plant water deficits and physiological processes. *Annual Review of Plant Biology*, 12, 265-292. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.12.060161.001405>
- Vallentine, J. F. (1990). *Grazing management*. Academic Press.
- Van Loo, E. N. (1992). Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany*, 70(6), 511-518. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088511>
- Vico, G., Manzoni, S., Nkurunziza, L., Murphy, K., & Weih, M. (2016). Trade-offs between seed output and life span - a quantitative comparison of traits between annual and perennial congeneric species. *New Phytologist*, 209(1), 104-114. <https://doi.org/10.1111/nph.13574>
- Volenec, J. J., & Nelson, C. J. (1984). Carbohydrate metabolism in leaf meristems of tall fescue: II. Relationship to leaf elongation rates modified by nitrogen fertilization. *Plant Physiology*, 74(3), 595-600. <https://doi.org/10.1104/pp.74.3.595>
- Wagoner, P., & Schaeffer, J. R. (1990). Perennial grain development: Past efforts and potential for the future. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 9(5), 381-408. <https://doi.org/10.1080/07352689009382298>
- Wagoner, P., & Schauer, A. L. (1990). Intermediate wheatgrass as a perennial grain crop. En J. Janick & J. E. Simon (Eds.), *Advances in New Crops* (pp. 143-145). Timber Press. <https://hort.purdue.edu/newcrop/proceedings1990/V1-143.html>
- Watson, M., & Casper, B. (1984). Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 233-258. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001313>

- Weaver, J. E., & Zink, E. (1946). Length of life of roots of ten species of perennial range and pasture grasses. *Plant Physiology*, 21(2), 201-217. <https://doi.org/10.1104/pp.21.2.201>
- Weinmann, H. (1948). Underground development and reserves of grasses a review. *Grass and Forage Science*, 3(2), 115-140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1948.tb00851.x>
- White, L. M. (1973). Carbohydrate reserves of grasses: A review. *Journal of Range Management*, 26(1), 13-18. <https://doi.org/10.2307/3896873>
- Whitehead, D. C. (1970). *The role of nitrogen in grassland productivity: A review of information from temperate regions*. CAU.
- Winter, S. R., & Thompson, E. K. (1987). Grazing duration effects on wheat growth and grain yield. *Agronomy Journal*, 79(1), 110-114. <https://doi.org/10.2134/agronj1987.00021962007900010023x>
- Winter, S. R., Thompson, E. K., & Musick, J. T. (1990). Grazing winter wheat: II. Height effects on response to production system. *Agronomy Journal*, 82(1), 37-41. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200010008x>
- Youngner, V. B. (1972). Physiology of defoliation and regrowth. En V. B. Younger & C. M. McKell (Eds.), *The biology and utilization of grasses* (pp. 292-303). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-774750-7.50027-0>
- Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
- Zhang, X., Sallam, A., Gao, L., Kantarski, T., Poland, J., DeHaan, L. R., Wyse, D. L., & Anderson, J. A. (2016). Establishment and optimization of genomic selection to accelerate the domestication and improvement of Intermediate wheatgrass. *The Plant Genome*, 9(1), Artículo plantgenome2015.07.0059. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.07.0059>
- Zimbric, J. W., Stoltenberg, D. E., & Picasso, V. D. (2020). Effective weed suppression in dual-use intermediate wheatgrass systems. *Agronomy Journal*, 112(3), 2164-2175. <https://doi.org/10.1002/agj2.20194>

7. ANEXOS

Anexo A
Siembra

Anexo B

Plántulas al momento del raleo



Anexo C*Corte de homogenización*

Anexo D

Primer corte de intensidad



Anexo E

Antes y después del segundo corte de intensidad



Anexo F
Cosecha



Anexo G*Post cosecha*

