

Rol de la ecofisiología en el diseño de manejos especializados de pasturas

M. G. Agnusdei¹

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental
Agropecuaria Balcarce, Argentina.

The role of ecophysiology in the design of specialized pasture managements

ABSTRACT. Some examples are presented to illustrate how ecophysiology can contribute to pasture management. For that purpose, various experimental results obtained with typical pastures (i.e. tall fescue) growing on poor soils are presented to demonstrate the relevance of potential treatments to discriminate between genotypic and environmental effects, as well as the effect of nutritional limitations on the utilization of environmental resources (v.g. solar radiation, rainfall), and the association between forage quality and the dynamics of leaf growth and turnover. This information confirms the potential of well-managed perennial pastures in terms of herbage production and nutritive quality and animal performance. In practice, however, production systems fall short of the standards achievable by well-managed pastures. It is suggested that pasture management practices based on sound ecophysiological concepts could be key to bridge this gap.

Key words: Ecophysiology, Management, Pastures, Plant structure

RESUMEN. Se presenta una serie de ejemplos para ilustrar el tipo de aportes que puede hacer la ecofisiología al manejo de pasturas. Para ello, se presenta una serie de evidencias experimentales provenientes de pasturas típicas de ambientes marginales, mayormente festuca alta. Éstas muestran la relevancia de contar con tratamientos potenciales para distinguir entre efectos genotípicos y ambientales, como también el efecto de las restricciones nutricionales sobre la captura y la eficiencia de uso de recursos (radiación solar, precipitaciones); y la forma en que la calidad nutritiva está asociada al proceso de crecimiento y recambio de hojas. La información presentada demuestra el potencial productivo de estos recursos, tanto en cantidad, calidad nutritiva como en términos de respuesta animal. Se plantea que en la práctica los sistemas productivos están muy lejos de los estándares alcanzables por este tipo de recursos y se propone que la aplicación de pautas de manejo de base ecofisiológica puede ser clave para achicar esta brecha.

Palabras clave: Ecofisiología, Estructuras de plantas, Manejo, Pasturas

EXPOSICIÓN DEL TEMA Y DISCUSIÓN

Introducción

Las pasturas templadas perennes pueden presentar, en ciertos ambientes, una razonable adaptación y persistencia, con un ciclo productivo potencial que abarca no menos del 60 a 70% del período anual. En la mayoría de los sistemas ganaderos de la región, sin embargo, esta ventaja de las pasturas

perennes es frecuentemente desaprovechada. Ello es debido, en parte, a que los criterios más corrientes de manejo en nuestra ganadería se basan en una visión relativamente estática en cuanto a producción y utilización de pasturas.

De manera contrastante con la ganadería, la agricultura moderna ha avanzado sustancialmente

¹Autor para la correspondencia, e-mail: magnusdei@balcarce.inta.gov.ar

hacia enfoques más maduros, basados en conocimientos sobre captura y eficiencia de uso de recursos ambientales, en combinación con diferentes tipos de herramientas para caracterizar, monitorear y prever la variabilidad edafo-climática. En este contexto, los progresos en cuanto a tecnologías de alto impacto para el manejo de pasturas estarán sujetos, en gran medida, al desarrollo de tecnologías de procesos que ayuden a utilizar de manera eficiente y sustentable el germoplasma, los recursos ambientales (energía solar, agua, nutrientes edáficos) y los agro-insumos. Es en este tipo de escenario que la ecofisiología de pasturas puede hacer un aporte complementario a los ejes agronómico y genético en que se apoya la concepción tecnológica prevaleciente en la actualidad para el manejo de pasturas. La ecofisiología de pasturas es una disciplina que tiene sólidos vasos comunicantes con la fisiología vegetal, la bioclimatología, la física y química de suelos y la modelación, entre otras, integrando de manera jerárquica aquellos procesos subyacentes que tienen repercusión significativa a escala de cubierta. El análisis de las respuestas compensatorias (“trade-offs”) de las plantas, como expresión plástica para atenuar y adaptarse a las variaciones de su entorno, es un eje central de la disciplina. En un sentido general, la ecofisiología de pasturas trata sobre la incidencia del ambiente en los procesos de captura y eficiencia de uso de recursos, y cómo estas respuestas afectan en última instancia la producción y calidad del forraje. Así, esta disciplina intermedia entre las fases suelo-planta-animal puede aportar elementos esenciales para el diseño de estrategias especializadas de manejo que ayuden a transformar de manera eficiente y sustentable la producción primaria en producto animal.

El objetivo del artículo es presentar una serie de ejemplos para ilustrar sobre los aportes que puede hacer la ecofisiología para el manejo especializado de pasturas. En este marco, entendemos por manejos especializados a las intervenciones que, con razonable previsibilidad, permiten controlar los procesos determinantes de los resultados biofísicos esperados.

Se focalizará en el componente de gramínea de las pasturas perennes debido a que estas especies son las que realizan el aporte mayoritario a la producción de forraje en los suelos ganaderos de la región. Ello no implica un desconocimiento de la importancia de incluir leguminosas en las pasturas para mejorar la economía del N del sistema y la calidad nutricional del forraje. Sin embargo, el tratamiento de estas temáticas implican aspectos complejos y controvertidos en cuanto a persistencia

y nutrición mineral de pasturas mixtas (Parsons *et al.*, 2011) que escapan al alcance del artículo.

Producción de forraje y eficiencia de uso de recursos ambientales

Muchas especies, si bien son muy difundidas en el ámbito ganadero, en la práctica suelen estar pobremente manejadas como para constatar su capacidad productiva a campo. A esto se suma una carencia bastante generalizada de información científico-técnica referente al potencial productivo de las especies en las condiciones ambientales donde son evaluadas o utilizadas.

Importancia de disponer de un tratamiento de referencia sin limitantes. A continuación, usando un ejemplo sobre fertilización de pasturas, vamos a mostrar las implicancias de carecer de valores de referencia biológica para interpretar respuestas, para desarrollar tecnologías específicas por ambiente y, en definitiva, para explicar el éxito o fracaso de las recomendaciones.

En la región pampeana húmeda argentina, si bien la fertilización fosfórica es quizá la tecnología de pasturas conceptualmente más reconocida, su aplicación en los sistemas productivos ha sido casi irrelevante. Una de las causas que pudieron contribuir a este fenómeno es el escaso impacto de la técnica para modificar sustancialmente la marcada estacionalidad de la oferta de forraje de las pasturas en ciertas zonas de la región. Resultados obtenidos en varias localidades del centro y sur bonaerense mostraron de manera consistente que aun disponiendo de suficiente P, el arranque de las pasturas puras o mixtas con leguminosas es tardío, concentrándose hacia el final de la primavera (Agnusdei *et al.*, 2001). Si bien la producción de forraje se incrementa respecto de la condición natural, ello ocurre en el momento en que la oferta de forraje generalmente no es crítica para la dotación corriente de animales. Casi todo el soporte agronómico de esta tecnología no tuvo como referencia comportamiento productivo de las pasturas bajo condiciones adecuadas de disponibilidad de N.

En la Figura 1 se da un ejemplo comparativo entre pasturas fertilizadas con P, y pasturas con suministro de P y N. Puede verse que las pasturas fertilizadas exclusivamente con P son muy tardías respecto de las pasturas en que además se suministra suficiente N. De manera más específica, el invierno, tal como lo perciben las pasturas fertilizadas con P, se prolonga (o la primavera se adelanta) unos 20 a 40 días respecto de las pasturas fertilizadas con ambos nutrientes. En la práctica, debido a que normalmente no se corrige ningún tipo de deficiencia edáfica de minerales (ni P ni N), el retraso es aún

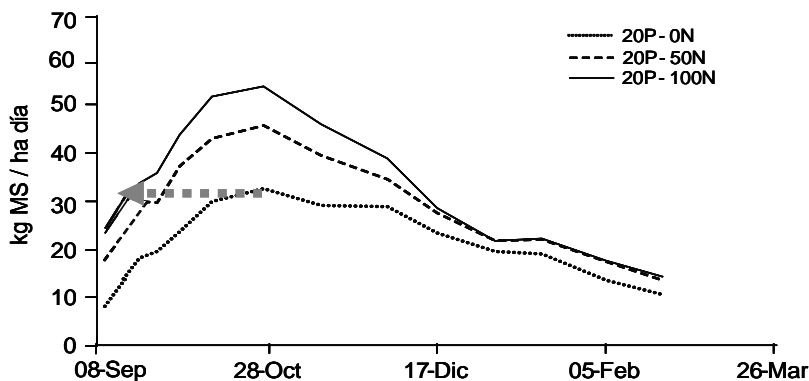


Figura 1. Tasas de crecimiento diario (kg MS/ha) de Agropiro alagado entre fin de invierno y verano en pasturas bien provistas con P y diferente disponibilidad de N. (Adaptado de Agnusdei *et al.*, 2001)

20P indica 20 kg de P/ha agregados como SFT; 0N, 50N y 100N indican 0, 50 y 100 kg de N/ha agregados como urea. Ambos nutrientes fueron suministrados a mitad de julio. La flecha gris ilustra el adelantamiento de los tratamientos 100N y 50N respecto de 0N: ambos alcanzan tasas equivalentes a las máximas del tratamiento 0N con una anticipación de aproximadamente 40 y 20 días, respectivamente.

mayor. Como se verá más adelante, bajo cualquiera de estas condiciones (naturales, o sólo con agregado de P), las pasturas son muy ineficientes en el uso de la radiación solar y las lluvias durante la primavera.

