

Influencia de las malezas sobre el establecimiento y valor nutritivo
de pasturas con distinta relación anuales/ perennes

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Producción Animal*

Agustina Lavarello Herbin
Ingeniera Agrónoma-Universidad de Buenos Aires-2010



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Facultad de Ciencias Veterinarias
Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Rodolfo Ángel Golluscio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magíster en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-directora de tesis

Adriana Mabel Rodríguez

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Magíster en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

María Alejandra Marino

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Magister en Producción Animal (Universidad Nacional de Mar del Plata)

JURADO

Antonio Guglielmini

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magíster en Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Jorge Omar Scheneiter

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Morón)

Maestría en Producción Animal (Universidad Nacional de Mar del Plata).

Fecha de defensa de la tesis: 6 de junio de 2019

AGRADECIMIENTOS

Al INTA por darme la posibilidad de seguir formándome y aprendiendo de lo que más me gusta.

A mi abuelo Fernando, por ser el primero y por mucho tiempo el único en apoyarme en este sueño. Tata, ojalá estés mirándome contento desde arriba.

Al Pájaro, por seguir acompañándome siempre y por cada uno de sus consejos, tanto los relacionados con la tesis como aquéllos que me dio sobre la vida. Pienso que seguir al lado de alguien cuando las cosas salen bien es fácil, pero seguir estando cuando las cosas no salen como deberían, marca la calidad de las personas. GRACIAS.

A mamá, por todo su esfuerzo en sacarnos adelante.

A mi gran amiga Anahí Vaca por todas las buenas y las pálidas. Gracias por traerme cabeza cuando yo ya no la tenía.

A mi hermana Mercedes por ir y venir estoicamente con correcciones hacia y desde el Decanato sin quejarse nunca.

A Adriana Rodríguez, por acoplarse generosamente a este par y contribuir a que yo pudiera seguir mi camino.

A mi jefe, Raúl A. Pérez, por compartir generosamente sus experiencias conmigo y dejarme una enseñanza detrás de cada uno de ellas.

A Guido Prividera, por cada una de nuestras conversaciones.

A Gonzalo Erquiaga, por estar siempre ahí, siempre atento.

A las chicas del cyber, por tantas horas.

A Magdalena Druille por tantas buenas conversaciones en el medio de tantas risas.

A Nati Forneris, por ayudarme a echar luz donde a mí se me hacía un agujero negro.

A la Escuela de Educación Especial N°37 “Francisco Gatti” por ayudarme con las estacas y los carteles para mi ensayo.

A Patricia Del Fueyo del Laboratorio de Semillas de la Facultad de Agronomía de la UBA por compartir generosamente su conocimiento y al Laboratorio en pos de esta tesis.

A Mario Suárez por ayudarme desinteresadamente a sembrar y a hacer los censos.

Al Laboratorio de Nutrición Animal de FAUBA por el servicio de los análisis de las muestras.

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución”.

ÍNDICE GENERAL

Capítulo 1: Introducción General	1
Introducción	2
El problema	2
Marco teórico y antecedentes	5
Importancia de las pasturas en Argentina	5
La competencia en las pasturas	6
El control de las malezas	8
Número vs peso de macollos: trade-off de las gramíneas forrajeras	11
Efecto del enmalezamiento sobre el valor nutritivo de las pasturas	13
Objetivos y predicciones	15
Capítulo 2: Impacto de las malezas sobre el establecimiento de las pasturas templadas	17
Introducción	18
Materiales y métodos	22
Sitio de estudio	22
Diseño del experimento	23
Recolección de la información	23
Análisis Estadístico	25
Resultados	26
Productividad primaria neta aérea (PPNA)	28
Densidad y peso de macollos de gramíneas	30
Discusión	35
Conclusiones	38
Capítulo 3. Impacto de las malezas sobre el valor nutritivo de las pasturas templadas	41
Introducción	42
Materiales y métodos	45
Resultados	48

Efecto directo	48
Efecto indirecto	49
Efecto neto	51
Discusión	54
Conclusiones	57
Capítulo 4: Conclusiones generales	58
Referencias	63

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla 2.1. Coeficiente de determinación de las regresiones (R^2), resultados del ANOVA (F y p) e intervalos de confianza para los parámetros del modelo hiperbólico, con la biomasa de malezas como variable regresora	27
Tabla 2.2. Parámetros, coeficientes de determinación (R^2) y resultados del ANOVA (F y p) del modelo hiperbólico obtenido a partir de la regresión múltiple utilizando los días desde la siembra (dds), la biomasa de malezas (bmzas) y su interacción.	33
Anexo 1. Coeficiente de determinación (R^2), resultados del ANOVA (F y p) para las variables analizadas, en función de las densidades sembradas y logradas y la biomasa de malezas.	40
Tabla 3.1. Cociente entre la PPNA ($\text{KgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) y la PB (%) estimadas a partir de la regresión para cada especie x diseño, entre la máxima biomasa observada de malezas (y_1) y la ausencia de malezas (y_0)	53

ÍNDICE DE FIGURAS

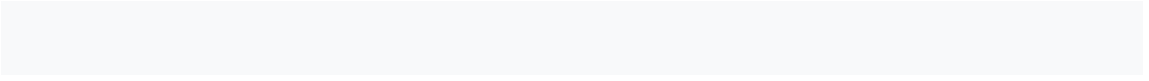
Figura 2.1. Temperaturas medias, mínimas y máximas promedio diarias entre la emergencia de las plántulas y la cosecha de plantas	22
Figura 2.2. Productividad primaria neta aérea de Láminas, Vainas y Láminas + Vainas para <i>Bromus wildenowii</i> Kunth + <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Bromus wildenowii</i> Kunth y <i>Dactylis glomerata</i> , según el modelo hiperbólico, utilizando la biomasa de malezas como variable regresora	29
Figura 2. 3. Densidad de macollos (número.m ⁻²) totales, de <i>Bromus wildenowii</i> Kunth y de <i>Dactylis glomerata</i> y su peso (g. macollo ⁻¹) promedio de las dos especies, de <i>Bromus wildenowii</i> Kunth y de <i>Dactylis glomerata</i> en función de la biomasa de malezas	31
Figura 2.4. Densidad de macollos (N°.m ⁻²) en función del tiempo y la biomasa de malezas	34
Figura 3.1. Efecto directo de la densidad de malezas sobre el contenido de proteína bruta (PB) y la Fibra soluble en detergente neutro (FDN)	49
Figura 3.2. Contenido de FDN (%) y PB (%) por especie (Bw o Dg) y para cada diseño (>Bw ó >Dg) con la biomasa de malezas como covariable.	50
Figura 3.3. Efecto indirecto de la biomasa de malezas sobre la producción de biomasa de Bw y Dg sobre la proporción de Dg	51
Figura 3.4. Efecto neto de las malezas sobre el contenido de Proteína	

bruta (PB) y de Fibra soluble en Detergente Neutro (FDN).	52
Figura 3.5. Efecto neto de las malezas sobre el contenido de Proteína Bruta (PB) y sobre el contenido de Fibra soluble en Detergente Neutro (FDN), ambos expresados en gramos/m ²	53
Figura 3.6. Evolución del %PB y %FDN en función de la PPN de Bw y Dg	54
Figura 4.1. Esquema resumen de los efectos encontrados de la densidad de malezas y la proporción de anuales/perennes sobre la persistencia, productividad primaria neta (PPNA) y valor nutritivo del forraje	62

RESUMEN

Aunque crece el interés por reducir la aplicación de herbicidas, su uso en sistemas pastoriles aumentó al ritmo de la intensificación ganadera. Se analizó el impacto de las malezas sobre la productividad, persistencia y valor nutritivo de especies forrajeras en establecimiento. Se sembraron 24 parcelas de 1,5 m², en un arreglo factorial de 2 densidades relativas de *Bromus willdenowii* (Bw, anual) y *Dactylis glomerata* (Dg, perenne) × 4 densidades de una maleza anual invernal (n=3). Las variables de respuesta fueron producción primaria neta aérea (PPNA), densidad de macollos y contenidos de fibra soluble en detergente neutro (FDN) y proteína bruta (PB). La productividad y la persistencia se analizaron mediante modelos hiperbólicos. El efecto sobre la calidad del forraje se analizó asumiendo que el efecto neto de las malezas resulta de la combinación de su efecto directo sobre la concentración de PB y de FDN de ambas componentes de la pastura y de su efecto indirecto sobre la importancia relativa de ambas. Las malezas produjeron: (1) Una reducción en la productividad y la persistencia de las dos especies; (2) Un mayor efecto sobre la productividad y la persistencia de la pastura, y de Dg en particular, cuando dominaba Bw; (3) Un efecto directo y positivo sobre el contenido de PB de Bw, cuando dominaba Dg; (4) Ningún efecto sobre la proporción Dg/ Bw; (5) Un efecto neto positivo sobre la PB de las pasturas cuando dominaba Dg. En síntesis, las pasturas con menos Bw fueron más persistentes y productivas gracias al mayor aporte de Dg y también mostraron una mayor concentración de PB probablemente porque la concentración de N aumenta a medida que disminuye la PPNA (ley de dilución del N). En el futuro, resultaría interesante conocer el efecto de las malezas sobre las pasturas luego del establecimiento.

Palabras clave: *Bromus willdenowii*Kunth, *Dactylis glomerata*, productividad, persistencia, calidad de forraje.



SUMMARY

Although there is growing interest in reducing herbicides application, its use in pastoral systems increased at the rate of livestock intensification. The impact of weeds on productivity, persistence and nutritional value of forage species in establishment was analyzed. 24 plots of 1.5 m² were sowed in a factorial arrangement of 2 relative densities of *Bromus willdenowii* (Bw, annual) and *Dactylis glomerata* (Dg, perennial) × 4 densities of an annual winter weed (n = 3). The response variables were aerial net primary production (PPNA), density of tillers and soluble fiber contents in neutral detergent (NDF) and crude protein (PB). Productivity and persistence were analyzed using hyperbolic models. The effect on the quality of the forage was analyzed assuming that the net effect of the weeds results from the combination of its direct effect on the concentration of PB and NDF of both components of the pasture and its indirect effect on the relative importance of both. Weeds produced: (1) A reduction in productivity and persistence of the two species; (2) A greater effect on the productivity and persistence of the pasture, and of Dg in particular, when Bw dominated; (3) A direct and positive effect on the PB content of Bw, when Dg dominated; (4) No effect on the Dg / Bw ratio; (5) A positive net effect on the PB of the pastures when Dg dominated. In summary, the pastures with less Bw were more persistent and productive thanks to the greater contribution of Dg and also showed a higher concentration of PB probably because the concentration of N increases as the PPNA (law of dilution of N) decreases. In the future, it would be interesting to know the effect of weeds on pastures after establishment.

Key words: *Bromus willdenowii* Kunth, *Dactylis glomerata*, productivity, persistence, nutritive quality.

Capítulo 1.
Introducción general

INTRODUCCION

El problema

Las malezas afectan seriamente a las comunidades vegetales y tienen un fuerte impacto sobre los niveles tróficos superiores (Tozer et al., 2008). Estas especies son ciertamente tan antiguas como la agricultura: los agricultores se percataron desde el principio que esas especies que no habían sembrado interferían con el crecimiento del cultivo que ellos pretendían producir (Ghersa et al., 2000). Este reconocimiento resultó en la coevolución de los agroecosistemas y el manejo de malezas (Ghersa et al., 1994 a). La introducción de los herbicidas en los sistemas agrícolas y su eficiencia en mantener cultivos relativamente libres de la competencia de las malezas alentó la idea de la erradicación de malezas (Ghersa et al., 2000). Sin embargo, fue rápidamente evidente que la erradicación de malezas no era un objetivo razonable (Ghersa et al., 2000). De hecho, los niveles de infestación no se han reducido a los niveles esperados, sino que el uso continuo de herbicidas resultó en la aparición de malezas resistentes y en la contaminación ambiental en Australia, Europa y Estados Unidos (Mortimer y Maxwell, 1994) y América Latina (Vila-Aiub et al., 2008). Sumado a esto, a partir de mediados de la década de los 90, en un contexto de caída en los precios internacionales de los productos agrícolas, los productores comenzaron a ver comprometida su rentabilidad (Piñeiro et al., 2017). En este nuevo escenario se han utilizado conocimientos ecológicos para proponer métodos de control de malezas que reduzcan la dosis y la frecuencia de aplicación de herbicidas (e.g.; Ghersa et al., 1990). Este proceso implica un cambio de paradigma, de la difusión o transferencia de tecnología referida exclusivamente al control químico de malezas a la capacitación ecológica como concepto liberador para el manejo de malezas (Viglizzo, 1994).

El avance de la agricultura ha generado una serie de cambios en la práctica de la actividad ganadera. Muchas de las regiones que hoy son casi exclusivamente

productoras de grano, hace unos pocos años eran identificadas como agrícola-ganaderas o incluso ganadera-agrícolas ganaderas. Aunque la mayor parte de estos cambios se concentraron en la región pampeana, la transformación productiva alcanzó en mayor o menor medida a todas las regiones argentinas con aptitud agrícola (Satorre, 2005). Una de sus principales consecuencias ha sido el reordenamiento territorial de la ganadería y la reducción de la superficie destinada a esta actividad, especialmente en los campos de invernada. Este proceso ha impulsado, por un lado, una mayor intensificación en la ganadería, y por otro la concentración de la hacienda y el aumento de la carga animal en las áreas que quedan disponibles (Paruelo et al., 2005; 2006).

Las pasturas pueden jugar un rol estratégico en el contexto de intensificación ganadera descripto por cuanto son mucho más sustentables ambientalmente que alternativas productivas, basadas en una alta proporción de insumos externos (e.g. suplementación a corral con alimento balanceado). Si bien se ha generado mucha información sobre varios de los factores que afectan la productividad y/o persistencia de las pasturas, aún es escasa la información acerca del impacto de las malezas sobre dichas variables (Tozer et al., 2011b) o sobre la calidad forrajera de las pasturas (e.g. Lin et al., 2001).