¿En qué hubiera ayudado tener un tratamiento de referencia? En identificar con claridad la causa de la falta de respuesta al P no es ni el suelo, ni el clima, ni la incapacidad de las especies para crecer bajo las condiciones ambientales imperantes. Lo que ocurre en realidad es que, a pesar de disponer de P, la disponibilidad de formas asimilables de N edáfico es insuficiente para asistir la demanda de las plantas. ¿Por qué? Porque la temperatura base para el crecimiento de las gramíneas es mucho menor que aquella requerida para el proceso microbiológico de mineralización de la materia orgánica (MO) del suelo, principal vía para la generación de formas asimilables de N para las plantas. En otras palabras, mientras las plantas están listas para crecer, los microorganismos están aún poco activos para proveer N edáfico nativo.

Las razones que a veces conspiran con la aplicación de tratamientos de referencia no sólo responden a los enfoques de investigación, sino también a resistencias de tipo filosóficas vinculadas con probar sólo técnicas que aplica el productor, como también con reticencias al agregado de N, entre otras. En un contexto ecofisiológico, sin embargo, disponer de un tratamiento bajo condiciones no limitantes para el crecimiento tiene el propósito de cuantificar el potencial productivo de la pastura en un ambiente determinado (que no es lo mismo que la respuesta potencial en condiciones óptimas

para el crecimiento). Este nivel potencial constituye una referencia para dimensionar el grado de limitación impuesta por los tratamientos aplicados.

Considerar la interacción con el ambiente antes de generalizar resultados. Las respuestas al P y al N presentadas en la sección previa podrían tomarse como referencia para zonas de inviernos fríos, con adecuada disponibilidad hídrica. Sin embargo, en zonas con inviernos térmicamente más benignos, la actividad microbiana puede iniciarse anticipadamente, hecho que necesariamente influirá sobre las respuestas a ambos nutrientes.

En la localidad de Pergamino (Norte de la provincia de Buenos Aires), por ejemplo, se han observado conversiones que van desde 4 a 8 kg de materia seca (MS) adicionales/kg de N agregado, hasta valores de 45 kg MS/kg N (Scheneiter, 2007). Este tipo de variabilidad interanual sugiere que, al menos en ciertos años, la cantidad de N que provee el suelo en esa región puede asistir de manera razonable la demanda de las pasturas. Este fenómeno, el cual no es comúnmente esperable en el SE bonaerense, está relacionado con la ocurrencia de temperaturas medias diarias suficientemente altas a fin de invierno como para activar los microorganismos del suelo encargados de la mineralización de la MO (orientativamente mayor a 10 a 12°C). El desarrollo de estudios específicos sobre transformaciones y circulación del N en el sistema suelo-planta es una vía ineludible para progresar en la comprensión de este importante aspecto concerniente a la economía del N en pasturas, y a su interacción con el ambiente.

Tabla 1. Radiación solar interceptada (RI) por pasturas de festuca en diferentes períodos de crecimiento con o sin abastecimiento de nitrógeno (N, suministro de P no limitante) o de fósforo (P, suministro de N no limitante).

Período de crecimiento	Tratamiento	RI (MJ m ²)	EUR	Referencia
Primavera	Sin N	119	1.16	Bélanger <i>et al.</i> , 1992
	Con N	152	2.19	
Verano	Sin N	125	0.63	
	Con N	288	1.8	
Otoño	Sin N	44	0.61	
	Con N	77	1.68	
Invierno	Sin N	65	0.89	Lattanzi, 1998
	Con N	150	1.15	
Otoño-inviernal	Sin N	125	0.91	Marino y Agnusdei, 2007
	Con N	233	0.96	
Primavera temprana	Sin N	155	1.46	
	Con N	235	1.7	
Primavera tardía	Sin N	160	1.72	
	Con N	242	2.09	
Inverno-primaveral	Sin P	250	1.9	Marino <i>et al.</i> , 2002a y b
	Con P	258	2.29	
Inverno-primaveral	Sin P	285	1.1	Marino <i>et al.</i> , 2002a y b
	Con P	347	2.30	

¹Eficiencia de uso de la radicación interceptada.

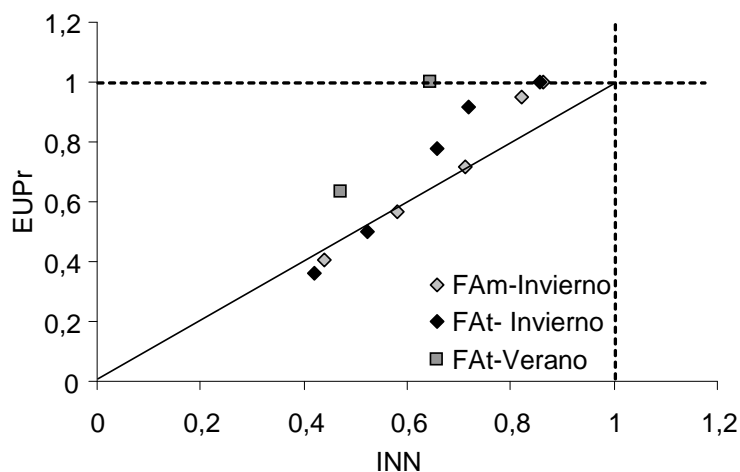


Figura 2. Relación entre el índice de nutrición nitrogenada (INN= Na/Ncr, donde Na es el %N actual y Ncr es el %N mínimo para alcanzar las tasas máximas de crecimiento) y la eficiencia relativa de uso de las precipitaciones (EUPr = Ba/Bmax, donde Ba y Bmax son la biomasa de forraje actual y máxima, respectivamente, por mm de lluvia del período) en variedades de festuca alta de origen templado y mediterráneo (FAt y FAM)

Otro caso ilustrativo es la inclusión de leguminosas en pasturas. Esta práctica es ampliamente recomendada para mejorar la fertilidad nitrogenada de los suelos, como también para mejorar la calidad del forraje, dar cobertura y controlar el avance de malezas. Como se vio en la sección previa, si bien la fertilización P puede incrementar significativamente (20 a 30%) la producción primavero-estival de las pasturas mixtas gramínea/leguminosa en el SE bonaerense, su efecto sobre la producción de forraje entre fin de invierno y principio de primavera es escaso o nulo (Agnusdei *et al.*, 2001). En cambio, en la localidad de Pergamino se ha observado que el crecimiento invernal de las pasturas puras fertilizadas con P es inferior al que se obtiene en pasturas base festuca con alta proporción de trébol blanco (Scheneiter y Pagano, 1998). Tal como se comentó antes, la ocurrencia de mayores temperaturas invernales en esta localidad generaría condiciones más favorables para la mineralización de la MO enriquecida con N simbiótico y, por ende, para incrementar la disponibilidad edáfica de N nativo. Si bien estos resultados son difíciles de mantener en el tiempo debido a la baja persistencia de las leguminosas, la inclusión de leguminosas de resiembra anual en este tipo de ambientes, por ejemplo, podrían tener similar impacto.