La intensificación ganadera asociada a la expansión de la agricultura ha favorecido la expansión del control químico de malezas en sistemas ganaderos (Frank y Viglizzo, 2010). El uso de herbicidas en pastizales naturales se encuentra difundido desde fines del siglo XX (e.g. Packard y Mutel, 1997) para promover la producción de especies invernales como *Lolium multiflorum* (Rodríguez y Jacobo, 2010) o especies estivales como *Lotus spp.* (e.g. Represa et al., 2014). Aunque en Argentina las pasturas cultivadas suelen ser infestadas por malezas, su control químico no ha sido una práctica generalizada como en cultivos agrícolas (Montoya et al., 1999). Sin embargo, desde 1980 se ha producido un incremento en el uso de herbicidas en pasturas (Montoya et al.,

1999). Por ejemplo, sobre 750.000 ha de pasturas en la provincia de La Pampa, el área tratada con herbicidas alcanzó 120.000 has en implantación y 235.000 has en pasturas de más de un año (Montoya et al., 1999), superficie que ha seguido incrementándose a lo largo de los años. Por lo general, el manejo químico de malezas en pasturas consiste en la aplicación de glifosato y paraquat durante el barbecho y diflufenican ($50-70 \text{ cm}^3/\text{ha}$) y flumetsulam ($200 \text{ a } 300 \text{ cm}^3/\text{ha}$) durante la pre-emergencia, mientras que las aplicaciones postemergentes están reguladas por el tipo, tamaño y nivel de infestación de malezas (Montoya et al., 1999).

Las estrategias disponibles de manejo de malezas en pasturas a través del uso de herbicidas parecen copiar los métodos utilizados en la agricultura, que no necesariamente tienen que resultar los adecuados para las pasturas (Kemp, 1996). De hecho, en términos reales la erradicación de las malezas en pasturas no es viable por la presencia de bancos de semillas persistentes, entre otros motivos (Dodd, 1990). En este marco, resulta necesario definir las densidades de malezas a partir de las cuales la productividad, la persistencia y el valor forrajero de las pasturas se reduce a tal punto que resulte perjudicial para el sistema ganadero (Montoya y Rodríguez, 2013). Esto permitiría reducir el uso de herbicidas al mínimo indispensable o, en el mejor de los casos, evitar su uso sin afectar la productividad, la persistencia ni el valor nutritivo de las pasturas. Es necesario generar conocimientos acerca de los mecanismos a través de los cuales las malezas compiten con las pasturas y logran persistir en las mismas para desarrollar alternativas integrales que estimulen a las especies sembradas y al mismo tiempo minimicen la incidencia de las espontáneas (Kemp, 1996).

Esta tesis busca dar respuesta al siguiente interrogante: ¿Cómo afecta la densidad de malezas de crecimiento otoño-invierno-primaveral (OIP) al establecimiento, la productividad y el valor nutritivo de pasturas templado-húmedas con distinta proporción de gramíneas forrajeras anuales y perennes?

Marco teórico y antecedentes

Importancia de las pasturas en Argentina

El término “pastura” se define como la comunidad vegetal donde los árboles están ausentes o sólo presentes de manera esporádica y donde predominan las especies herbáceas (no leñosas), especialmente las gramíneas o pastos (Carillo, 2003).

En la región Pampeana húmeda de nuestro país, la baja disponibilidad forrajera desde fines del otoño hasta principios de la primavera es la principal limitante de la producción ganadera de los sistemas pastoriles. Ante esta situación, la inclusión de especies de ciclo otoño-inverno-primaveral (OIP) en la cadena forrajera constituye una estrategia de manejo que permite corregir dicho déficit forrajero invernal (Scheneiter y Rosso, 2005). Estas especies son también utilizadas como cultivos de cobertura, a fin de reducir la erosión, favorecer el balance de agua y mejorar el aporte de materia orgánica y nitrógeno a los suelos (e.g. Strock et al., 2004). Las especies forrajeras anuales suelen comenzar a producir a principios del otoño, momento en que casi no hay otras especies en crecimiento, jugando de este modo un papel clave en la cadena forrajera. A modo de ejemplo, *Bromus wildenowii* Kunth es una planta alta, de hojas y vainas largas y anchas, caracterizada por poseer pocos macollos grandes erectófilos (Hume, 1991) que ha sido relativamente poco estudiada en todo el mundo por ser una especie nativa de nuestro país (Maddaloni y Ferrari, 2001). Sí ha sido mejor descrita *Bromus stamineus*, nativa de Chile, cuyos patrones de crecimiento, requerimientos de vernalización y el tiempo a floración son muy parecidos a aquélla, aunque tiene macollos más grandes y hojas más largas (Berone et al., 2007).

Por otra parte, las gramíneas perennes de ciclo OIP como *Dactylis glomerata* L. constituyen recursos de producción y calidad complementarios respecto a las anuales por su producción en primavera y comienzos del verano. *Dactylis glomerata* L. es

generalmente reconocido por su mayor tolerancia a condiciones de sequía y altas temperaturas que otras especies, como el *Lolium perenne* (Thomas y Norris, 1977). Es una especie perenne nativa de Australia pero su uso está muy difundido en Argentina por su adaptación a climas templados, su calidad forrajera y por ser una especie más tolerante al déficit hídrico que las especies anuales y es, productiva y versátil (Xie et al., 2010). Por su parte, *Trifolium pratense* es una leguminosa bienal, originaria del sudeste de Europa y de Asia Menor, actualmente difundida en un amplio rango de condiciones ambientales (Ulloa et al., 2003), debido a su adaptación a un amplio rango de condiciones, tipos de suelo, niveles de fertilidad, patrones de uso y manejo (Surmen et al., 2013). De rápido establecimiento inicial, tolera el sombreado, lo que permite que se adapte a condiciones de alta competencia durante el establecimiento de la pastura. Es además un excelente fijador de nitrógeno, lo cual lo torna adecuado para incluir en rotaciones (Surmen et al., 2013), y posee excelente calidad forrajera (Drobna, 2009). A diferencia de lo que ocurriera con *Bromus willdenowii* Kunth, numerosos estudios –con diferentes objetivos- incluyen a *Dactylis glomerata* (e.g. Andrews et al., 1997) y al Trébol rojo (e.g. Vasiljevic et al., 2011; Surmen et al., 2013).

La competencia en las pasturas

La habilidad de las especies para persistir y prosperar en una comunidad depende en gran medida de sus interacciones con otras especies (Connell, 1983). Entre ellas, la competencia es aquella interacción entre individuos debida a los requerimientos compartidos de un recurso cuya oferta es limitada, que tiene efectos negativos sobre la supervivencia, crecimiento y/o producción de al menos uno de los individuos involucrados (e.g. Connell, 1990). En el caso del sistema pastura-malezas, cuando las especies que integran la pastura no son capaces de reducir el establecimiento y posterior crecimiento, supervivencia y reproducción de las malezas con las que compiten, es muy probable que éstas terminen dominando la comunidad (Tozer et al., 2011a). Tres

factores clave conducen a la disminución de la persistencia de las pasturas y al ingreso de las malezas (Tozer *et al.*, 2011a). En efecto, las malezas tienen (a) Mayor habilidad competitiva; (b) Mayor habilidad para colonizar los espacios sin vegetación generados por los disturbios; (c) Mayor producción de propágulos que las especies que componen las pasturas perennes (Tozer *et al.*, 2011a).

La competencia temprana tanto entre sus componentes como con las malezas puede afectar marcadamente la composición florística de las comunidades de pasturas, ya que en durante esta etapa se define la ocupación del espacio (Black *et al.*, 2006). En estos sistemas, la competencia ocurre desde el momento mismo de la siembra e influye sobre la dinámica poblacional de las especies interactuantes, incluyendo la germinación, la emergencia, el reclutamiento, la fecundidad, la tasa de mortalidad y la fenología (Kemp y King 2001). Como consecuencia, controlar la competencia temprana entre las plantas de las especies forrajeras - y entre éstas y las malezas- es esencial para lograr un establecimiento exitoso (e.g. Skinner, 2005; Sanderson *et al.*, 2002). Aunque es difícil definir cuándo ocurre el establecimiento luego de la siembra de gramíneas, una plántula se considera establecida cuando es completamente autotrófica (no dependiente de las reservas de las semillas) (Ries y Svejcar, 1991) y cuando desarrolló raíces adventicias (Hyder *et al.*, 1971). Este requerimiento está asociado con la baja capacidad de conducción de agua de la radícula, comparado con la capacidad de las raíces adventicias (Ries y Svejcar, 1991). A modo de ejemplo, se considera que las plántulas de *Agropyron desertorum* están establecidas cuando tienen cuatro hojas, un macollo y dos raíces adventicias penetrando al menos 80 mm de suelo, mientras que las plántulas de *Bouteloua gracilis* se consideran establecidas cuando tienen seis hojas, dos macollos por planta y dos raíces adventicias que penetran hasta al menos 100 mm del suelo (Ries y Svejcar, 1991).

Existen varios conceptos relacionados con la magnitud de la competencia. Por ejemplo, la intensidad de la competencia representa los efectos negativos de los vecinos sobre el comportamiento de un individuo (Keddy, 1989, 1990; Gibson y Brown, 1991; Connolly et al., 2001; Sackville Hamilton, 2001). Para cuantificar la intensidad de la competencia se utilizan índices de competencia, que condensan información experimental y facilitan la presentación de resultados (Hunt, 1982). La intensidad de competencia absoluta define la diferencia en el comportamiento de una especie (medido en biomasa o cobertura) entre un monocultivo y una mezcla (Campbell y Grime, 1992), y la intensidad de competencia relativa es la diferencia de comportamiento (medido en biomasa o cobertura) de una especie entre un monocultivo o una mezcla, con respecto a su comportamiento en condiciones de monocultivo (Grace, 1995). Sin embargo, en este trabajo no se utilizaron índices porque nuestro objetivo no era medir la intensidad de la competencia sino evaluar el efecto de la competencia creciente de las malezas sobre distintos atributos del componente gramíneo de las pasturas, específicamente su productividad, persistencia y valor nutritivo.

El control de las malezas

Es comúnmente aceptado que una maleza es cualquier planta que interfiere con las actividades humanas, la producción del cultivo o la productividad de una pastura (Grice y Campbell, 2000). Así, la “maleza ideal” es aquella con la habilidad de producir semillas que germinen bajo un amplio rango de condiciones ambientales, tener semillas de larga vida, producción prolífica de semillas y adaptación para la dispersión a largas distancias (Baker, 1965). Por lo tanto, las malezas son especies que, en sitios no deseados, son altamente competitivas respecto de especies cultivadas por el hombre y son difíciles de controlar (Radosevich et al., 1997). No obstante, una especie en particular puede ser considerada como maleza en una situación y como especie útil en otra (Grice y Campbell, 2000).

En ecosistemas pastoriles, algunas especies son consideradas malezas porque no son palatables para el ganado, y otras sólo porque son poco preferidas. Harris (1970) resumió las ocho razones por las cuales una determinada especie puede ser considerada como maleza en sistemas pastoriles: a) causar daño físico al ganado, b) carecer de palatabilidad, c) ser venenosa, d) producir semillas que contaminen la semilla de los cultivos, e) competir con las especies de la pastura durante su establecimiento, f) tener un comportamiento agresivo que la haga capaz de colonizar un área, g) morir y dejar un espacio vacío en la pastura (tal es el caso de las especies anuales) h) reducir la producción y utilización de la pastura. Sin embargo, algunas especies vegetales de reducida palatabilidad o preferencia pueden no ser consideradas como malezas porque tienen baja densidad en la pastura (Grice y Campbell, 2000), brindan algún servicio ecosistémico, como ofrecer cobertura al suelo reduciendo su erosión (Harris, 1970) y/o proveen forraje útil durante el invierno y la primavera temprana, aunque luego su calidad forrajera caiga marcadamente (King y Priest, 1999).

La composición de las comunidades de malezas en pasturas es muy difícil de prever, ya que varía de acuerdo con la disponibilidad y el potencial reproductivo de las distintas especies en los bancos de semillas del suelo (Montoya y Rodríguez, 2013). Además, factores tales como los regímenes de defoliación (época, severidad, frecuencia) y el ambiente que experimentan las pasturas son aspectos de importancia mayor en la incidencia de malezas en pasturas (e.g. Carámbula, 2004). Sin embargo, las malezas de pasturas templado-húmedas plurianuales son similares a lo largo del mundo (Sheppard, 1996). Esta tendencia podría explicarse por la propensión de los productores ganaderos a homogeneizar la composición de las comunidades de pasturas, tal como ocurre también en sistemas agrícolas (Ghersa y Roush, 1993). Así, las pasturas templado-húmedas suelen presentar malezas anuales otoño-invernales, con predominio de crucíferas, como nabo (*Brassica nigra*) y/o Compuestas, como los cardos (*Carduus*

acanthoides, *Silybum marianum*, *Cynara cardunculus*, *Cirsium vulgare*). En muchas oportunidades, estas malezas se encuentran acompañadas por ortiga mansa (*Lamium amplexicaule*), vira-vira (*Gnaphalium spp.*), boulesia (*Bowlesia incana*), canchalagua (*Veronica persica*), apio cimarrón (*Ammi majus*), manzanilla (*Matricaria chamomilla*), pensamiento silvestre (*Viola arvensis*), rama negra (*Conyza spp.*), capiquí (*Stellaria media*), etc. (Montoya y Rodríguez, 1999). La producción de materia seca de otras malezas invernales como bolsa de pastor (*Capsella bursa pastoris*) o mastuerzo (*C. didymus*) ha sido significativamente reducida con la siembra de centeno como cultivo de cobertura en Pergamino (Picapietra et al., 2016) Aunque las malezas anuales sean las más frecuentes en pasturas templadas, las malezas bianuales y perennes son mucho más frecuentes que en los cultivos agrícolas (Masibon et al., 2015).

El conocimiento de las principales relaciones competitivas entre cultivo y malezas es un requisito imprescindible para una mejor evaluación de la necesidad de control de malezas y tomar ventaja de la competencia ejercida por el cultivo como parte integral de ese control (Ghersa y Roush, 1993). Los modelos de competencia cultivo-maleza son entonces una parte esencial de los análisis en el corto y en el mediano plazo (Cousens, 1985). En estos modelos se considera que el principal factor que afecta a la toma de decisiones relacionadas con el control de malezas es el tamaño de la población de malezas (Auld y Tisdell, 1987). Varios modelos empíricos han sido propuestos para describir la caída en el rendimiento del cultivo frente a densidades crecientes de malezas (Kropff y Spitters, 1991). El efecto de la densidad de malezas en el rendimiento de los cultivos generalmente consiste en provocar una pérdida de rendimiento a una tasa decreciente (Chisaka, 1977). Aunque Zimdahl (1980) sugirió que la relación entre el rendimiento de los cultivos en función de la densidad de malezas es típicamente sigmoidea, parece no existir evidencia empírica para comprobar este modelo (Cousens et al., 1984). En cambio, la relación mencionada resultó mejor explicada por un modelo

hiperbólico, indicando que el rendimiento del cultivo es más sensible al aumento de la densidad de las malezas cuando esta densidad es baja (Cousens, 1985).

Número vs. densidad de macollos: trade off de las gramíneas forrajeras

Las altas tasas de infestación de malezas afectan directamente la producción de especies deseables (Tozer et al., 2011b) a través de la competencia por nutrientes, agua, luz y espacio, que eventualmente provocan la reducción de su capacidad productiva (Celebi et al., 2010; Abaye et al., 2009). Las malezas también pueden afectar la persistencia potencial de las pasturas a través de la disminución de la densidad de sus macollos (Tozer et al., 2011b).

El resultado de la brotación de las yemas axilares en gramíneas se conoce como macollaje (Assuero y Tognetti, 2010). Dada su importancia en la producción de granos y forrajes, el macollaje ha sido estudiado desde hace varias décadas (e.g. Jones *et al.*, 1979; Zarrouh y Nelson, 1981; Hume, 1991; Lemaire y Maillard, 1999). El control del macollaje en gramíneas es un proceso complejo y multifactorial (Assuero y Tognetti, 2010). En especies anuales, los macollos son producidos durante un estadio específico de su ciclo de vida (macollaje), mientras que en especies perennes el macollaje es un proceso continuo que ocurre durante todo el ciclo de vida de la planta, de manera tal que una misma planta puede representar muchas generaciones de macollos (Moore y Moser, 1995).

La pérdida de productividad de las pasturas (Tozer et al., 2011b; Masibon et al., 2015) puede explicarse tanto por la disminución del tamaño de los macollos, variable que se asocia a la habilidad competitiva por luz (Nurjaya y Tow, 2001) y a la productividad potencial de las especies (Gatti et al., 2012; 2013). En cambio, la reducción de la perennidad de las pasturas se atribuye a una menor densidad de macollos, variable determinante de la ocupación horizontal del espacio (Hume, 1991).

Esta última propiedad es de gran relevancia, ya que la persistencia ha sido percibida por los productores como el factor más limitante en el comportamiento de las pasturas (Reeve et al., 2000). Estos dos caracteres estructurales –tamaño y densidad de macollos- definen el patrón de partición del carbono y juegan un importante rol en la habilidad competitiva de las plantas de una comunidad (Lemaire y Maillard, 1999).

Tanto la densidad como el tamaño de macollos están coordinados alométricamente por factores genéticos (Lemaire y Agnusdei, 2000) y presentan una correlación negativa tanto en las relaciones interespecíficas como –muchas veces- en las relaciones entre poblaciones de una misma especie sujetas a distintas condiciones ambientales (i.e. plasticidad fenotípica). Esta relación negativa reflejaría una compensación en términos de asignación de asimilados entre la producción de nuevos macollos y el crecimiento de los ya existentes, relación que ha sido ampliamente reconocida entre genotipos o poblaciones de una misma especie (Zarroug et al., 1984). La correlación negativa entre el tamaño y la densidad de los macollos parecería corresponder a la conocida como “ley de $-3/2$ ” (Yoda et al., 1963), que describe la relación entre densidad y tamaño de individuos como una correlación negativa de pendiente $-1,5$ (Sackville Hamilton et al., 1995). Este mecanismo de compensación entre el tamaño y la densidad de individuos ha sido ampliamente reconocido desde hace varias décadas, tanto en especies herbáceas (e.g. Langer, 1963; Mathew et al., 1995; Hernández Garay et al., 1999), como leñosas (e.g. Lieberman et al., 1985). Según este planteo, el desplazamiento en el tamaño o la densidad de macollos de un canopeo implica un cambio compensatorio en la otra variable, por lo cual se mantiene constante la biomasa herbácea (Mathew et al., 1996).

Este mecanismo de compensación entre tamaño y densidad de macollos no siempre se cumple: puede ocurrir que una disminución de la densidad de individuos no se vea acompañada por un aumento en su tamaño, viéndose colapsado tal mecanismo de

compensación. El estudio de la compensación tamaño-densidad permite conocer los límites plásticos de una especie frente a decisiones de manejo, sobre todo el pastoreo (Matthew *et al.*, 1995). Sin embargo, no existen antecedentes en la literatura respecto de lo que sucede con los cambios en la compensación tamaño/densidad frente a densidades crecientes de malezas.

Efecto del enmalezamiento sobre el valor nutritivo de las pasturas

La competencia ejercida por las malezas puede también afectar la calidad forrajera de las pasturas (Robert *et al.*, 2003). El valor nutritivo de las gramíneas forrajeras ha sido extensamente estudiado a lo largo de los años en términos de atributos tales como el contenido de fibra detergente neutro (FDN) y la digestibilidad a nivel de canopeo en su conjunto (e.g. Insúa *et al.*, 2017; Scheneiter *et al.*, 2016; Raeside *et al.*, 2012), o a nivel de cada una de las especies (e.g. Turner *et al.*, 2006). Asimismo, se estudió la variación de la calidad forrajera según el estado de madurez, con diferentes conclusiones respecto de la importancia relativa de esta variable sobre la calidad forrajera (e.g. Insúa *et al.*, 2017; Ávila *et al.* 2010; Jung y Allen, 1995).

La competencia por luz puede llegar a influir negativamente sobre el valor nutritivo del forraje (e.g. Kephart y Buxton, 1993; Lin *et al.*, 2001). Los factores ambientales como el sombreado provocan cambios en la distribución de nutrientes dentro de las plantas (e.g. Hikosaka, 2016; An y Shangguan, 2008; Dreccer *et al.*, 2000). En un canopeo vegetativo, la distribución foliar del nitrógeno acompaña al gradiente de luz y entonces maximiza la fotosíntesis del canopeo (e.g. Dreccer *et al.*, 2000; Hikosaka *et al.*, 1994). Esta partición de nitrógeno dependiente de la disponibilidad de luz es beneficiosa porque la ganancia marginal de carbono por unidad invertida de nitrógeno es mayor a mayores niveles de irradiancia, para un dado contenido de nitrógeno (e.g. Hikosaka y Terashima, 1995). Varios estudios de simulación han reportado que esta distribución del nitrógeno mejora significativamente la fotosíntesis a nivel de canopeo, comparado con

una distribución más homogénea (Hikosaka, 2014; Hikosaka y Anten, 2012; Hikosaka, 2003).

Los efectos del sombreado sobre la calidad del forraje podrían ser contrapuestos. En particular, las gramíneas responden al sombreado asignando más carbohidratos a la elongación de entrenudos y menos al crecimiento de las raíces (Kephart *et al.*, 1992; Kephart y Buxton, 1993). Como los tallos poseen una mayor proporción de componentes de la pared celular respecto de las hojas, y éstos son comparativamente menos digeribles que los del contenido celular (e.g. An y Shangguan, 2008; Vadivello, 2000; Van Arendon y Poorter, 1994), el sombreado disminuiría la calidad del forraje. El otro efecto del sombreado sobre la calidad del forraje consiste en el aumento del área foliar específica (Meziane y Shipley, 1999). Este aumento del AFE en ambientes sombreados coincide con una disminución del contenido hídrico y la densidad de sus tejidos, al mismo tiempo que aumentan el grosor de sus láminas foliares y el mesófilo (Meziane y Shipley, 1999) Por lo tanto, dado que el mesófilo es altamente digerible y los otros tejidos se degradan más lentamente (Van Arendon y Poorter 1994; Vadivello, 2000), al aumentar AFE el sombreado aumentaría la calidad del forraje, provocando un efecto contrario al de la elongación de los entrenudos antes mencionado.

A estos efectos directos del enmalezamiento sobre la composición química y el valor nutritivo de cada especie, se suman los efectos indirectos vinculados a la proporción de biomasa de anuales/perennes, en respuesta al enmalezamiento. En efecto, las entre especies anuales y perennes difieren en su valor nutritivo (e.g. Mckee *et al.*, 2017; Vadivello, 2000; Muller y Garnier, 1990). Numerosos trabajos indican que las especies anuales ofrecen forraje de mayor calidad que las especies perennes, debido a que las primeras presentan una mayor proporción relativa de mesófilo, mayor proporción de espacios intercelulares y de citoplasma y mayor contenido hídrico foliar que las segundas (Muller y Garnier, 1990). Estas diferencias anatómicas entre especies

se traducen luego en diferencias en su valor nutritivo ya que mientras el contenido celular se degrada rápidamente, la pared celular lo hace más lentamente, lo cual reduce la digestibilidad de las perennes respecto a la de las anuales (Vadivello, 2000).

Sin embargo, aún existen controversias en cuanto a las calidades relativas de anuales y perennes. Por ejemplo, el contenido de FDN de *Bromus willdenowii* Kunth – especie anual- fue mayor y su contenido de PB menor que el de especies perennes como *Dactylis glomerata* y el *Lolium perenne* (Turner et al., 2006) y en una comparación entre catorce especies de diferentes tasas de crecimiento relativo, AFE y peso foliar específico no se encontraron diferencias entre especies anuales y perennes (Niemman et al., 1992). El modelo conceptual arriba detallado es análogo al propuesto por Golluscio et al. (2009) para entender el efecto neto del pastoreo sobre los ciclos de carbono y nitrógeno de los suelos de la estepa patagónica, como resultante de la conjunción de un efecto indirecto sobre la composición florística de la comunidad y un efecto directo sobre la composición química del suelo bajo cada componente de la pastura. Un modelo conceptual similar se ha utilizado para analizar el efecto indirecto del sistema de labranza sobre la presencia de enemigos naturales (al afectar la vegetación y los residuos en superficie) y su efecto directo, ya que los disturbios del suelo afectan los lugares de hábitat y refugio (e.g. Liljesthröm et al., 2002; Weyland y Zaccagnini, 2008).

Objetivos y predicciones

El **objetivo general** de esta tesis es determinar el efecto de la densidad de las malezas invernales sobre la productividad, la persistencia potencial y el valor forrajero de las gramíneas de dos pasturas templado- húmedas, con distintas proporciones de gramíneas anuales y perennes.

Los **objetivos específicos** son:

- Cuantificar el efecto de densidades crecientes de malezas sobre la productividad y la persistencia de la pastura (Capítulo 2).
- Determinar qué proporción de componentes anuales y perennes de la pastura es más competitiva, en términos de productividad y persistencia potencial, respecto a las malezas (Capítulo 2).
- Determinar los efectos directos e indirectos de la densidad de malezas sobre el valor nutritivo de pasturas con distinta proporción inicial de gramíneas anuales y perennes (Capítulo 3).

Capítulo 2:

Impacto de las malezas sobre el establecimiento de las gramíneas templadas

INTRODUCCIÓN

A partir de la década de 1980, tuvo lugar en Argentina un proceso de expansión agrícola en el que se relegó a la ganadería, tanto en términos de uso del suelo como de participación en el resultado económico de muchas empresas (Satorre, 2005). Como consecuencia, se ha producido una intensificación ganadera y un aumento de la carga animal en los ecosistemas no aptos para agricultura, que quedan disponibles para la ganadería (Paruelo et al., 2005; 2006). En el diseño de pasturas para los sistemas ganaderos se priorizó la maximización de la productividad primaria por sobre la optimización de la persistencia (Kemp y King, 2001). Una consecuencia de este fenómeno ha sido el incremento de la invasión de malezas debido al aumento de los componentes anuales por sobre las perennes, estrategia necesaria para aumentar la productividad, al costo de reducir la persistencia (Rodríguez et al., 1997; 1998; Kemp et al., 2000).

Las nuevas prácticas de producción asociadas al proceso de intensificación abarcaron la aplicación rutinaria de herbicidas que, realizada por muchos productores sin tener en consideración los aspectos relacionados con el costo/beneficio ecosistémico de esta práctica, ha acelerado la evolución de la resistencia a herbicidas en las poblaciones de malezas que componen las pasturas y pastizales para uso ganadero (O'Donovan, 1996). Como contrapartida, en los últimos años, ha habido una necesidad creciente de reducir el uso de herbicidas, motivada por el incremento de los costos y la vocación de minimizar el impacto ambiental y de ralentizar el proceso de aparición y desarrollo de resistencia (Chantre et al., 2017).

Las pasturas constituyen una alternativa válida para satisfacer los requerimientos animales de los sistemas más intensificados, debido a su elevada productividad potencial, asociada a que se siembran en los ambientes más productivos, con genotipos

mejorados y fertilización (Gatti et al., 2012). En ambientes templado-húmedos de nuestro país, las mezclas utilizadas suelen incluir gramíneas C₃, anuales y perennes, y leguminosas, erectas y rastreras. *Bromus willdenowii* Kunth (Bw), gramínea anual o bianual (Scheneiter y Rimieri, 2001), puede establecerse rápidamente y excluir competitivamente a otras especies de menor velocidad de establecimiento (Sanderson et al., 2002). Su mayor habilidad competitiva resulta de su mayor tasa de crecimiento y del mayor peso de sus macollos, propiedad que le conferiría una mayor capacidad para competir por luz (Surgiyama y Nakashima, 1995; Surgiyama, 1999). Por el contrario, el pasto ovillo (*Dactylis glomerata*, Dg), especie perenne, tiene baja habilidad competitiva debido a su lento crecimiento radical inicial, que se relaciona con una menor captura de nitrógeno (Nurjaya y Tow, 2001). Como contrapartida, esta especie presenta mayor densidad de macollos que el componente anual, asociándose este atributo a una mayor persistencia (Hume, 1991). *Bromus willdenowii* Kunth y *Dactylis glomerata* son habitualmente sembradas en un diseño de líneas alternas con leguminosas erectas, como la alfalfa o el trébol rojo (Scheneiter et al., 2008).