Los resultados comparativos entre localidades ilustran sobre la forma en que opera el ambiente sobre el funcionamiento de las pasturas, y cómo debemos usar ese conocimiento para que las prácticas de manejo tengan el impacto deseado.

Efecto de las restricciones al crecimiento de la pastura.

La restricción nutricional es una de las causas que más afecta el aprovechamiento de los recursos ambientales disponibles (agua, radiación solar, temperatura). La radiación solar, por ejemplo, es el recurso primario que define el potencial productivo de un ambiente determinado. La Tabla 1 sintetiza los resultados de una serie de experimentos que muestran claramente que la deficiencia de N reduce la capacidad de las pasturas para capturar o interceptar la radiación solar (RI). La deficiencia también afecta la eficiencia de uso de la RI (EUR) de modo que, a igual cantidad de RI, la producción de forraje de las pasturas limitadas es menor que en las pasturas adecuadamente nutridas.

De manera similar, las precipitaciones y el agua del suelo son menos aprovechadas cuando las pasturas están sometidas a condiciones de restricción nutricional. Una manera de estimar tal restricción es a través del índice de nutrición nitrogenada (INN). El INN se calcula como el

cociente entre el %N mínimo en planta requerido para alcanzar las tasas máximas de crecimiento (denominado N crítico) y el % de N real. Los valores de INN mayores e inferiores a 1 indican sobre y subnutrición, respectivamente. La Figura 2 muestra el efecto del estado nutricional de la pastura sobre el aprovechamiento de las lluvias: entre una pastura bien nutrida (INN 1) y otra pobremente nutrida (INN 0.4, o sea 60% por debajo del requerimiento de la pastura) el aprovechamiento de las lluvias (kg MS/mm) se reduce de manera proporcional a la reducción del INN.

Estructura de la pastura

Las características estructurales que tienen mayor implicancia en la producción, calidad y persistencia de las pasturas son su densidad poblacional, el tamaño de los individuos que la conforman, y la proporción de láminas foliares (foliosidad). Como se tratará en esta sección, estas características son muy sensibles al ambiente lumínico del interior de la cubierta y, por ende, a la amplitud de biomasa en que se manejan las pasturas. Desde un punto de vista ecofisiológico, el manejo del ambiente lumínico de una pastura a través del nivel de acumulación de biomasa es una vía potente para modificar la partición aérea de asimilatos y, por ende, la composición morfológica de dicha biomasa.

Acumulación excesiva de biomasa y la proporción de láminas foliares. La proporción de láminas foliares tiende a disminuir en el transcurso de un período de acumulación de forraje. La Figura 3 ilustra este fenómeno para el caso de un verdeo de avena. Este fenómeno ha sido usualmente interpretado como resultado del proceso de desarrollo de las plantas como consecuencia del paso de tiempo. Sin embargo, en estudios comparativos entre plantas aisladas y pasturas densas con igual tiempo de rebrote se observó que, una vez que el follaje de estas últimas "se cierra" (o sea la cantidad de luz que llega a los estratos inferiores de la pastura es escasa), la proporción de hojas disminuye dramáticamente respecto de lo que ocurre en las plantas libres de competencia (Lemaire y Gastal, 1997). Esto indica que la variable principal que gobierna la caída observada en la proporción de láminas de las pasturas no es el tiempo sino la acumulación de biomasa.

Para ilustrar esto, la Figura 4 muestra que si la proporción de láminas presentada en la Figura 3 se relaciona con la cantidad de biomasa acumulada por la pastura en lugar de con el transcurso del tiempo (biomasa en el eje x en lugar de tiempo), los puntos caen en forma bastante ajustada sobre una misma

Agnusdei

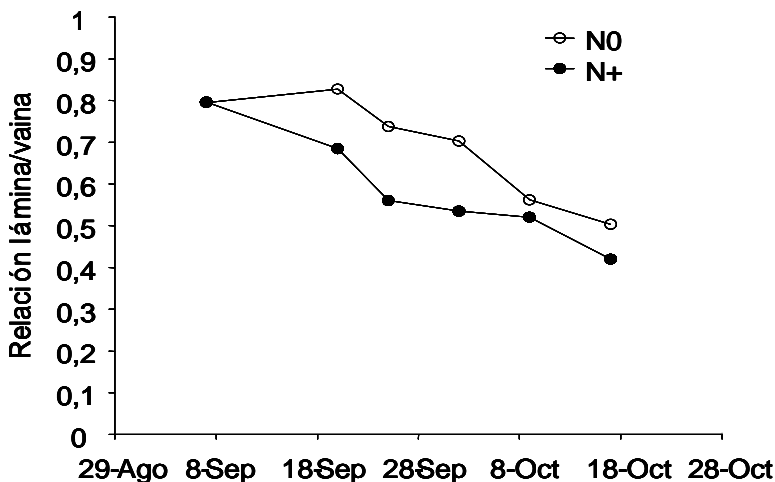


Figura 3. Evolución de la proporción de hojas en Avena sativa a diferentes niveles de fertilización nitrogenada. (Adaptado de Marino (1996).

línea de tendencia. Esto indica que la diferencia observada en la proporción de láminas foliares entre los dos tratamientos fue consecuencia de que el cultivo con mayor abastecimiento de nitrógeno creció más rápidamente y, por ende, tuvo más MS acumulada que el testigo a lo largo de todo el período de crecimiento.

Acumulación excesiva de biomasa y densidad poblacional. La acumulación excesiva de biomasa en ambientes templado-húmedos también se asocia,

en general, con pasturas más ralas (Tabla 2). Bajo condiciones ambientales adecuadas (fertilidad, clima), donde la pastura puede alcanzar alta cobertura foliar (índices de área foliar mayores a 3), el raleo de individuos ocurre por dos vías principales: reducción del macollaje como consecuencia del deterioro del ambiente lumínico en el interior de la pastura, y muerte de macollos sombreados. Contrariamente, la iluminación del canopeo promueve el macollaje y la supervivencia

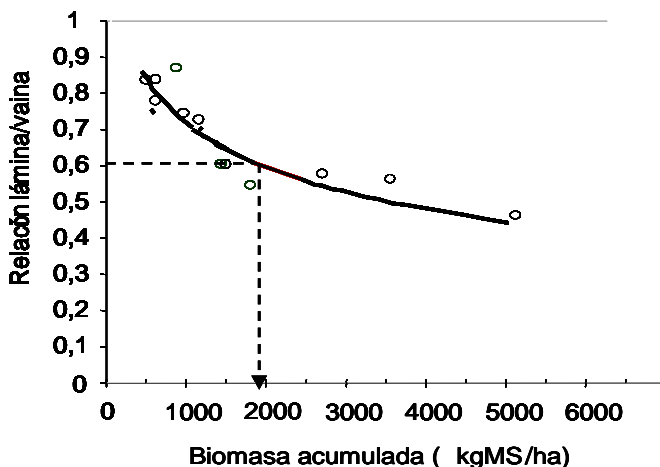


Figura 4. Relación entre biomasa de forraje y proporción de hojas en Avena sativa bajo diferentes niveles de fertilización nitrogenada. (Adaptado de Marino *et al.*, 2004).

La flecha indica el punto en que la proporción de láminas es ~60%, correspondiente a unos 2000 kg MS/ha.

Tabla 2. Densidad de macollos en pasturas de diferentes especies forrajeras manejadas en diversos estados definidos en términos de altura superficial, biomasa de forraje e índice de área foliar

Pasturas	Altura (cm)	Biomasa de forraje (kg MS/ha)	Índice de área foliar	Densidad de macollos (ma/m ²)
Rigrás perenne - TB	3.5	1000	2 - 3	45000
* (1)	6.5	1700	4	25000
	9	2000	5	15000
Festuca alta (2)	3.4	720	1.5	3400
	6.5	1226	1.6	300
	19.1	197	2.5	2700
Festuca alta *(3)	8.9	1192	1.2	4067
Agropiro alargado *(4)	10	1116	-	2295
	15	1702	-	1465
Pastizal natural(5)	56	893	1.1	7229
	9.5	1128	1.3	5007
	12.3	1302	1.5	4168
Pastizal natural *(6)	5	1200	1.1	5269

(1) Bircham y Hodgson, 1983; (2) Cordero, 1996; (3) Assuero, 1998; (4) Dufard, inédito; (5) Pueyo, 1996; Agnusdei y Mazzanti, 2001; (6) Rodríguez Palma *et al.*, 1999.

de individuos. En este contexto, Nelson (2000) señala que las gramíneas tienen una sobre oferta de yemas axilares y de macollos la cual es continuamente regulada de modo de ajustar la población a las condiciones ambientales y de manejo. De esta forma, el macollaje puede como una respuesta oportunista de las plantas a las fluctuaciones en la intensidad y calidad de la luz para mantener su crecimiento y competitividad en la pastura.