El impacto de la competencia de las malezas sobre la producción y persistencia de las pasturas templadas aún no ha sido evaluado. Como consecuencia, raramente se dispone de información biológica confiable para respaldar la toma de decisiones de manejo de malezas y las mismas están muchas veces basadas en herramientas visuales y en la intuición (Kemp y Dowling, 2000). El conocimiento de las relaciones competitivas entre cultivo y malezas permitirá evaluar mejor la necesidad de control de malezas y tomar ventaja de la competencia ejercida por el cultivo sobre las malezas, como parte integral de ese control (Ghersa y Roush, 1993). En este marco, los modelos de competencia cultivo-maleza son entonces una parte esencial de los análisis en el corto y en el mediano plazo (Cousens, 1985). Varios modelos empíricos han sido propuestos para describir la caída del rendimiento de un cultivo ante densidades

crecientes de malezas (Kropff y Spitters, 1991). Uno de los más aceptados es el modelo hiperbólico (Cousens, 1985), que sugiere que la caída de los rendimientos de los cultivos es mayor a densidades bajas que a densidades altas de malezas.

Además de las diferencias genéticas en términos de densidad y tamaño de macollos antes descritos para *Bromus willdenowii* Kunth y *Dactylis glomerata*, existen cambios compensatorios entre densidad y tamaño de individuos (macollos en gramíneas y ejes o tallos en leguminosas) que amortiguan el efecto de los factores del ambiente (Lemaire y Chapman, 1996). En el caso de las pasturas de gramíneas, este mecanismo de compensación se expresa de manera generalizada, tanto en especies templadas (e.g. Mazzanti et al., 1994) como megatérmicas (e.g. Sbrissia y Da Silva, 2008). Asimismo, hay evidencias del funcionamiento de este mecanismo de compensación ante factores del ambiente tales como la defoliación (e.g. Lemaire y Chapman, 1996). Sin embargo, se desconoce si ante densidades crecientes de malezas las especies que integran las pasturas alcanzan a compensar una disminución en su densidad de macollos con un aumento de su peso (o viceversa) para mantener su producción y su persistencia.

La **hipótesis** del presente capítulo es que las malezas en las pasturas compiten tanto con las gramíneas anuales como con las perennes, pero dicha competencia afectará más a las perennes que a las anuales porque las primeras tienen menor tasa inicial de crecimiento.

En este capítulo se pondrán a prueba las siguientes predicciones, deducidas de aquella hipótesis:

1) A medida que aumenta la densidad de malezas, la productividad de las dos gramíneas –*Bromus willdenowii* Kunth, anual, y *Dactylis glomerata*, perenne- que componen la pastura disminuirá.

- 2) A medida que aumenta la densidad de malezas, la persistencia potencial de las gramíneas, estimada a partir de la densidad de macollos, disminuirá.
- 3) El efecto de la competencia será mayor sobre la especie perenne que sobre la anual.
- 4) El efecto negativo de las malezas sobre la productividad y la persistencia potencial del componente gramíneo de las pasturas tomadas como un todo será mayor cuanto mayor sea la proporción de especies perennes (pasto ovillo en este caso).

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del sitio de estudio

El ensayo se llevó a cabo en la estación experimental Área Metropolitana de Buenos Aires del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ubicada en el partido de Castelar, provincia de Buenos Aires ($34^{\circ}6'S$; $58^{\circ}6'O$). El suelo es un argiudol típico, con 3,6 % de materia orgánica, 0,443 dS/m de conductividad eléctrica y 4 ppm de fósforo extractable. Dada la deficiencia de fósforo registrada, se fertilizó a la siembra con 55 kgP/ha, como superfosfato triple. No se aplicó fertilización nitrogenada. El ensayo se extendió desde el 15 de mayo hasta el 15 de septiembre de 2015. Las precipitaciones registradas durante ese período fueron de 371 mm (el promedio de los últimos veinte años fue de 298 mm) y las temperaturas media, máxima y mínima promedio fueron de 13,5, 15,5 y 7,6°C respectivamente (Figura 2.1).

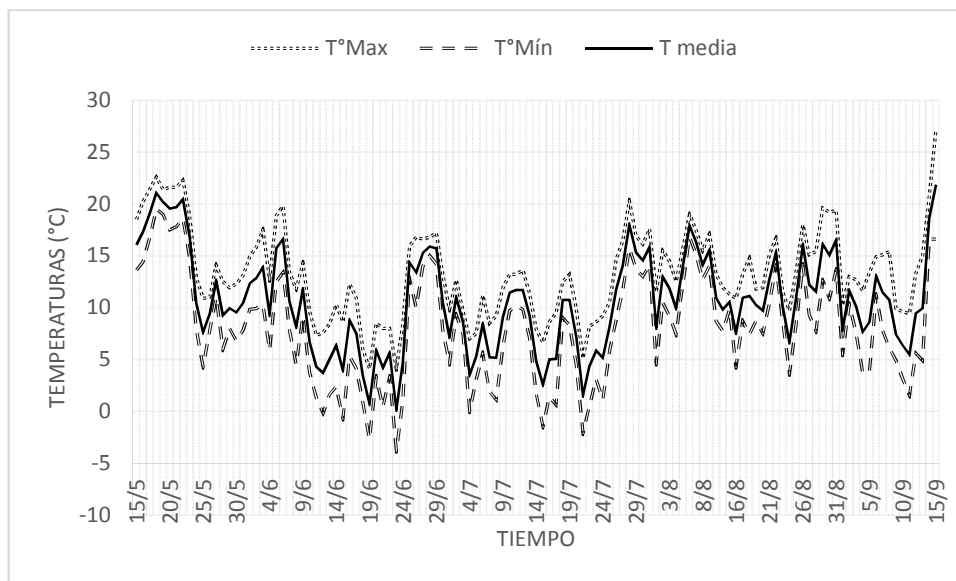


Figura 2.1. Temperaturas medias, mínimas y máximas promedio diarias entre la emergencia de las plántulas y el muestreo final (período 15 de mayo – 15 de septiembre de 2015). Datos obtenidos del Sistema de Información y Gestión Agrometeorológica del INTA (siga2.inta.gov.ar).

Diseño del Experimento

El 15 de mayo de 2015 se sembraron manualmente 1700 semillas viables por m² de distintas las especies forrajeras en 24 parcelas de 1,5 m² de superficie (1 m x 1.5 m), previa labranza del suelo. Cada parcela tuvo siete líneas de un metro de largo separadas a 0,18 cm entre sí. Cuatro líneas de siembra fueron sembradas con gramíneas, que se alternaron con tres de leguminosas. Las gramíneas se sembraron a una densidad de 850 semillas viables/m² y tuvieron una de dos posibles combinaciones de densidades de gramíneas: 35% *Bromus willdinowii* (Bw; especie anual) + 15% de *Dactylis glomerata* (Dg; especie perenne) (>Bw) ó 15% de *Bromus wildenowii* Kunth + 35% de *Dactylis glomerata* (>Dg). Las 850 semillas por m² remanentes correspondieron a *Trifolium pratense* (Trébol rojo). En las entrelíneas de cada micro-parcela se sembraron manualmente una de cuatro densidades distintas de una maleza anual de ciclo OIP (*Brassica juncea*, semillas provistas por el Laboratorio de Semillas de la FAUBA): Nula, Baja, Media y Alta (0, 40, 80 y 120 semillas por metro cuadrado respectivamente). Las especies forrajeras y la maleza fueron sembradas simultáneamente, a fin de que su crecimiento conjunto simulara las condiciones reales de campo. Las especies espontáneas que emergieron fueron descalzadas manualmente, a fin de que la competencia ejercida desde las malezas hacia la pastura sólo fuera de *B. juncea*. Previo a la siembra de la pastura, el lote estaba ocupado por vegetación espontánea y no había sido cultivado por lo menos desde 2005.

Recolección de información

A los 123 días de la siembra (dds, 15 de septiembre) se cosechó la biomasa aérea de la porción central de la parcela con un único marco por parcela de 50 cm x 50 cm, a fin de eliminar el efecto de borde. Se incluyeron las dos hileras centrales de gramíneas y la hilera central de la leguminosa. La cosecha se realizó al ras del suelo. La biomasa

cosechada se separó en las especies sembradas (diferenciando láminas y vainas en las dos gramíneas) y se secó en estufa a 65°C durante 48 hs. Esa biomasa constituye la productividad primaria neta aérea acumulada desde la siembra hasta el fin del estudio. Los valores de PPNA ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) fueron obtenidos dividiendo los valores obtenidos de biomasa por la duración del ensayo en meses. Al momento de la cosecha no había material senescente, por lo que no fue necesario separarlo del material verde. El 14 de agosto, 32 días antes de realizar la cosecha final, y el 15 de septiembre se realizaron sendos recuentos de macollos sobre las gramíneas. La densidad obtenida de malezas fue contabilizada a partir del material cosechado, que luego también fue secado en estufa a 65°C durante 48 hs.

Las variables de respuesta fueron: densidad ($\text{N}^{\circ}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) obtenidas de la maleza, productividad primaria neta aérea (láminas + vainas) ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$), densidad de macollos ($\text{N}^{\circ}\cdot\text{ha}^{-1}$) y peso por macollo (calculado como el cociente entre la productividad aérea final y la densidad final de macollos) ($\text{g}\cdot\text{macollo}^{-1}$) de cada una de las gramíneas forrajeras. Con excepción de la densidad de macollos, la única de estas variables que no exigía la destrucción de las plantas para su medición, el resto de las variables fueron medidas por única vez al final del ensayo. Más allá de que la densidad de macollos es la única de las variables estudiadas que no implica una destrucción del material vegetal, permitiéndonos de este modo analizar la dinámica de acumulación de macollos a lo largo del tiempo, nos resultaba de interés analizar esta variable en dos especies contrastantes para, justamente, visualizar su comportamiento diferencial.

La leguminosa no fue incluida en el análisis porque su PPNA nunca superó el 7% respecto de la PPNA de las gramíneas y no fue afectada por la densidad de malezas sembradas ($F=1,19$; $p=0,37$), el diseño de siembra ($F=0,17$; $p=0,68$ ns) ni su interacción ($F=0,48$, $p=0,70$ ns). Lo mismo ocurrió con su proporción en la PPNA global de la

pastura, por la densidad de malezas sembradas, el diseño de siembra ni por su interacción ($F=1,62$; $p=0,23$ ns; $F=0,03$; $p=0,86$ ns; $F=0,32$; $p=0,81$ ns, respectivamente).

Análisis Estadístico

Se hicieron regresiones según el modelo hiperbólico contemplando la inversa de cada las variables de respuesta como variable dependiente, y dos variables independientes: la biomasa de malezas y una variable “Dummy” para cuantificar el diseño de siembra (1= Dg dominante; 2= Bw dominante). También se probó la incorporación de una tercera variable independiente, resultante del producto de las otras dos, para analizar si las pendientes en función de las malezas eran distintas para cada diseño de siembra. Sin embargo, como el mencionado término de interacción nunca fue significativo, sólo se presentan los resultados de las regresiones múltiples $1/y = a + b_1 \cdot Biomasa\ malezas + b_2 \cdot Diseño\ de\ siembra$.

Asimismo, se hizo una regresión múltiple independiente para cada una de las dos composiciones florísticas iniciales para analizar para cada combinación especie x diseño el efecto de los dds, la biomasa de malezas (bmzas) y su interacción (dds*bmzas) sobre la densidad de macollos, contabilizada en el censo intermedio (12 de agosto, 91 dds) y su densidad final, al momento de cosecha (123 dds). Tuvimos la oportunidad de hacer este censo intermedio porque la densidad de macollos es la única de las variables que analizamos que no implica la destrucción del material vegetal para tomar el registro. Pese a los múltiples factores ambientales (cantidad y calidad de luz, temperatura, disponibilidad de nutrientes, entre otros) y endógenos (balance hormonal, disponibilidad de asimilados) que hacen que la acumulación de macollos en gramíneas difícilmente sea lineal (Assuero y Tognetti, 2010), debimos utilizar el coeficiente 91/123 para estimar la biomasa de malezas a los 91 dds como variable regresora porque para calcular la biomasa real de malezas a los 91 dds hubiéramos tenido que cosecharlas,

dando por finalizado el ensayo en ese momento. Los análisis estadísticos se realizaron con el software infostat 1.1 (Di Rienzo et al., 2008).

El experimento estuvo diseñado originalmente para ser analizado mediante el ANOVA a dos vías: 4 densidades de malezas x 2 diseños, con tres repeticiones. Sin embargo, esta aproximación se descartó pese a la buena correlación entre la densidad sembrada y la densidad y la biomasa obtenidas, porque las densidades de malezas logradas fueron muy diferentes en ambos diseños de siembra. En efecto, la densidad lograda de malezas fue menor a la densidad sembrada, pero ambas estuvieron significativamente correlacionadas ($R^2=0.71$; $F=9.42$; $p=0.0008$), así como la densidad sembrada, asimismo, también estuvo correlacionada con la biomasa de malezas observada ($R^2=0.86$; $F=31.87$; $p<0.0001$). Sin embargo, cuando hubo una mayor proporción de Bw, la densidad promedio obtenida de malezas fue de 0, 48, 61 y 66 pl/m² mientras que cuando fue mayor la proporción de Dg, la densidad obtenida de malezas fue de 0, 20, 42 y 120 pl/m².

RESULTADOS

Los resultados fueron expresados en función de la biomasa final de malezas porque sus efectos fueron mucho más significativos que los de la densidad final y la densidad sembrada (Tabla 2.1 y anexo). La biomasa de malezas deprimió todas las variables (láminas, vainas, PPNA, densidad de macollos y peso por macollo) cuantificadas para las gramíneas forrajeras (Bw + Dg) en su conjunto. (Tabla 2.1)

		R ²	F	p(f)	a	p(a)	b _m	p(bm)	b _d	p(bd)
Bw	L	0,11	1,3254	0,287	0,008	0,0339*	5,804	0,1625	-0,0014	0,513
	V	0,501	10,57	0,00066**	0,0029	0,047*	6,7951	0,00016**	0,0004	0,5568
	B	0,3318	3,38	0,0129*	0,0022	0,0324*	3,399	0,0035**	1,27	0,9825
	M	0,19	2,47	0,1085	0,001	0,00025**	7,89	0,109	0,00035	0,184
	PM	0,45	8,812	0,001664**	2,49	0,0033**	0,03	0,001**	0,802	0,054
Dg	L	0,39	6,87	0,005**	0,0037	0,2808	4,95E-05	0,185	0,007	0,002**
	V	0,51	10,96	0,0005**	-1,97	0,995	0,00011	0,0046**	0,0072	0,0016**
	B	0,48	9,88	0,000944**	0,001	0,4953	4,25E-05	0,015*	0,0033	0,0012**
	M	0,64	10,97	0,0000196**	-0,0002	0,55	1,02E-05	0,0281*	0,00138	0,00000905**
	PM	0,12	1,48	0,248	10,708	0,000000492**	0,0049	0,761	-1,4808	0,1083
Bw + Dg	L	0,42	7,74	0,003**	0,002	0,0504	4,13	0,0011**	0,0008	0,1789
	V	0,67	21,77	0,000007568**	0,0006	0,3436	4,62	0,00000405**	0,0011	0,013*
	B	0,58	14,985	0,0000904**	0,0006	1,50E-01	2,24E-05	0,0000433**	0,0005	0,041*
	M	0,72	27,689	0,000001294**	0,00036	0,0000855**	4,82E-06	0,00000622**	0,0002	0,0001**
	PM	0,37	6,39	0,0067**	5,11	0,0000014**	0,029	0,0018**	-0,0641	0,8886

Tabla 2.1. Coeficiente de determinación (R²) y resultados del ANOVA (F y p) para las variables analizadas, en función de la biomasa lograda de malezas. L=Láminas; V= Vainas; B= Biomasa total; M= Macollos; PM= Peso de macollos.. Cada modelo tiene un R² global para la función f ajustada, una ordenada al origen (a), una pendiente para las malezas (bm) y otra para el diseño (bd). Para cada uno hay una probabilidad p de que sea distinta de cero (p(f), p(a), p(bm) y p(bd)). *alfa<0.05; ** alfa <0.01

Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) de las gramíneas

Al considerar las gramíneas en conjunto, tanto la PPNA de las láminas, como la de las vainas y la total disminuyeron a medida que aumentó la biomasa de malezas (Figs. 2.2 a, d, g). Excepto en el caso de las láminas (Fig. 2.2 a), fueron mayores cuando Dg fue dominante que cuando lo fue Bw (Figs. 2.2 d, g). En el caso de Bw los modelos fueron menos significativos que en el de Dg o en el de ambas especies tomadas en conjunto. En ningún caso la PPNA de Bw se vio afectada por el diseño de siembra, pero sí por la biomasa de malezas (Figs. 2.2 e, h), excepto en el caso de las láminas Fig. 2.2 a). En cambio, la PPNA de Dg fue mayor cuando dicha especie fue dominante, sea cual fuera la fracción considerada (Figs 2.2. c, f, i) y además, en el caso de las vainas y de la suma de vainas y láminas, se redujo a medida que aumentó la biomasa de malezas (Figs 2.2. f, i).

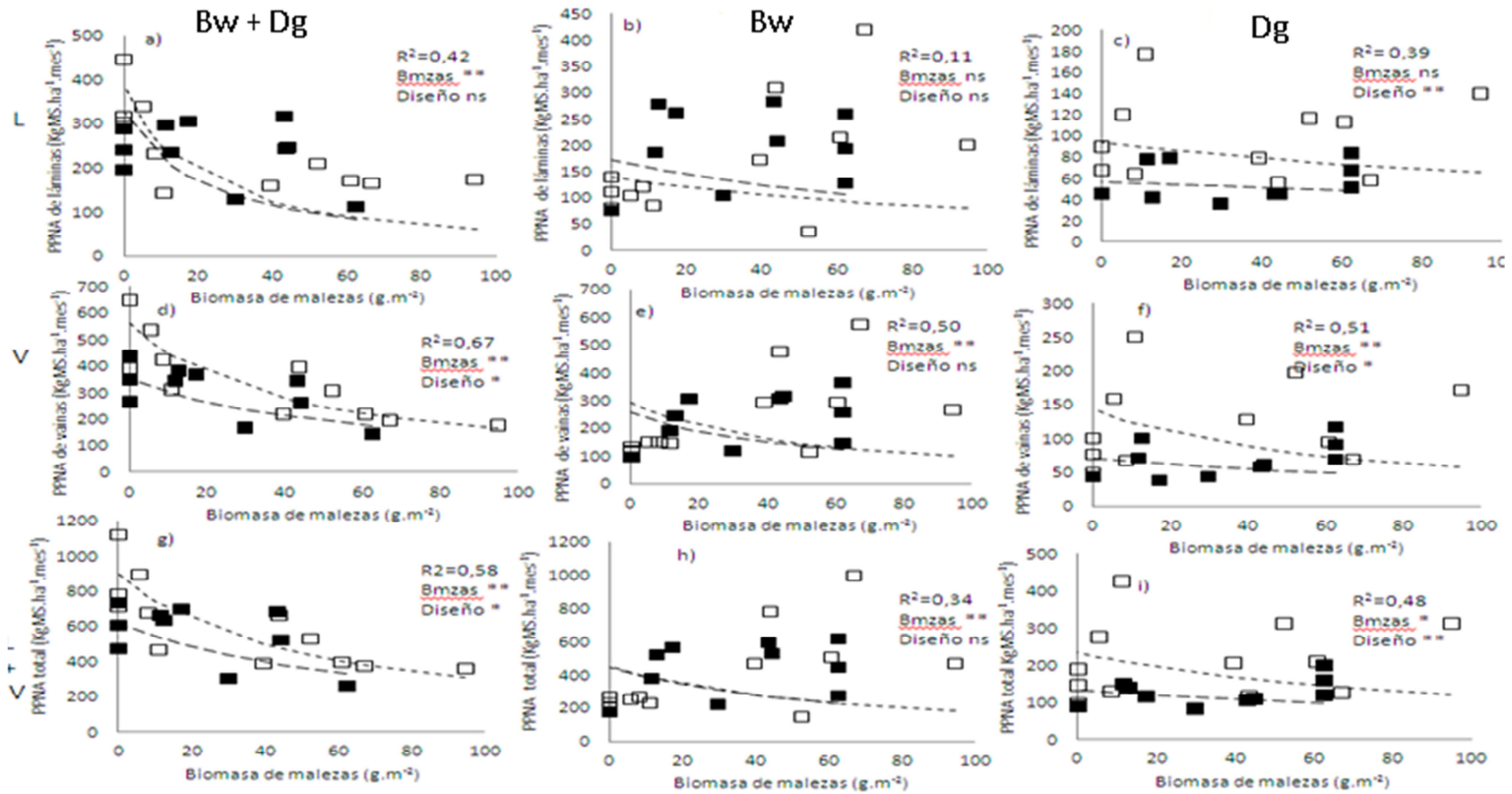
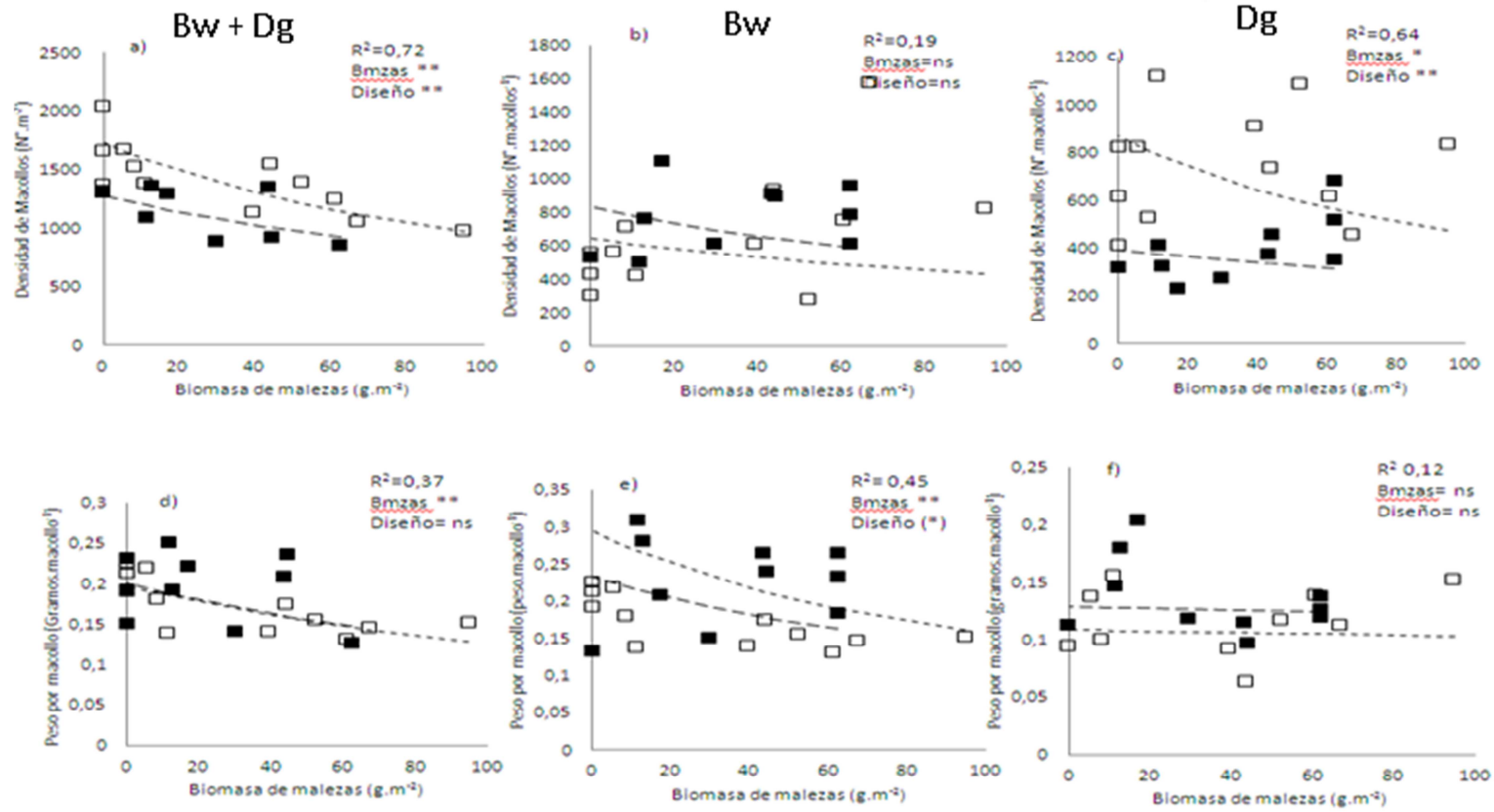


Figura 2. Productividad primaria neta de Láminas (a, b y c), Vainas (d, e, f) y total (g, h, i) para ambas especies tomadas en conjunto (a, d, g), *Bromus wildenowii* Kunth (b, e, c) y *Dactylis glomerata* (e, f, i) utilizando la biomasa como variable regresora. Símbolo lleno: >Bw. Símbolo vacío: >Dg. Las líneas punteadas representan los modelos de regresión ajustados cuando >Bw y las rayadas cuando >Dg ($p < 0.05$). Se consignaron los valores de R^2 ($p < 0.05$) obtenidos en el análisis de regresión y detallados en la Tabla 2.1. ns: $p > 0.05$

Densidad y peso de macollos de gramíneas forrajeras

La densidad de macollos fue mayor cuando *Dactylis glomerata* fue dominante y se redujo a medida que aumentó la biomasa de malezas, tanto en el caso del pasto ovilla como en el de ambas especies tomadas en conjunto (Figs. 2.3 c y a respectivamente). En cambio, ni la biomasa de malezas ni el diseño de siembra modificaron la densidad de macollos de *Bromus willdenowii* Kunth (Fig. 2.3. b). El peso de los macollos de las dos especies, y el de ambas tomadas en conjunto, disminuyó a medida que aumentó la biomasa de malezas (Figs. 2.3 d, e, f). Además, cuando *Dactylis glomerata* fue dominante en la mezcla, los macollos de *Bromus willdenowii* Kunth fueron menos pesados (Fig. 2.3 e).



La densidad de macollos de la pastura tomada como un todo aumentó entre el primer y segundo recuento (días 91 y 123 respectivamente). Sin embargo, ese patrón no fue significativo para Bw pero sí para Dg, resultando significativo al 5% cuando esa especie fue dominante pero sólo al 10% cuando la dominante fue Bw.

ESPECIE	DISEÑO	MODELO	R ²		F	p
Bw	>Bw	$y=1/(0,01-0,000033*dds+0,000011*bmzas-0,000000013*(dds*bmzas))$	0,21	dds	2,13	0,1601
				Bmzas	0,02	0,8900
				Dds*Bmzas	0,00032	0,9859
	>Dg	$y=1/(0,0024-0,000007*dds-0,000043*bmzas+0,00000044*(dds*bmzas))$	0,18	dds	2,13	0,1601
				Bmzas	0,02	0,89
				Dds*Bmzas	0,00032	0,9859
Dg	>Bw	$y=1/(0,01-0,00006*dds-0,000055*bmzas+0,00000056*(dds*bmzas))$	0,21	dds	3,49	0,0765
				Bmzas	0,23	0,6353
				Dds*Bmzas	0,31	0,5857
	>Dg	$y=1/(0,01-0,000061*dds+0,000045*bmzas-0,00000034*(dds*bmzas))$	0,49	dds	7,06	0,0151*
				Bmzas	0,42	0,5246
				Dds*Bmzas	0,31	0,5825
Bw + Dg	>Bw	$y=1/(0,002-0,00001*dds+0,0000045*bmzas+0,000000014*(dds*bmzas))$	0,57	dds	8,22	0,0095**
				Bmzas	0,12	0,7277
				Dds*Bmzas	0,02	0,8992
	>Dg	$y=1/(0,0023-0,000014*dds-0,0000067*bmzas+0,000000086*(dds*bmzas))$	0,71	dds	30,94	<0,0001**
				Bmzas	0,81	0,3788
				Dds*Bmzas	1,7	0,2073

Tabla 2.2. Modelos, coeficientes de determinación (R²) y resultados del ANOVA (F y p) del modelo hiperbólico obtenido a partir de la regresión múltiple utilizando los días desde la siembra (dds), la biomasa de malezas (bmzas) y su interacción (dds*bmzas). La variable dependiente (y) representa la densidad de macollos. Los valores de p en negrita significan diferencias estadísticamente significativas. **p<0.001; *p<0.05.