La Figura 5 muestra resultados de la evolución en la densidad de macollos de dos pasturas de festuca alta manejadas con diferentes sistemas de pastoreo: continuo, con una cobertura foliar que genera un "sombreo" promedio del orden del 50 a 60%, y rotativo, en el que se alcanza y luego se mantiene un "sombreo" casi total. Vale aclarar que la superioridad y estabilidad en la densidad promedio de macollos de la pastura bajo pastoreo continuo no solo es atribuible al menor "sombreo", sino también a la prevención del desarrollo reproductivo y, con ello, de los efectos deletéreos del mismo sobre el desarrollo y supervivencia de macollos.

Las leguminosas también presentan modificaciones morfológicas frente al nivel de sombreado de la pastura que influyen sobre su persistencia en pasturas mixtas. Trébol blanco, por ejemplo, es una especie con gran sensibilidad morfológica frente a este tipo de cambios. Al igual que lo que sucede en las gramíneas, en la medida que el follaje se hace más cerrado las plantas de trébol tienden a acomodar las hojas en los estratos superiores de la pastura alargando los pecíolos (Robin *et al.*, 1994). La forma adquirida expone a las plantas a una

remoción muy severa respecto de lo que ocurre en pasturas bajas o abiertas donde una alta proporción de hojas escapa al pastoreo (Schwining y Parsons, 1999). Esto, sumado al efecto perjudicial del sombreado sobre la producción de nuevos ejes (Robin *et al.*, 1994) explicaría, en gran medida, la baja abundancia de esta especie en pasturas consociadas laxamente defoliadas. La alfalfa también se caracteriza por presentar importantes modificaciones morfológicas frente a cambios en las condiciones de sombreado de la pastura. Se han registrado, por ejemplo, variaciones de alrededor de 500 a 1300 ejes.m⁻² para biomásas entre los límites de 5000 y 12000 kg MS.ha⁻¹ (Lemaire *et al.*, 1991).

Calidad nutritiva del forraje

La calidad nutritiva está fuertemente asociada a la estructura de la pastura y, por ende, a las alteraciones fotomorfogenéticas tratadas en la sección previa. Este tipo de respuestas biofísicas, las cuales son generales a todas las pasturas y cubiertas de plantas vasculares, ocurren aún en pasturas en estado vegetativo (Lemaire *et al.*, 1991; Lemaire y Allirand, 1993; Lemaire y Gastal, 1997).

No obstante ser bien conocido que las pasturas pierden calidad al pasar del estado vegetativo al reproductivo, o al acumular material muerto, los cambios de calidad nutritiva del forraje vegetativo han sido menos examinados. Estos son justamente los cambios de calidad que trataremos en la presente sección. A continuación se presentan algunos ejemplos sobre contenido de proteína bruta, pared celular o fibra detergente (FDN), y digestibilidad de la FDN y la MS.

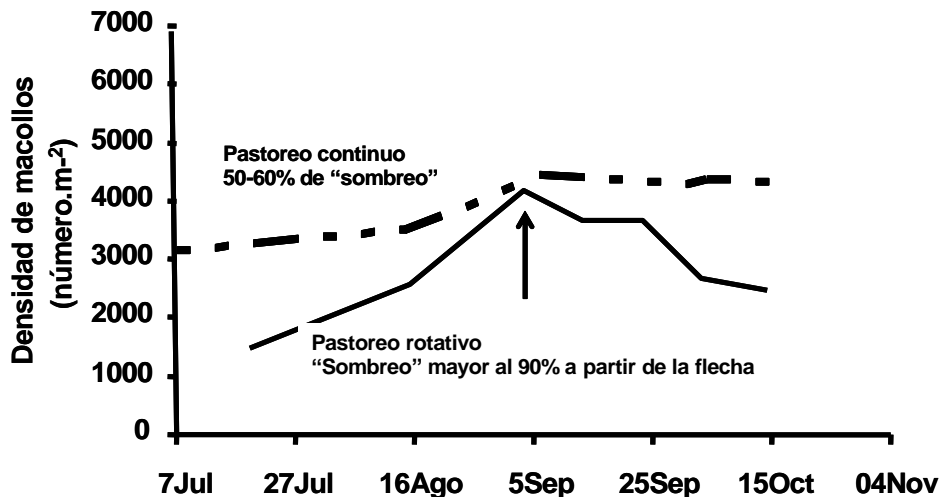


Figura 5. Evolución de la densidad de macollos en pasturas de festuca alta manejadas con diferentes sistemas de utilización. (Adaptado de: Lattanzi, 1998 y Assuero, 1998).

Contenido proteico del forraje al aumentar la biomasa. Al igual que la proporción de hojas (Figura 5), la concentración proteica de los tejidos vegetales decrece alométricamente con el aumento de la biomasa de forraje. Ello es así tanto en pasturas pobre, adecuada como excesivamente nutridas con N (Figura 6).

La caída del contenido proteico con el aumento de la biomasa acumulada refleja, obviamente, cambios en el contenido de N de la pastura. Este fenómeno, denominado dilución del N, es común a todas las especies forrajeras, y responde a dos

razones ecofisiológicas principales (Gastal y Lemaire, 2002):

Ambiente lumínico del canopy y distribución de N en las plantas. El N de las plantas se encuentra en su mayor parte conformando la enzima fotosintética, ubicándose preferentemente en las láminas de las hojas mejor iluminadas de la pastura. Cuando una pastura acumula biomasa por encima de determinado nivel, las láminas ubicadas en los estratos inferiores sombreados tienden a "desarmar" el aparato fotosintético y a redistribuir el nitrógeno que conforma las proteínas desde las

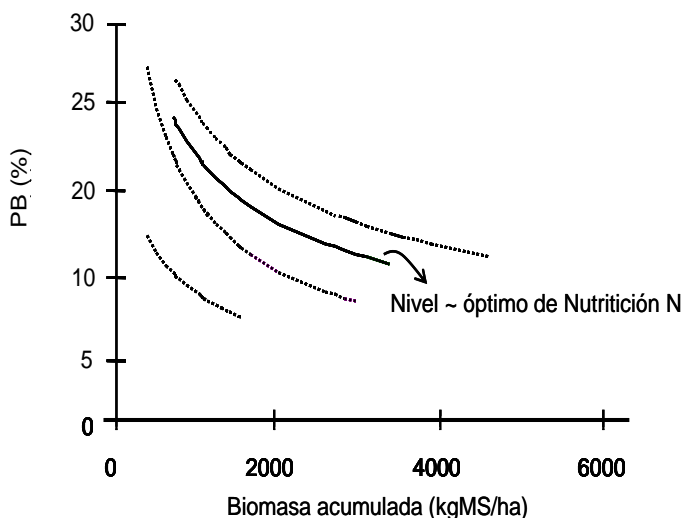


Figura 6. Relación entre el contenido de proteína bruta y la biomasa acumulada de forraje en pasturas de avena con diferentes niveles de nutrición nitrogenada. (Adaptado de Marino *et al.*, 2004).

hojas sombreadas hacia las que ocupan los estratos superiores (Charles-Edwards *et al.*, 1987). Esta redistribución interna del nitrógeno ha sido interpretada como una adaptación de las plantas que integran una pastura para eficientizar la función fotosintética del N.

En la medida en que la acumulación de biomasa aumenta, el contenido de tejido estructural de dicha biomasa (v.g., haces vasculares) aumenta en mayor proporción que los tejidos con actividad metabólica ligada al N (fracciones fotosintéticamente activas y tejidos meristemáticos).

La caída del contenido de N con el aumento de la biomasa de la pastura indica que, en la medida en que la pastura crece, el N se acumula progresivamente a menor tasa que el carbono (C). Dicho de otra forma, aumenta la inversión en C asimilado destinado a la construcción de estructuras de sostén, diluyendo el contenido de N de la biomasa.

Este fenómeno tiene diferentes implicancias entre especies. En las leguminosas, por ejemplo, el tejido de sostén (tallos) está separado del tejido metabólico (hojas). En las gramíneas, en cambio, las nervaduras (tejido de sostén) están presentes en todas las fracciones de la biomasa (láminas, vainas y tallos). Por tal razón, mientras en especies como alfalfa la dilución del N puede impactar poco en la calidad del forraje cosechado por los animales (aunque mucho en la calidad total y en la eficiencia de producción proteica de la pastura), en gramíneas éste fenómeno puede afectar sustancialmente dicha calidad.

Acoplar la defoliación al ritmo de recambio foliar. Los compuestos intracelulares de las hojas son los que le otorgan valor nutritivo para el ganado. Estos compuestos no permanecen siempre en los tejidos, sino que son movilizados o exportados hacia las hojas nuevas, una vez que la hoja adulta cumplió su ciclo de vida, como vía para recircular internamente el N.

La vida media foliar (VMF) representa el período máximo en que la hoja debería ser consumida antes de comenzar a morir. Desde un punto de

vista práctico la VMF equivale al lapso de tiempo entre la aparición de una hoja fuera del tubo de vainas y el inicio de su senescencia (Lemaire y Agnusdei, 2000). Cuando la VMF se expresa como Suma Térmica (ST, °Cd), su valor puede considerarse razonablemente estable a través del ciclo de crecimiento. La VMF es un carácter que presenta variaciones inter-específicas importantes (v.g., Lemaire y Chapman, 1996; Lemaire y Agnusdei, 2000; Lemaire *et al.*, 2009) que pueden afectar la dinámica de la calidad nutritiva entre diferentes gramíneas forrajeras.

En la Tabla 3 se muestran resultados de un estudio comparativo entre un cultivar tradicional de hojas rústicas de festuca alta ("rough-leaf fescue"), y otro moderno de hojas suaves ("soft-leaf fescue") (Insúa *et al.*, 2011 a y b). Uno de los resultados interesantes del trabajo fue encontrar un contraste importante en la velocidad de recambio foliar entre cultivares de una misma especie. La festuca de hojas rústicas presentó una VMF algo mayor a 600°Cd, lo cual significa que a una temperatura media de 15°C las hojas comenzarían a morir luego de aproximadamente dos meses (632°Cd / [15°C - 5°C] = 63d). El cultivar de hojas suaves, en cambio, presentó una VMF más corta, unos 500°Cd. O sea que, a la misma temperatura del ejemplo previo, la muerte foliar se anticiparía unas dos semanas respecto del cultivar de hojas rústicas.

$ST = (TMD - Tb) \times VMF$, donde TMD es la temperatura media diaria (°C), Tb es la temperatura base de crecimiento (4 a 5°C para la mayor parte de las gramíneas templadas), y VMF es la vida media foliar expresada en días.

Como se muestra en la Figura 7a, el contenido de FDN no cambió durante la VMF, manteniéndose en un nivel de 55%. Esto indica que ambos cultivares no difieren en "fibrosidad", tal como podría especularse.

Cumplida la VMF, en cambio, la FDN aumenta con el progreso de la senescencia. Aumento que obviamente no se debe a un proceso de deposición de MS (ello sólo ocurre cuando la hoja está creciendo

Tabla 3. Vida media foliar (VMF), número de hojas vivas y longitud foliar de cultivares de festuca alta de hojas rústicas y suaves. H1, H2, H3 indican hojas sucesivamente aparecidas durante el rebrote de la pastura (Insúa *et al.*, 2011b).

Cultivar	VMF (°Cd)	Número hojas vivas	Longitud foliar (cm)		
			H1	H2	H3
Hojas rústicas	632	3.3	13.5	22.2	36.0
Hojas suaves	490	2.5	14.2	25.5	35.4

y el meristema intercalar está activo), sino al incremento relativo de la FDN respecto de la fracción soluble (contenido celular) que es movilizaba de la hoja durante su senescencia. Una porción de estos compuestos solubles también es utilizada como sustrato por los microorganismos descomponedores de la MO.

Un aspecto consistente que hemos observado en nuestros estudios, los cuales abarcan gramíneas templadas y megatérmicas (Agnusdei *et al.*, 2009; Agnusdei y Di Marco, 2010; Ávila *et al.*, 2012), es que mientras el contenido de FDN no cambia durante la VMF (y por lo que se dijo antes, no podría esperarse que cambie), su digestibilidad (DFDN) generalmente disminuye marcadamente. En el caso del estudio que estamos usando como ejemplo, se observó que, al contrario de lo esperado, el cultivar de hojas suaves presenta una mayor tasa de caída de la DFDN que de hojas rústicas durante la VMF (Fig. 7b). Obsérvese que en el período de senescencia la pérdida de DFDN es muy abrupta en ambos cultivares, y además dicha pérdida se inicia antes en el cultivar de hojas suaves.

Los resultados comentados muestran que la VMF es un criterio especie/genotipo-específico que puede ser de gran utilidad para establecer pautas de defoliación orientadas a evitar pérdidas de material soluble por senescencia y reducciones marcadas en la DFDN. Volviendo al ejemplo, intervalos de pastoreo entre 350 y no más de 500°Cd para el cultivar de menor VMF, y unos de 600 en el de recambio más lento, serían los más aconsejables para mantener la calidad nutritiva en esta especie.

Importancia de controlar el largo foliar. El incremento del largo de lámina es otro factor que inc

pudo constatar una reducción significativa de la misma con el incremento del largo de las láminas (Fig 8a). Resultados equivalentes fueron observados en todos los estudios de calidad nutritiva que hemos realizado, tanto en gramíneas templadas como mega-térmicas (Agnusdei *et al.*, 2009; Agnusdei y Di Marco, 2010; Ávila *et al.*, 2012). De manera interesante, el largo de las hojas de las gramíneas es un carácter asociado al largo del tubo de vainas (Skinner y Nelson, 1995; Kavanová *et al.*, 2006) y, por ende, relativamente fácil de controlar a través del remanente que queda en la pastura luego del pastoreo.

Finalmente, la Figura 8b muestra la alta asociación entre DFDN y la digestibilidad aparente de la MS (DAMS), la buena calidad de las hojas en crecimiento, y como disminuyen la DAMS y la DFDN en las hojas en senescencia.

Las diferencias y analogías observadas entre cultivares de festucas ilustran sobre el impacto que pueden tener las variaciones morfogénicas sobre parámetros vinculados con la producción, la calidad y la eficiencia de utilización del forraje producido. El conocimiento de estos parámetros es importante para diseñar estrategias de manejo que permitan expresar el potencial de la especie como recurso alimenticio en distintos sistemas de producción animal.

Manejo del pastoreo

El manejo del pastoreo puede estar pensado desde el ángulo del animal exclusivamente, o desde una visión interfásica que busque adicionalmente optimizar el proceso de captura de radiación solar. En este contexto, podemos identificar dos pilares centrales para el manejo de los sistemas de

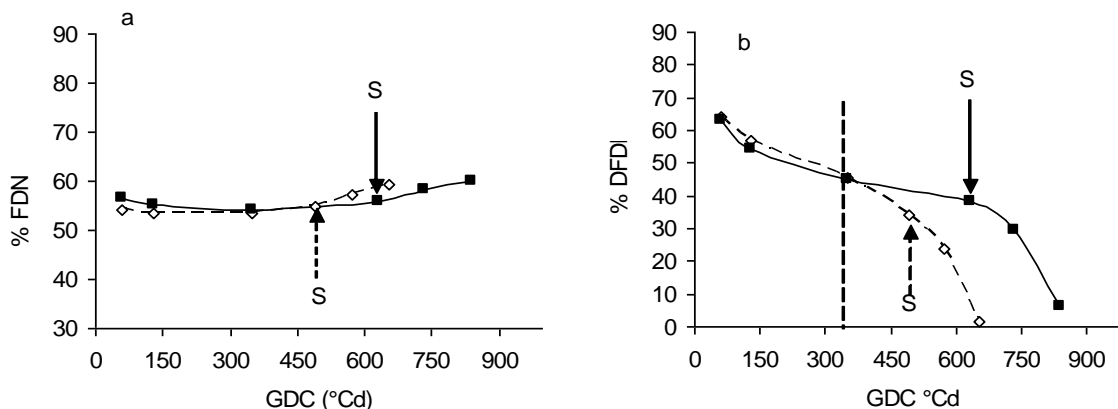


Figura 7. Variación de la FDN (a) y DFDN (b) durante la vida media foliar y la senescencia en cultivares de festuca alta de hojas rústicas (■) y suaves (◇). Las flechas muestran el comienzo del período de senescencia en ambos cultivares (Insúa *et al.*, 2012b).