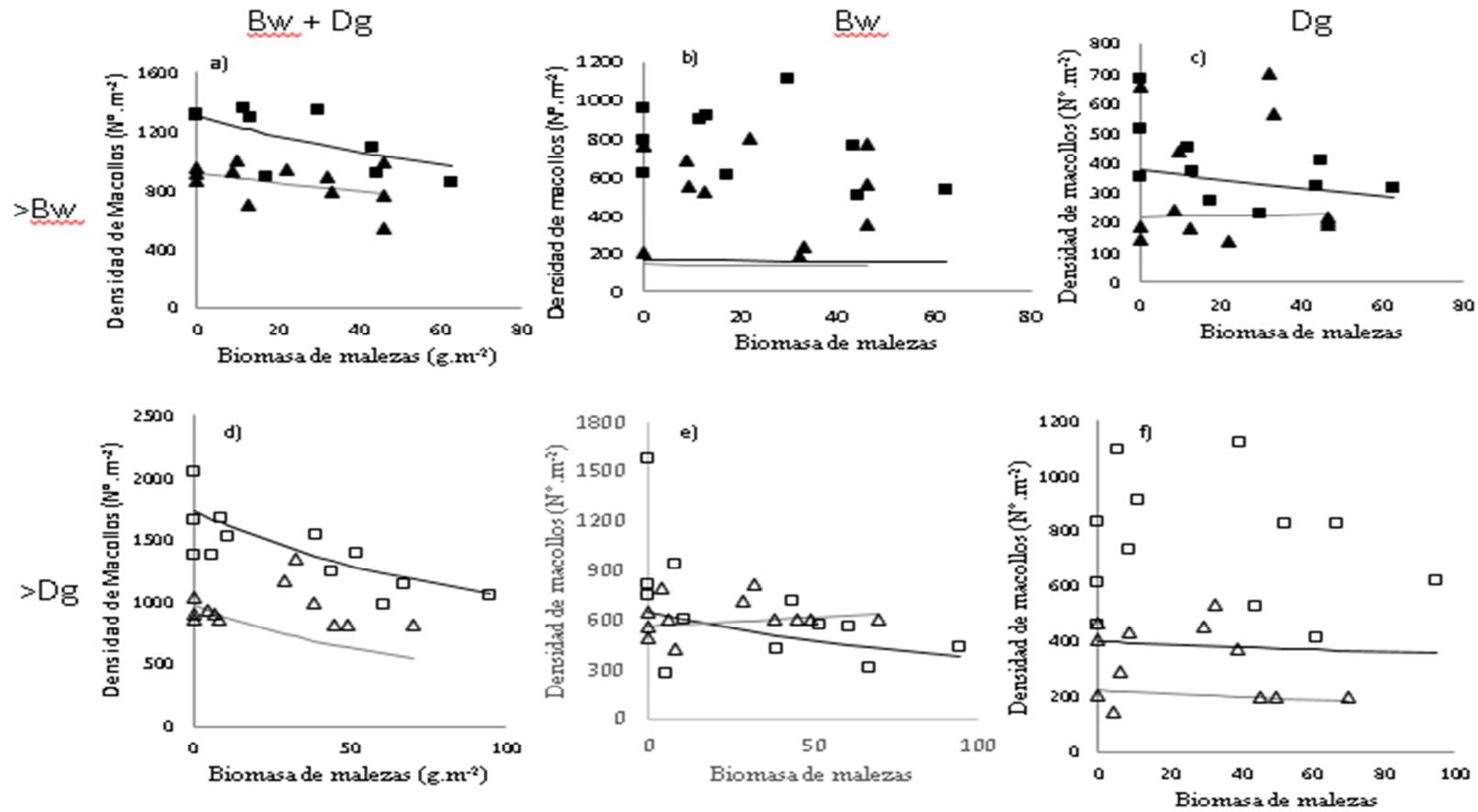


Figura 2.4. Densidad de macollos ($N^{\circ}m^{-2}$) cuando Bw predominante de a) Bw + Dg; b) Bw; c) Dg. Densidad de macollos ($N^{\circ}m^{-2}$) cuando Dg dominante de d) Bw + Dg; e) Bw; f) Dg. Símbolo lleno representa mayor proporción de Bw. Símbolo vacío representa más proporción de Dg. Cuadrado: 123dds. Triángulo: 91dds. Línea gruesa: modelo hiperbólico estimado para 123dds. Línea delgada: modelo hiperbólico estimado para 91dds.

DISCUSION

Los resultados encontrados apoyaron nuestra primera predicción, ya que las malezas redujeron la PPNA de las gramíneas en conjunto (biomasa de láminas, biomasa de vainas y su suma, Figuras 2.3 a, d y g), independientemente de qué especie forrajera estuviera en mayor proporción. Estos resultados ponen en evidencia una vez más el efecto negativo de las malezas sobre el crecimiento de las plántulas de las especies forrajeras, que ha sido documentado en la bibliografía desde hace ya varias décadas (e.g. Blowes et al., 1986; Tozer et al., 2011b). Aunque su impacto sea diferente dependiendo de si la pastura se encuentra en estadios de establecimiento o en etapa productiva (Cebeli et al., 2010), existe consenso en que las malezas compiten con las pasturas por luz, nutrientes y humedad (Oloumi-Sadeghi et al., 1989).

Nuestros resultados también avalaron nuestra segunda predicción, ya que las malezas también afectaron significativamente la densidad de población de macollos, con la esperable disminución de la persistencia potencial de las pasturas que esto traería aparejado (Hume, 1991). La reducción de la persistencia debida a las malezas resulta interesante ya que esta propiedad ha sido definida por los propios productores como el factor más limitante en el comportamiento de las pasturas, seguido por la sequía (Kelly y Smith, 2010). Por tanto, entender la combinación de factores que definen la persistencia de las pasturas constituye un tema central para la satisfacción de quienes siembran y utilizan pasturas (Kelly y Smith, 2010).

La magnitud de la caída de la productividad y la densidad de macollos a medida que aumentó la biomasa de malezas (pendientes de las regresiones hiperbólicas obtenidas) fue mucho mayor para el componente anual que para el perenne, llevándonos a refutar la tercera de nuestras predicciones. Al contrario de nuestras predicciones, la

competencia de las malezas no afectó al componente perenne y el efecto de la biomasa de malezas no fue mayor cuando mayor fue la proporción de este último componente. Esta tendencia es sorprendente dadas las altas tasas de crecimiento de *Bromus wildenowii* Kunth durante la estación invernal (Harris, 2001; Sanderson et al., 2002), el mayor tamaño de sus plántulas, su mayor productividad y su alta habilidad competitiva (e.g. Sackville Hamilton, 2001; Aarsen, 2002), que le conferiría capacidad para establecerse rápidamente y excluir otras especies de crecimiento más lento (Sanderson et al., 2002). El hecho de que el impacto de las malezas sólo haya sido evidente en el componente anual se debería a que *Bromus wildenowii* Kunth y la maleza tienen un crecimiento más rápido que las especies perennes, pero con un período de crecimiento más corto. Como consecuencia, los ciclos de la *Bromus wildenowii* Kunth y la maleza se superponen temporalmente, coincidiendo sus períodos de mayor demanda de recursos e incrementando la competencia entre ambas (Pitelka, 1997).

Contrariamente a lo que ocurriera con el componente anual, la perennidad y el lento establecimiento de *Dactylis glomerata* explicarían el asincronismo entre sus momentos de mayor demanda de recursos y los de la maleza (Andrews et al., 1997). En efecto, *Dactylis glomerata* presenta su mayor capacidad de crecimiento hacia la primavera-verano (Velasco et al., 2001) y la maleza presenta un ciclo de crecimiento más rápido, más corto y más temprano (Pitelka, 1997). Como consecuencia, *Dg* y *B. juncea* serían complementarias en el uso de recursos (Eisenhauer, 2011). Las especies de una comunidad pueden ser complementarias en el uso de recursos debido a diferencias en sus características de crecimiento y demanda de recursos (Loreau y Hector, 2001) y a la diferenciación de nichos (Loreau, 1988; Tilman et al., 1997), ya sea en sus dimensiones temporal, espacial o química (McKane et al., 2002; Ewel, 1986). La mezcla de especies con patrones de crecimiento complementarios y compatibles entre sí

resulta en sistemas en los que se maximiza la utilización de recursos aéreos y subterráneos (Gathumbi, 2002). La complementariedad en el uso de los recursos es uno de los factores que explican porqué las comunidades más diversas suelen comportarse productivamente mejor que las menos diversas (e.g. Fox, 2005; Loreau y Hector, 2001; McKane et al., 2002).

La mayor superposición de ciclos entre la maleza y la especie anual y la complementariedad de recursos entre la primera y el componente perenne condujo no sólo a una mayor producción de macollos y por tanto a una mayor persistencia potencial cuando mayor fue la proporción de Dg, sino que este diseño también presentó una mayor PPNA, refutando de este modo la cuarta y última de nuestras predicciones propuestas. Este punto es de suma importancia, porque nos llevaría a sugerir que una mayor densidad de siembra del componente perenne significaría la obtención de pasturas más persistentes y más productivas.

Tal como sugería la literatura (e.g. Gatti et al., 2013), la especie anual mostró un mayor peso de macollos en ausencia de malezas (ordenadas al origen de Bw significativamente mayores que las de Dg, para ambos diseños de siembra) carácter asociado con una mayor habilidad competitiva por luz (Hazard y Ghesquiére, 1995; Nurjaya y Tow, 2001) y productividad potencial (Surgiyama, 1995; 1999). Sin embargo, el mayor peso de macollos del componente anual no se tradujo en una mayor PPNA cuando mayor fuera su proporción en la pastura, porque este mayor peso por macollos no alcanzó a compensar la caída en la densidad de macollos a lo largo del gradiente de biomasa de malezas, no cumpliéndose por tanto la ley de los $-3/2$ enunciada por Yoda et al. (1963). Por el contrario, ambas variables disminuyeron a medida que aumentó la biomasa de malezas (Figura 2.3). Entonces, tal como ocurriera con altas presiones de pastoreo (Matthew et al., 1995), no se evidenció la compensación plástica dentro de

cualquiera de las dos especies entre tamaño y densidad de gramíneas a medida que aumentó la biomasa de malezas.

En cambio, la compensación entre tamaño y densidad de macollos se cumplió al compararlas dos especies estudiadas. Estudios anteriores documentaron que, a pesar de su menor tamaño de macollos, Dg no mostró una mayor densidad de macollos que Bw porque Dg tiene un crecimiento balanceado entre los principales centros meristemáticos, mientras que Bw tiene una mayor actividad en el meristema terminal (Gatti et al., 2013). Esto se explicaría por la mayor proporción de hojas en activo crecimiento en los macollos más jóvenes de Dg (Gatti et al., 2013), lo que determina una menor proporción de carbono exportable hacia el llenado de sitios (Berone et al., 2007). Sin embargo, nosotros encontramos que las pasturas con mayor proporción de Dg produjeron más macollos que las que tenían más Bw y por lo tanto tendrían una mayor persistencia potencial (Figura 2.3.a). Estos resultados refuerzan la idea de que las especies perennes poseen una mayor prioridad respecto a las anuales en cuanto a la partición de carbono hacia la producción de macollos (e.g. Garnier, 1992, Robson et al., 1988).

CONCLUSIONES

- (1) Los resultados avalaron la primera predicción planteada, ya que las malezas disminuyeron la productividad de las pasturas
- (2) Los resultados también avalaron nuestra segunda predicción, ya que las malezas también redujeron la persistencia potencial de las pasturas.
- (3) Nuestra tercera predicción fue refutada, porque –a pesar de su mayor habilidad competitiva- la componente anual (Bw) fue proporcionalmente más afectada por la biomasa de malezas que la perenne (Dg).

(4) Las pasturas con mayor proporción del componente perenne no presentaron una mayor densidad de macollos y por tanto una mayor persistencia potencial, sino que también fueron más productivas.

		Densidad Observada			Densidad Deseada			Biomasa final		
		R ²	F	p	R ²	F	p	R ²	F	p
Bw	L	0,08	0,95	0,4013	0,16	1,95	0,1671	0,11	1,3254	0,2870
	V	0,27	3,85	0,0377*	0,42	7,73	0,0030**	0,501	10,57	0,00066**
	B	0,45	8,68	0,0018**	0,60	15,70	<0,0001**	0,3318	3,38	0,0129*
	M	0,31	4,79	0,0194*	0,31	4,65	0,0213*	0,19	2,47	0,1085
	B/M	0,15	1,92	0,1712	0,31	4,68	0,0209*	0,45	8,812	0,001664**
Dg	L	0,19	2,44	0,1115	0,33	5,08	0,0158*	0,39	6,87	0,005**
	V	0,08	0,95	0,4013	0,16	1,95	0,1671	0,51	10,96	0,0005**
	B	0,13	1,53	0,2405	0,23	3,14	0,0643	0,48	9,88	0,000944**
	M	0,43	7,86	0,0028**	0,43	7,83	0,0029**	0,64	10,97	0,0000196**
	B/M	0,61	16,54	<0,0001**	0,61	16,5	<0,0001	0,12	1,48	0,2480
Bw + Dg	L	0,50	10,41	0,0007**	0,50	10,50	0,0007**	0,42	7,74	0,003**
	V	0,49	9,92	0,0009**	0,49	9,95	0,0009**	0,67	21,77	0,000007568**
	B	0,37	6,28	0,0073**	0,37	6,30	0,0072**	0,58	14,985	0,0000904**
	M	0,02	0,24	0,7910	0,14	1,65	0,2153	0,72	27,689	0,000001294**
	B/M	0,37	6,28	0,0073**	0,49	10,14	0,0008**	0,37	6,39	0,0067**

Anexo. Coeficiente de determinación (R²), resultados del ANOVA (F y p) para las variables analizadas, en función de las densidades sembradas y logradas y la biomasa de malezas. B= Biomasa total; B/M= Peso de macollos. *alfa<0.05; ** alfa <0.01.