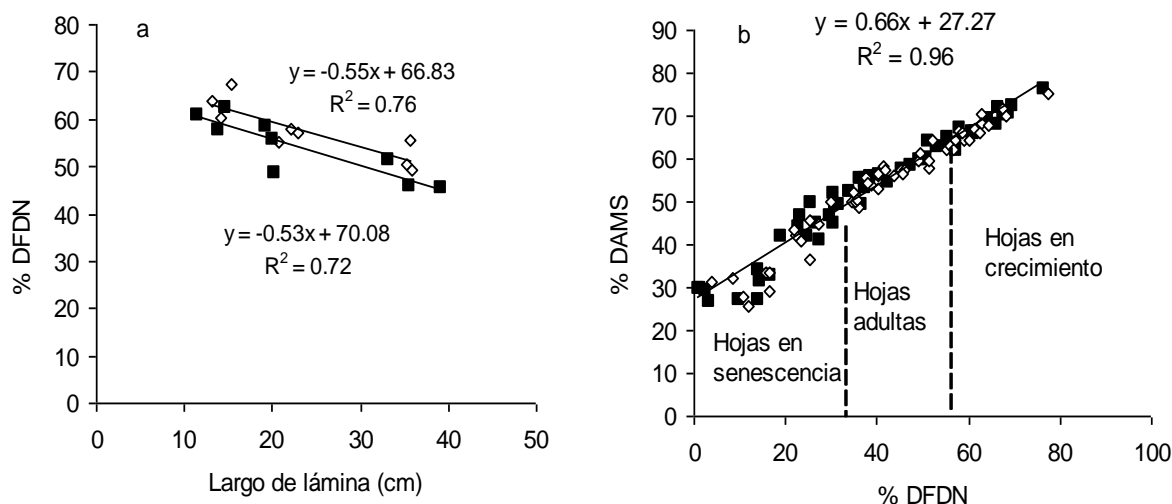


Figura 8. Relación entre el largo de lámina y la DFDN (a) y entre la digestibilidad aparente de la MS (DAMS) y la DFDN en láminas de cultivares de festuca alta de hojas rústicas (■) y suaves (◇) (Insúa, 2012)

Optimizar el balance entre una cosecha suficiente de láminas foliares que permita alimentar adecuadamente el ganado, y dejar una razonable cantidad de biomasa remanente (forraje no cosechado) que ayude a alcanzar con rapidez las máximas tasas de crecimiento de la pastura (Parsons, Chapman, 2000).

Ajustar la rotación de modo de evitar anticipaciones o retrasos que puedan afectar el estado fisiológico de las plantas, la estructura de la pastura y, por ende, la eficiencia y la productividad del sistema.

Biomasa remanente post-pastoreo y rebrote subsiguiente. Para acelerar el crecimiento de forraje luego del pastoreo es necesario dejar cierto remanente de láminas foliares. De ello depende que el proceso de captura de radiación no se interrumpa, evitando apelar a la movilización de reservas para sustentar el rebrote subsiguiente (Parsons y Chapman, 2000). Cuando el manejo del pastoreo es adecuadamente controlado, la senescencia de este material remanente constituye un "costo programado" cuya finalidad es favorecer el rápido crecimiento de nuevas hojas, reduciendo o anulando los tiempos de retardo hasta que se alcanzan las tasas máximas de crecimiento (Chapman *et al.*, 2011).

Las máximas tasas de crecimiento de forraje se alcanzan cuando la pastura (como cualquier cultivo) intercepta la mayor parte de la radiación solar incidente (80 a 95% RI), o sea, cuando el dosel se cierra casi completamente (Parsons, 1988). Sin embargo, no es conveniente mantener las pasturas

demasiado tiempo por encima del 95% RI dado que el sombreado tiende a generar efectos indeseables para la estructura de la pastura (v.g., raleo de plantas, caída de la relación lámina:vaina) (Matthew *et al.*, 2000; Lemaire y Gastal, 1997) que pueden afectar la respuesta animal y la "salud de la pastura".

Ajustar la duración de la rotación en base al recambio foliar. Las tasas máximas de crecimiento no se mantienen de manera indefinida, comienzan a decrecer una vez que hojas producidas al inicio del rebrote (luego del último corte o pastoreo) empiezan a morir. Así, cuando la frecuencia entre pastoreos sucesivos excede la VMF de las hojas que aparecieron con posterioridad al último pastoreo, la eficiencia de utilización de la pastura (Lemaire *et al.*, 2009) y la calidad nutritiva del forraje disponible (Di Marco y Agnusdei, 2010) se afectarán progresivamente.

Las gramíneas forrajeras templadas presentan diferencias interespecíficas en VMF que van desde una ST entre 200 a 300°Cd en especies de rápido recambio de hojas, como es el caso de *Bromus stamineus* (Berone *et al.*, 2008), *Chloris gayana* (Agnusdei *et al.*, 2009) y *Lolium perenne* (Davies y Thomas, 1983), hasta especies cuyo recambio foliar se entelentece prácticamente a la mitad, como es el caso de Agropiro (~400°Cd, Harkes, 2010) y festuca alta (550-600°Cd; Lemaire y Chapman, 1996; Insúa *et al.*, 2011).

El concepto de VMF ha sido efectivamente utilizado por Fulkerson y Donaghy (2001) para establecer recomendaciones de manejo basadas en el

número de hojas acumuladas en dicho lapso. Se trata de un criterio visual, denominado en inglés "leaf stage", que permite controlar el momento óptimo de ingreso de los animales en base al número de hojas acumuladas a partir del último pastoreo. En el caso de raigrás perenne este momento se ubica alrededor de las 2 a 3 hojas acumuladas (Fulkerson y Donaghy, 2001; Chapman *et al.*, 2011).

Resultados de producción animal

Esta última sección tiene por finalidad enmarcar algunos de los aspectos previamente tratados en un contexto de respuesta animal en condiciones de pastoreo.

El manejo adecuado del pastoreo es el elemento clave para aprovechar adecuadamente el forraje producido y lograr una producción animal exitosa. El aspecto más importante es el uso de la carga animal apropiada. La Tabla 4 muestra resultados de un ensayo de pastoreo de 4 años de duración con dos cultivares de festuca, uno Templado (cv El Palenque INTA) y otro Mediterráneo bajo condiciones de adecuada disponibilidad de P en el suelo (~15ppm). Las pasturas se pastorearon con novillitos de 170 a 200 kg de peso inicial y estuvieron manejadas de manera de mantenerlas continuamente en estado "juvenil", evitando que "se pasen" y que florezcan, generando así estructuras cespitosas y densas que favorecen la alta producción de forraje de calidad.

Se destaca las altas ganancias diarias de peso de los animales, con valores superiores a los 500 g, como también la producción animal de las pasturas, de unos 600 kg de peso vivo (PV)/ha. La carga promedio anual fue cercana a 3 animales/ha en ambas festucas, con variaciones entre los valores mínimos de invierno y los máximos de primavera que fueron de 2 a 4 animales/ha en el cultivar Mediterráneo y de 1.3 a 4.5 en el Templado.

En otro ensayo realizado sobre las mismas pasturas pudo verificarse que la corrección conjunta de deficiencias de P y N en la época fría mejoró significativamente la capacidad de carga de las

pasturas de festuca entre fin de invierno y principio de primavera respecto de los tratamientos en que sólo se agregó P (Tabla 5).

Un aspecto relevante a destacar son las cargas aplicadas en la festuca templada. Puede observarse que bajo condiciones de adecuada nutrición mineral las mismas fueron similares que en la festuca mediterránea. Estas cargas superaron adrede la capacidad de las pasturas en dicho momento, y tuvieron como propósito empezar el pastoreo lo más tempranamente posible a fin de invierno; ni bien se detectó que las tasas de crecimiento se aceleraron, de modo que las pasturas recibieran un pastoreo severo durante ese período. Esta medida, denominada "control temprano de la floración", es muy trascendente para la producción y persistencia de este tipo de cultivares de festuca, con alta vocación reproductiva respecto de las mediterráneas a estas latitudes. La medida tiene como objetivo restringir el desarrollo de los macollos inducidos durante el invierno, los cuales tienen el potencial para florecer y encañar durante la primavera. Cuando esto sucede masivamente, las pasturas progresan indefectiblemente hacia estructuras ralas y degradadas dominadas por matas de bajo valor forrajero.