Capítulo 3

Efecto de las malezas sobre el valor nutritivo de gramíneas templadas

INTRODUCCION

El valor nutritivo del forraje está relacionado con su capacidad para cubrir los requerimientos de los animales de manera que éstos puedan expresar su capacidad productiva (Agnusdei, 2007b; Paterson et al., 1994; Blaxter, 1965). Las etapas de crecimiento, las condiciones ambientales, la especie de gramínea, el manejo de la defoliación y los distintos órganos de las plantas producen una gran variación en la calidad de las pasturas (e.g. Buxton et al., 1995). Por ejemplo, numerosas evidencias sugieren que las especies anuales tienen mayor calidad de forraje que las perennes (e.g. Van Arendon y Poorter, 1994; Muller y Garnier, 1990; Vadivello, 2000). Sin embargo, algunas investigaciones más recientes muestran resultados contrarios en favor de las especies perennes (e.g. Turner et al., 2006) o no encuentran diferencias entre ambos grupos funcionales (e.g. Burns et al., 2015; Lardner et al., 2013; Tharmaraj et al., 2008).

Por otra parte, es conocido que la competencia ejercida por las malezas por el recurso luz es tanto o más importante que la ejercida a nivel subterráneo por nutrientes y agua (e.g. Wilson, 1988) y puede llegar a influir negativamente tanto sobre la producción de forraje como sobre su valor nutritivo (e.g. Kephart y Buxton, 1993; Lin et al., 2001). Existen tres efectos contrapuestos del sombreado sobre la calidad del forraje. En primer lugar, la mayoría de las plantas son capaces de cambiar sus patrones de partición de carbono en respuesta a cambios en la calidad de luz (Aphalo y Ballaré, 1995), aumentando su relación tallo/hoja debido a la elongación de los entrenudos (e.g. Kephart et al., 1992; Kephart y Buxton, 1993) y disminuyendo la proporción de láminas foliares en el transcurso de un período de acumulación de forraje (Agnusdei, 2007). Dado que la proporción de hojas o foliosidad se relaciona comúnmente con una mayor

calidad del forraje (Agnusdei, 2007), un aumento de la relación tallo/hoja atribuible al sombreado se traduciría entonces en una menor calidad de forraje.

En segundo lugar, el sombreado podría, por el contrario, afectar positivamente la calidad del forraje a través del aumento del área foliar específica (AFE), definida como la relación entre el área foliar y el peso de las hojas (Meziane y Shipley, 1999). En ambientes sombreados, las especies con hojas más delgadas tienden a tener hojas con >AFE y mayor contenido hídrico foliar, que generalmente se asocia directamente con el contenido de mesófilo e indirectamente con el de epidermis, tejidos vasculares y esclerénquima (Garnier y Vancaeyzeele, 1994). Por lo tanto, dado que el mesófilo es altamente digestible (Garnier y Vancaeyzeele, 1994) y los otros tejidos se degradan más lentamente (Van Arendon y Poorter, 1994; Vadivello, 2000), al aumentar el AFE debido al sombreado aumentaría la calidad del forraje, provocando un efecto contrario al de la elongación de los entrenudos antes mencionado.

En tercer lugar, bajo el nombre de curva de dilución de nitrógeno, se describe la declinación de la concentración de nitrógeno a medida que la materia seca se acumula a través del tiempo en cultivos y pasturas templadas (e.g. Leigh y Johnston, 1985; Lemaire y Gastal, 1997; Marino et al., 2004). Según esta ley, la concentración del nitrógeno en los tejidos vegetales disminuye a medida que avanza el crecimiento del cultivo (e.g. Leigh y Johnston, 1985). Esta dilución está basada en el aumento de la proporción del componente estructural, de menor concentración relativa de nitrógeno (e.g. Belanger y Gastal, 1999). Esta relación negativa entre rendimiento y contenido de proteína ha sido muchas veces descripta en función del tiempo (Belanger y Gastal, 1999) y varía entre especies y condiciones de crecimiento (Jeffrey, 1988). Entonces, en la medida que la competencia de las malezas haga disminuir la relación hoja/ tallo, aumente el AFE y reduzca la PPNA, sus efectos serán contrapuestos ya que el primer

factor está asociado a una pérdida de calidad, mientras que el segundo y el tercero están asociados a un aumento de la calidad.

Esta tesis se enfocará en la calidad de las láminas, sobre la cual se espera que la competencia de las malezas tenga un efecto positivo ya que sólo está afectado por el aumento del AFE y la disminución de la PPNA. Si la calidad forrajera de las especies que componen una pastura polifítica fuera afectada por las malezas, éstas tendrán un efecto directo sobre el contenido de FDN y PB de cada especie (que disminuiría y aumentaría respectivamente). Por otra parte, si la competencia ejercida por las malezas afectara la proporción en que se encuentran las distintas especies en la pastura, y éstas tuvieran distinta calidad forrajera, las malezas tendrían un efecto indirecto sobre la calidad de las pasturas. La conjunción de los efectos directos y los indirectos determinará el efecto neto de las malezas sobre la calidad forrajera promedio de la pastura como un todo. Un modelo similar fue utilizado por Golluscio *et al.* (2009) para evaluar el efecto neto del pastoreo sobre los contenidos edáficos de nitrógeno y carbono en la estepa patagónica.

La **hipótesis general** del presente capítulo es que las malezas en las pasturas afectan directa e indirectamente su calidad, de tal forma que su efecto neto consistirá en un aumento en el %PB proporcionalmente mayor cuanto mayor sea la proporción del componente anual.

Las predicciones que se proponen en este capítulo son:

Hipótesis 3.1. Al aumentar la biomasa de malezas, se incrementa el %PB y disminuye el %FDN de cada una de las especies que componen la pastura (efectos directos).

Hipótesis 3.2. Al aumentar la biomasa de malezas, se incrementa la proporción del componente anual, que tiene <PB y >FDN que el perenne (efecto indirecto)

Hipótesis 3.3. Al aumentar la biomasa de malezas, se incrementa el %PB proporcionalmente más cuando mayor sea la proporción del componente anual (efecto neto).

MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se llevó a cabo en la estación experimental Área Metropolitana de Buenos Aires del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ubicada en el partido de Castelar, provincia de Buenos Aires (Latitud: 34.6 Sur Longitud: 58.6 Oeste). Se trabajó sobre un lote de una hectárea cuyo suelo es un argiudol típico. Dada la deficiencia de fósforo, se fertilizó a la siembra con una dosis de 55 kg P/ha. El ensayo propiamente dicho se extendió desde el 15 de mayo hasta el 15 de septiembre de 2015 (123 días).

Se sembraron manualmente 1700 semillas de las especies forrajeras viables.m⁻² en 24 parcelas de 1.5 m² de superficie. Cada parcela tuvo siete líneas de siembra, separadas entre sí por 0,18cm, cuatro de gramíneas alternadas con tres de leguminosas. Las líneas de gramíneas tuvieron una de dos posibles combinaciones de densidades de gramíneas: 35% *Bromus willdinowii* (Bw; especie anual) + 15% de *Dactylis glomerata* (Dg; especie perenne) (>Bw) ó 15% de *Bromus wildenowii* Kunth + 35% de *Dactylis glomerata* (>Dg). Las 850 semillas por m² remanentes correspondieron a *Trifolium pratense* (Trébol rojo). En las entrelíneas de cada micro-parcela se sembraron manualmente una de cuatro densidades de una maleza anual de ciclo OIP (*Brassica*

juncea, semillas provistas por el Laboratorio de Semillas de la FAUBA): Nula, Baja, Media y Alta (0, 40, 80 y 120 plántulas por metro cuadrado respectivamente). Tal como fue descrito en el segundo capítulo, forrajeras y malezas fueron sembradas simultáneamente, a fin de que su crecimiento conjunto simulara las condiciones reales de campo.

A los 123 días de la siembra se cosechó la biomasa aérea de la porción central de la parcela con un marco de 50 cm x 50 cm a fin de eliminar el efecto del borde. Se incluyeron las dos hileras centrales de gramíneas y la hilera central de la leguminosa. La biomasa de gramíneas cosechada se separó en las especies sembradas (diferenciando láminas de vainas en las dos gramíneas). Láminas y vainas fueron secadas en estufa a 65° durante 48hs. Las láminas de las gramíneas fueron remitidas al Laboratorio de Nutrición Animal (FAUBA) para analizar la concentración de fibra soluble en detergente neutro (FDN) (Van Soest y Wine, 1967) y la de proteína bruta (PB) (Kjeldahl, 1983). Nos concentramos en analizar exclusivamente las láminas porque de nuestro marco teórico se deducía un efecto positivo de las malezas sobre su calidad pero un efecto no tan claro sobre la calidad global de los vástagos aéreos. Por otra parte, si bien el valor nutritivo de distintas especies forrajeras ha sido extensamente estudiado en términos de FDN y DMS a nivel de canopeo en su conjunto (e.g. Scheneiter et al., 2016), las láminas constituyen la fracción más atractiva para los hervíboros (Insúa et al., 2017) y su valor nutritivo ha sido relativamente poco estudiado (e.g. Avila et al., 2010; Agnusdei et al., 2011; Di Marco et al., 2013).

Para analizar el efecto de las malezas sobre la calidad de las gramíneas que componen la pastura, se realizaron tres regresiones: para evaluar el efecto directo de las malezas sobre el contenido de PB y FDN de cada gramínea componente de la pastura (ΔP_D y ΔP_B , Ecuación 1), se realizó una regresión lineal entre el contenido de FDN o PB

en función de la biomasa de malezas, para cada especie y diseño de siembra. Para cuantificar el efecto indirecto de las malezas sobre la calidad del forraje, es decir en cuánto se modifica la proporción en biomasa de cada componente respecto de la biomasa de $Bw + Dg$ a medida que avanza la biomasa de malezas (Δq_D y Δq_B , Ecuación 1), se realizó primero un ANCOVA con la biomasa de malezas como covariable a fin de analizar las diferencias en el contenido de FDN y PB entre ambas especies bajo cada uno de los diseños independientemente de la biomasa de malezas. Luego se realizó una regresión lineal entre la proporción de Dg en la biomasa de gramíneas y la biomasa de malezas. Para cuantificar el efecto neto, es decir en qué medida que se modificaron los valores de PB y FDN promedio de la pastura a medida que aumentó la biomasa de malezas, se realizó una regresión lineal entre el contenido promedio de FDN y PB y la biomasa de malezas (ΔE , Ecuación 1).

Ecuación 1

$$\Delta E_i = [(q_{Di} \cdot P_{Di}) - (q_{D0} \cdot P_{D0})] + [(q_{Bi} \cdot P_{Bi}) - (q_{B0} \cdot P_{B0})]$$

Efecto de la densidad de malezas sobre la calidad del forraje producido, donde:

ΔE_i = Efecto neto de la densidad de malezas i sobre el %PB o %FDN promedio de la pastura.

q_{Di} = Proporción de *Dactylis glomerata* para el nivel de malezas i

P_{Di} = Concentración de FDN o PB de Dg para el nivel de malezas i .

q_{Bi} = Proporción de *Bromus wildenowii* Kunth para el nivel de malezas i

P_{Bi} = Concentración de FDN o PB de Bw para el nivel de malezas i

q_{D0} = Proporción de Dg para el nivel de malezas 0

P_{D0} = Concentración de FDN o PB de Dg para el nivel de malezas 0.

q_{B0} = Proporción de Bw para el nivel de malezas 0.

P_{B0} = Concentración de FDN o PB de Bw para el nivel de malezas 0.

Δ_{PD} = $P_{Di}-P_{D0}$ = Efecto directo sobre Dg.

Δ_{PB} = $P_{Bi}-P_{B0}$ = Efecto directo sobre Bw

Δ_{qD} = $q_{Di}-q_{D0}$ = Efecto indirecto sobre Dg.

Δ_{qB} = $q_{Bi}-q_{B0}$ = Efecto indirecto sobre Bw.

RESULTADOS

Efectos directos

La biomasa de malezas afectó el contenido de PB del componente anual, de manera diferencial según cuál fuera la especie dominante. El nivel de PB de *Bromus wildenowii* Kunth aumentó con la biomasa de malezas cuando *Dactylis glomerata* fue dominante pero no cuando la dominante fue *Bromus wildenowii* Kunth (Figura 3.1. a). La biomasa de malezas no afectó directamente el %PB del componente perenne bajo ninguno de los dos arreglos de siembra (Figura 3.1 b). Por otra parte, el %FDN no fue afectado por la biomasa de malezas en ninguna de las dos especies, cualquiera fuera su proporción en la pastura (Figura 3.1. c y d).

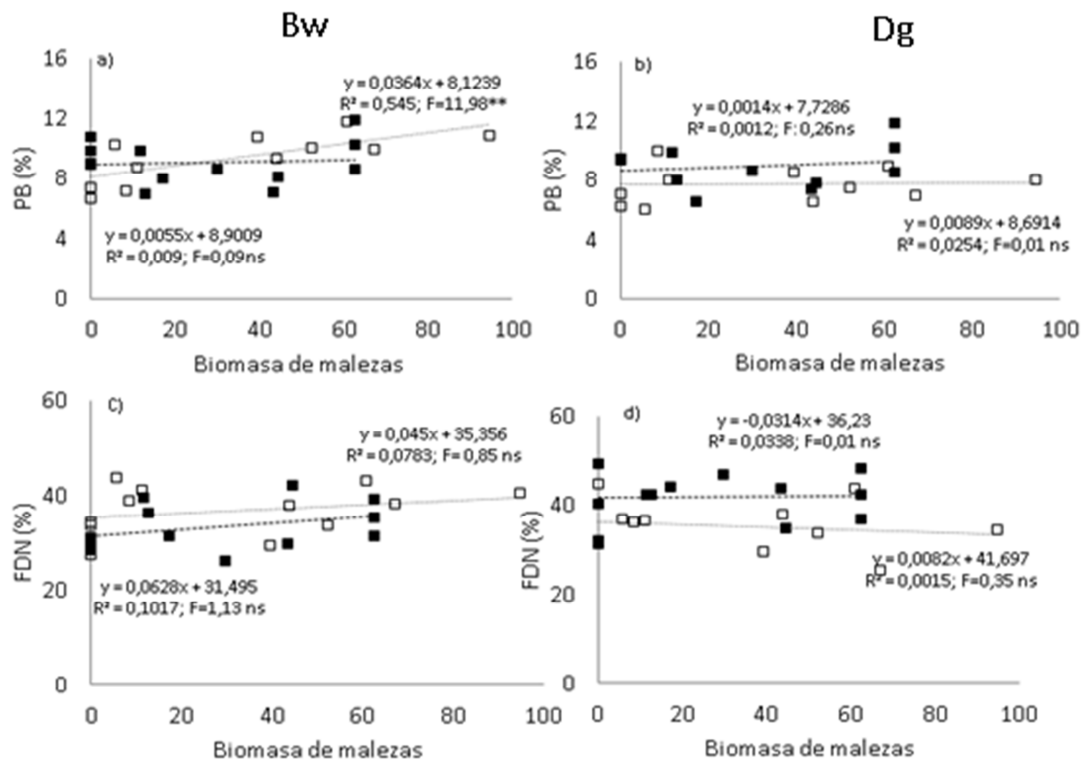


Figura 3.1. Efecto directo de la biomasa de malezas sobre el contenido de proteína bruta (PB) de (a) Bw b) Dg y sobre el contenido de Fibra soluble en detergente neutro (FDN) de (c) Bw; (d) Dg. Cuadrado lleno: >Bw; Cuadrado vacío: >Dg. Se consignan los modelos de regresión lineal para cada curva, incluyendo el coeficiente de determinación (R^2) y la F. * $p < 0.05$; ** < 0.0001 .