Es importante destacar, que la aplicación de las medidas señaladas se ve muy facilitada cuando las pasturas inician su crecimiento rápidamente a fin de invierno, aspecto que está fuertemente determinado por la disponibilidad de agua y nutrientes en ese período. Los principales resultados esperables de la combinación entre rápido arranque a fin de invierno y la aplicación de las pautas aquí señaladas son:

- Evitar la pérdida de calidad del forraje en primavera, estabilizando la oferta de forraje de alta calidad cuando, de otra manera, las pasturas pasarían a estado reproductivo.
- Reducir o atenuar la muerte de macollos vegetativos que ocurre cuando las pasturas se pasan, logrando, de esta forma, pasturas densas de alta foliosidad.

Tabla 4. Medias de parámetros productivos de novillitos pastoreando dos cultivares de festuca bajo condiciones óptimas de manejo y niveles moderados de fertilidad edáfica (ver texto) en Balcarce Pcia. Bs.As.. (Adaptado de Lattanzi *et al.*, 2007).

Ganancia de peso vivo y carga animal	Festuca alta cv Templado	Festuca alta cv Mediterráneo
Otoño/invierno (g/d)	564	528
Primavera (g/d)	904	782
Verano (g/d)	616	555
Por hectárea (kg / año)	653	576
Carga (animales/ha)	2.7	2.7

Tabla 5. Parámetros productivos de novillitos pastoreando entre mitad de Julio y Octubre dos cultivares de festuca, bajo condiciones óptimas de manejo del pastoreo y diferentes niveles de disponibilidad de P y N en Balcarce Pcia. Bs.As, (recalculado de Assuero *et al.*, 1997).

Carga animal y ganancia de peso vivo	Festuca alta 20P - 0N	cv Templado 20P - 100N	Festuca alta 20P - 0N	cv Mediterráneo 20P - 100N
Carga (animales/ha)	1.8	3.5	2.5	3.8
Ganancia en 80 d (kg PV/ha)	148	264	202	320

20P indica 20 kgP/ha aplicados en otoño como SFT; 0N y 100N indican 0 y 100 kgN/ha aplicados 40% en otoño y 60% a fin de invierno como urea.

- Evitar la muerte de raíces que ocurre en los macollos que florecen.

- Economizar agua edáfica minimizando su utilización en la producción de fracciones de bajo valor forrajero como vainas y tallos.

- Aumentar la probabilidad de supervivencia de macollos durante el verano y favorecer el arranque temprano del crecimiento de otoño.

En los dos ensayos comentados previamente se constató una muy clara complementariedad en los ciclos de crecimiento de estos materiales. Esto es, el cultivar Mediterráneo supera al Templado en invierno y lo contrario ocurre en primavera (Figura 9).

La inclusión de leguminosas en pasturas de festuca puede jugar un rol clave en las cadenas forrajeras, extendiendo el aporte primavero-estival de estas pasturas. En ensayos realizados en Balcarce pudo verificarse que una mezcla de festuca con lotus es capaz de sostener una carga animal 20 a 30% mayor en pleno verano respecto de una mezcla con trébol blanco (Miñón *et al.*, 1990).

Cabe señalar, finalmente, que el diseño de cadenas forrajeras que permitan complementar las variaciones estacionales de la oferta de forraje de las pasturas perennes es imprescindible para lograr usar de manera eficiente el forraje producido, como también para hacer frente a las incertidumbres asociadas al clima y dar mayor flexibilidad a los sistemas ganaderos.

Comentarios finales

En este artículo hemos presentado una serie de evidencias experimentales que reafirman el potencial productivo de las pasturas perennes, tanto en cantidad, calidad nutritiva como en términos de respuesta animal. Se usó para ello ejemplos de pasturas típicas de ambientes marginales, mayormente festuca alta. En la práctica, sin embargo, los sistemas productivos están muy lejos de los estándares alcanzables por este tipo de recursos. La aplicación de pautas de manejo de base ecofisiológica puede ser una pieza clave para achicar esta brecha.

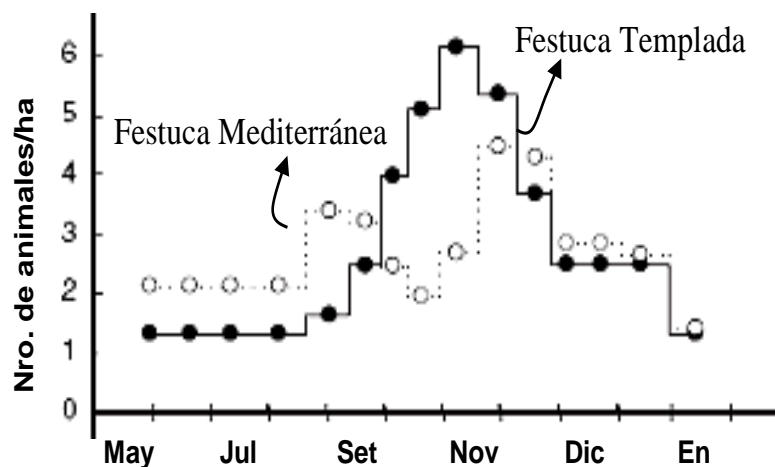


Figura 9. Diferencias en capacidad de carga animal (Nro. de animales/ha) de pasturas de Festuca alta tipo templado (cv. El Patenque) y Mediterráneo (Adaptado de Latorzi *et al.*, 2007).

Literatura Citada

- Agnusdei, M. G., F. R. Nanning, O. N. Di Marco y M. S. Aello. 2009. Variaciones de calidad nutritiva durante el crecimiento vegetativo de gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar (*Chloris gayana* y *Digitaria decumbens*). *Rev. Arg. Prod. Anim.* 1:13-25.
- Agnusdei, M. G., M. R. Colabelli y R. C. Fernandez Grecco, 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *Boletín Técnico* N° 152. CERBAS, INTA EEA Balcarce. 16 p.
- Agnusdei, M. G., S. G. Assuero, F. A. Lattanzi, and M. A. Marino. 2010. Critical N concentration can vary with growth conditions in forage grasses: implications for plant N status assessment and N deficiency diagnosis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems.* 88:215-230.
- Assuero, S. G. 1998. Mediterranean and temperate tall fescues: physiological and morphological responses to water deficit, and the effect of nitrogen on winter and early-spring field performance under grazing. PhD Thesis, Massey University, New Zealand.
- Assuero, S. G., A. E. Mazzanti, M. H. Wade, C. Matthew y J. Hodgson. 1997. Producción animal de festuca alta de diferente origen en respuesta a la fertilización nitrogenada. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 17(Sup. 1):163-164.
- Ávila, R., O. N. Di Marco, M. G. Agnusdei y C. Mayoral. 2010. Calidad nutritiva de gramíneas megatérmicas en estado vegetativo. I. Efecto del envejecimiento y largo foliar en láminas de *Chloris gayana* y *Cenchrus ciliaris*. *Rev. Arg. Prod. Anim.*, 30:1-13.
- Ávila, R., O. N., Di Marco y M. G. Agnusdei. 2011. Calidad nutritiva de láminas de *Chloris gayana* en estado vegetativo. Efecto de la reducción del tamaño foliar y el envejecimiento. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* 20(1-2):17-27.
- Belanger, G., F. Gastal, and G. Lemaire. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Sci.* 32:1371-1376.
- Berone, G., F. A. Lattanzi, M. G. Agnusdei, and N. Bertolotti. 2008. Growth of individual tillers and tillering rate of *Lolium perenne* and *Bromus stamineus* subjected to two defoliation frequencies in winter in Argentina. *Grass Forage Sci.* 63:504-512
- Bircham, J. S. and J. Hodgson. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass Forage Sci.* 38:323-331.
- Chapman, D. F., J. Tharmaraj, M. G. Agnusdei, and B. Dow. 2012. Regrowth dynamics and grazing decision rules: further analysis for dairy production systems based on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) pastures. *Grass Forage Sci.* 67:77-95.
- Charles-Edwards, D. A., H. Stutzel, R. Ferraris, and D. F. Beech. 1987. An analysis of spatial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within a canopy. *Annals Botany.* 60:421-426.
- Cordero, J. J. 1996. Dinámica del crecimiento y eficiencia de utilización de una pastura de *Festuca arundinacea* Schreb. bajo pastoreo continuo de ovinos. Tesis M. Sc., Universidad Nacional Mar del Plata. 81 p.
- Davies, A. and H. Thomas. 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants to soil temperature and solar radiation. *Ann. Bot.* 57:591-597.
- Di Marco, O. N. and M. G. Agnusdei. 2010. Plant morphogenetical plasticity in response to sward height can modify fibre digestibility in C3 (*Thinopyrum ponticum*) and C4 grass species (*Chloris gayana*). In: C. F. Machado, M. H. Wade, S. C. Da Silva, M. G. Agnusdei, P. de Faccio Carvalho, S. Morris, W. Beskow. (Eds.) An overview of research on pastoral-based systems in the southern part of South America. Tandil: Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. I:18-28
- Fulkerson, W. J. and D. J. Donaghy. 2001. Plant soluble carbohydrate reserves and senescence-key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: A review. *Aust. J. Exp. Agric.* 41:261-275.
- Gastal, F. and G. Lemaire, 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *J. Exp. Botany.* 53:789-799.
- Harkes, 2011. Calidad de láminas de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*): Efecto de la edad y reducción dl largo foliar por defoliación. Tesis M Sc., Universidad Nacional Mar del Plata.
- Insua, J. R. 2011. Calidad nutritiva de hojas de dos cultivares de *Festuca arundinacea*. Tesis MSc., Universidad Nacional Mar del Plata. 53 p.
- Insua, J. R., M. G. Agnusdei y O. H. Di Marco. 2012. Calidad nutritiva de láminas de dos cultivares de festuca alfa (*Festuca arundinacea* Schreb.) *Rev. Invest. Agropec. (RIA)* 38:190-195.
- Kavanová, M., A. A. Grimoldi, F. A. Lattanzi, and H. Schnyder. 2006. Phosphorus nutrition and mycorrhiza effects on grass leaf growth. P status- and size-mediated effects on growth zone kinematics. *Plant, Cell Environ.* 29:511-520.
- Lattanzi, F. A. 1998. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de festucas de tipo templado y mediterráneo. Tesis MSc., Universidad Nacional Mar del Plata. 116 p.

- Lattanzi, F. A., A. Mazzanti, and M. H. Wade. 2007. Seasonal animal production of temperate and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Aust. J. Agric. Res.* 58:203-213.
- Lemaire, G., B. Onillon, G. Gosse, M. Chartier, and J. M. Allirand. 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. *Annals Botany.* 68:483-488.
- Lemaire, G. and F. Gastal. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: G. Lemaire (Ed.) *Diagnosis on the nitrogen status in crops.*: Springer-Verlag Heidelberg. p. 3-43.
- Lemaire, G. et J. M. Allirand. 1993. Relation entre croissance et qualité de la luzerne: Interaction genotype-mode d'exploitation. *Fourrages*, 134:183-198.
- Lemaire, G. and M. G. Agnusdei. 2000. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. En: G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger, P. C. de F. and Carvalho. (Eds.) *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology.* CABI, Oxon. pp.265-287
- Lemaire, G. and D. Chapman. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: J. Hodgson and A. W. Illius (Eds.) *The ecology and management of grazing systems.* CAB International, UK. pp. 33-36.
- Lemaire, G., S. C. Da Silva, M. G. Agnusdei, M. H. Wade, and J. Hodgson. 2009. Defoliation frequency and leaf life span, two parameters for optimising herbage use efficiency in grazing systems. A review. *Grass Forage Sci.* 64:341-353.
- Marino, M. A. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento invierno-primaveral, la composición química y la calidad de forraje de Avena sativa y *Lolium multiflorum*. Tesis M Sc., Universidad Nacional Mar del Plata.
- Marino M. A., A. Mazzanti, S. G. Assuero F. Gastal H. E. Echeverría, and F. Andrade. 2004. Nitrogen dilution curves and nitrogen use efficiency during winter spring growth of annual ryegrass. *Agron. J.* 96:601-607.
- Marino M. A., M. Cassanello M. G. Agnusdei y H. E. Echeverría. 2002b. Crecimiento invierno-primaveral de festuca alta bajo diferente ambiente radiativo. 2. Respuesta a la fertilización fosfatada. *Rev. Arg. Prod. Animal.* 22(Supl 1):178-179.
- Marino, M. A. y M. G. Agnusdei. 2007. Manejo estacional del suministro de nitrógeno en pasturas de festuca alta: Crecimiento y eficiencia de uso de recursos. XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal, Cuzco, Perú. CD.
- Marino, M.A., M. Cassanello, M. G. Agnusdei y H. E. Echeverría. 2002a. Crecimiento invierno-primaveral de festuca alta bajo diferente ambiente radiativo. 1. Condiciones nutricionales no limitantes. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 22(Sup. 1):177-178.
- Matthew, C., S. G. Assuero, C. K. Black, N. R. Sackville Hamilton. 2000. Tiller dynamics of grazed sward. In: G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P. C. de F. Carvalho, C. Nabinger (Eds.). *Grassland Ecophysiology and grazing ecology.* CAB International. U. K. pp. 127-150.
- Miñon, D., G. Sevilla, L. Montes, O. Fernández, R. Refi. 1990. *Lotus tenuis* y *corniculatus*: leguminosas forrajeras para la pampa deprimida. *Bol. Téc. N° 98.* CERBAS. INTA, Estación Experimental Agropecuaria Balcarce. 15 p.
- Nelson, C. J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. In: G. Lemaire; J. Hodgson, A. de Moraes; P. C. de F. Carvalho, and C. Nabinger. (Eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology.* CAB International. pp. 101-126.
- Parsons, A. J. 1988. The effects of season and management on the growth of grass swards. In: M. B. Jones and A. Lazenby. (Eds.) *The Grass Crop: The Physiological Basis of Production.* Chapman and Hall, London. pp. 129-177.
- Parsons, A. J. and D. F. Chapman. 2000. The principles of pasture growth and utilisation. In: A. Hopkins (Ed.) *Grass: its production and utilisation*, (3rd Ed.), British Grassland Society. Blackwells Scientific Publications. Reading. p. 3.
- Parsons, A. J., G. R. Edwards, P. D. C. Newton, D. F., Chapman, J. R. Caradus, S. Rasmussen, and J. S. Rowarth. 2011. Past lessons and future prospects: plant breeding for yield and persistence in cool-temperate pastures. *Grass Forage Sci.* 66:153-172.
- Pueyo, D. J. 1996. Dinámica del crecimiento y la utilización en un pastizal natural de la Pampa Deprimida. Tesis M Sc., Universidad Nacional Mar del Plata. 100 p.
- Robin, C. H., M. J. M. Hay, P. C. D. Newton, D. H. Greer. 1994. Effect of light quality (Red:Far red ratio) at the apical bud of the main stolon on morphogenesis of *Trifolium repens* L. *Annals Botany.* 74:119-123.
- Scheneiter, J. O. 2007. Mezclas forrajeras perennes templadas. Producción, calidad y manejo. En: Reunión anual sobre forrajeras. Novedades en

- mejoramiento genético y producción de pasturas. Pergamino, 16 de Noviembre. 7 pp.
- Scheneiter, J. O. y E. M. Pagano. 1998. Producción de forraje y composición botánica en pasturas mixtas de festuca y trébol blanco fertilizadas con nitrógeno. *Rev. Tecnol. Agropecuaria*, III:10-14.
- Scheneiter, J.O. S. A. Fontana, 2002. Producción y calidad de forraje de pasturas puras y en mezcla de festuca alta (*Festuca arundinacea* Schreb) y trébol blanco (*Trifolium repens* L.). *Rev.Tecnol. Agrope.* VII:42-46.
- Schwinning, S. and A. J. Parsons. 1999, The stability of grazing systems revisited: spatial models and the role of heterogeneity. *Functional Ecology* 13:737-747.
- Skinner, R.H. and C. J. Nelson. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:4 -10.