Efectos indirectos

Independientemente de la biomasa de malezas y tal como se esperaba, las láminas de Bw tuvieron más PB que las de Dg y lo contrario ocurrió con la FDN ($p < 0.05$) (Figura 3.2). En este último caso, ambas especies tendieron a tener valores más altos cuando estaban en menor proporción en la mezcla (Figura 3.2).

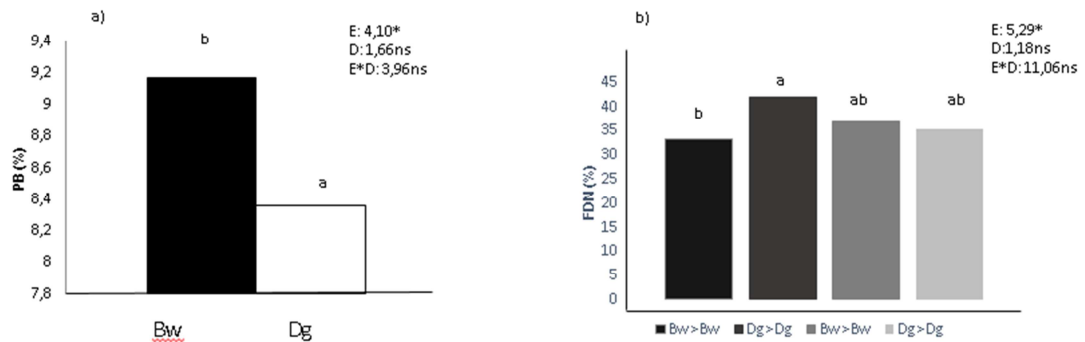


Figura 3.2. Contenido de a) PB (%) y b) FDN (%); por especie (Bw, barras más oscuras ó Dg, barras más claras) y para cada diseño (>Bw ó >Dg), con la biomasa de malezas como covariable. Barra gris oscura: >Bw; Barra gris clara: >Dg. En el extremo superior derecho de cada panel se consignan los resultados del ANCOVA. E: Especie. D: Diseño. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

Tal como lo discutimos en el capítulo anterior, la biomasa de malezas redujo significativamente la PPNA de *Bromus wildenowii* Kunth en ambos diseños de siembra (Figs. 2.2 e, h), excepto en el caso de las láminas Fig. 2.2 a). En cambio, la PPNA de *Dactylis glomerata* (en el caso de sus vainas y de la suma de vainas y láminas) se redujo a medida que aumentó la biomasa de malezas (Figs 2.2. f, i). Sin embargo, pese a que la biomasa de malezas afectó diferencialmente la PPNA de ambas especies, no modificó significativamente la proporción del componente perenne en ninguno de los dos diseños de siembra (Figura 3.3 c). La proporción de Dg no fue significativamente mayor en ausencia de malezas (comparación de ordenadas al origen, $t_{\text{calculado}}=0.586 < t_{\text{crítico}}=1.7959$) ni disminuyó relativamente más en ninguno de los dos diseños respecto del otro (comparación de pendientes, $t_{\text{calculado}}=0.05 < t_{\text{crítico}}=1.7959$) (Figura 3.3).

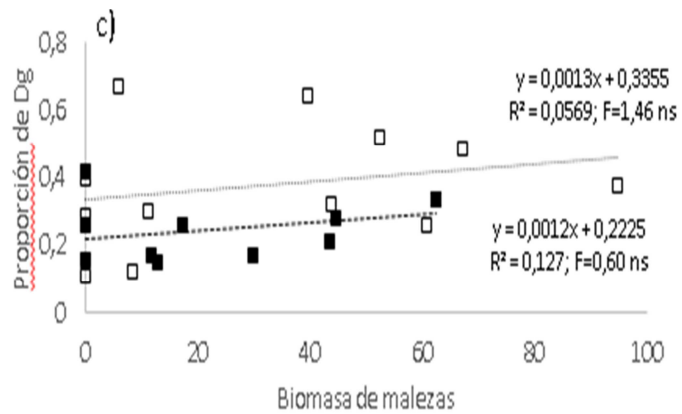


Figura 3.3. Proporción del Pasto ovido para ambos diseños de siembra, con los datos transformados a arcoseno. Símbolo lleno: >Bw; símbolo vacío >Dg. Sólo se consignan los valores de F de todos los efectos simples más las interacciones significativas. Se compararon los modelos de regresión lineal para cada curva, incluyendo el coeficiente de determinación (R^2) y la F. * $p < 0.05$; ** < 0.0001

Efecto Neto

Dada la ausencia de efectos indirectos de las malezas sobre la proporción de PPNA de las dos especies (Figura 3.3.c), el efecto neto copió lo que sucedió con el efecto directo (Figura 3.1). Cuando la especie anual estuvo en menor proporción inicial, el %PB aumentó al aumentar la biomasa de malezas fue máxima. En cambio, el %PB no fue afectado por las malezas cuando la especie anual era la dominante (Figura 3.4.a). El contenido de FDN no se vio afectado significativamente por la biomasa de malezas, fuera cual fuera la gramínea dominante (Figura 3.4. b).

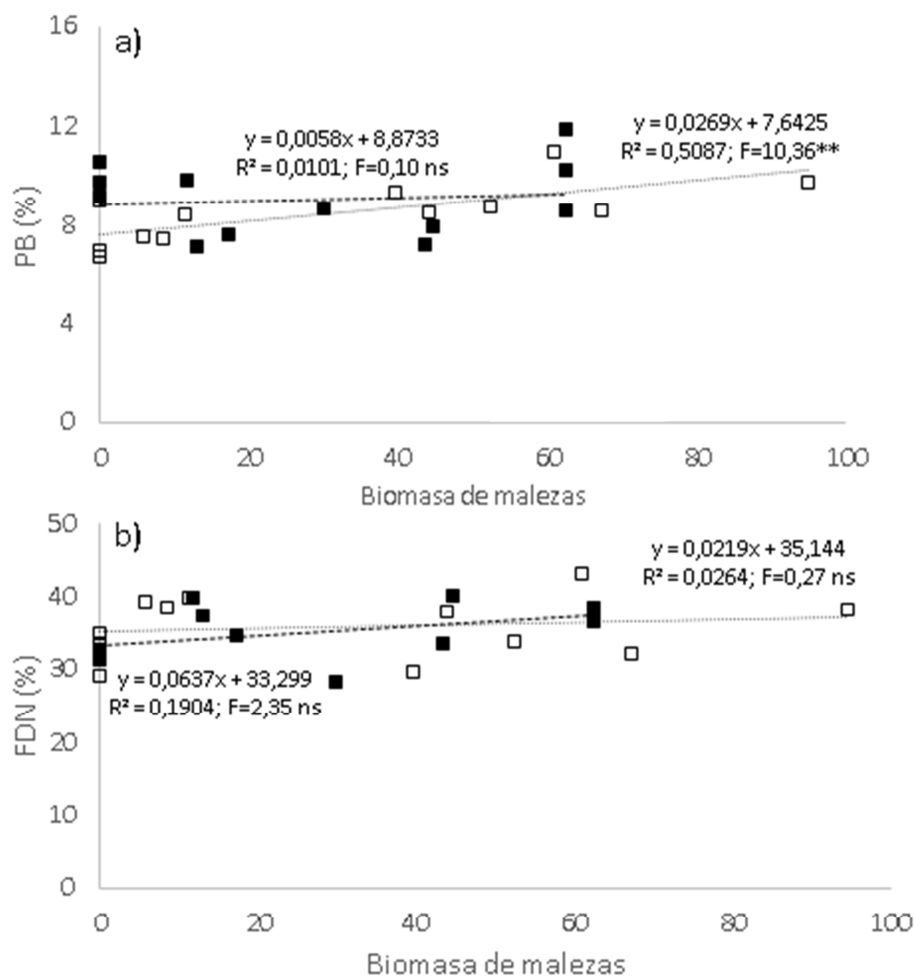


Figura 3.4. a) Efecto neto de la biomasa de malezas sobre el contenido de Proteína bruta (PB). b) Efecto neto de las malezas sobre el contenido de FDN. Símbolo lleno: Bw dominante. Símbolo vacío: Dg dominante. Se consignan las respectivas regresiones lineales, con los respectivos valores de R^2 y F. * $p < 0.05$; ** < 0.0001 .

Para comparar la magnitud del efecto de la biomasa de malezas sobre la PPNA y el %PB, a partir de las regresiones obtenidas para cada especie x diseño se estimó la PPNA y el %PB en ausencia de malezas (y_0) y bajo la máxima biomasa observada de malezas (y_1). Luego se calculó el cociente y_1/y_0 para observar la magnitud de la caída de PPNA y la del aumento del %PB (Tabla 3.1). La magnitud de la reducción de la PPNA fue siempre mucho mayor al aumento del %PB.

	PPNA		PB	
	Bw	Dg	Bw	Dg
>Bw	2,21	1,90	0,96	0,98
>Dg	2,27	1,34	0,78	0,91

Tabla 3.1. Cociente entre la PPNA ($\text{KgMS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) y la PB (%) estimadas a partir de la regresión para cada especie x diseño, entre la máxima biomasa observada de malezas (y_1) y la ausencia de malezas (y_0).

Como consecuencia, las malezas determinaron una caída tanto del contenido de Proteína Bruta (PB) como del contenido de FDN, ambos expresados en g/m^2 (Figura 3.5), aunque la caída de PB solo fue significativa en el caso de Dg (Figura 3.5.b). Por su parte, en ningún caso se encontró una caída significativa en el del contenido de FDN (Figuras 3.5 b y d), pero tanto Bw como Dg tuvieron mayor FDN por m^2 cuando >Dg.

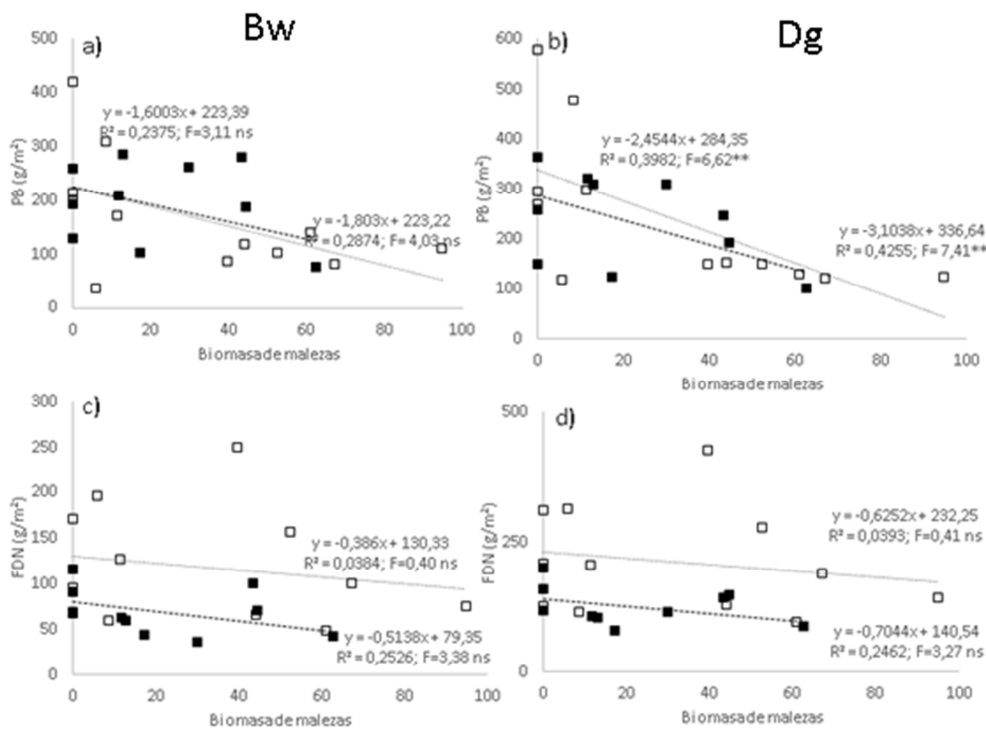


Figura 3.5. Efecto neto de las malezas sobre el contenido de Proteína Bruta (PB) y sobre el contenido de Fibra en Detergente Neutro (FDN) expresado en gramos por metro cuadrado (g/m^2) en Bw (a,c) y Dg (b, d).

Por otra parte, como la biomasa de malezas redujo significativamente la PPNA de Bw cuando ésta estuvo en menor proporción, en este caso el contenido de PB

aumentó (Figura 3.6.a y b). Esto sugiere que probablemente el aumento de la calidad de *Bromus willdenowii* Kunth –cuando estuvo en menor porcentaje- a medida que aumentó la biomasa de malezas pudo haber estado mediado, al menos en parte, por el efecto negativo de las malezas sobre su acumulación de biomasa.

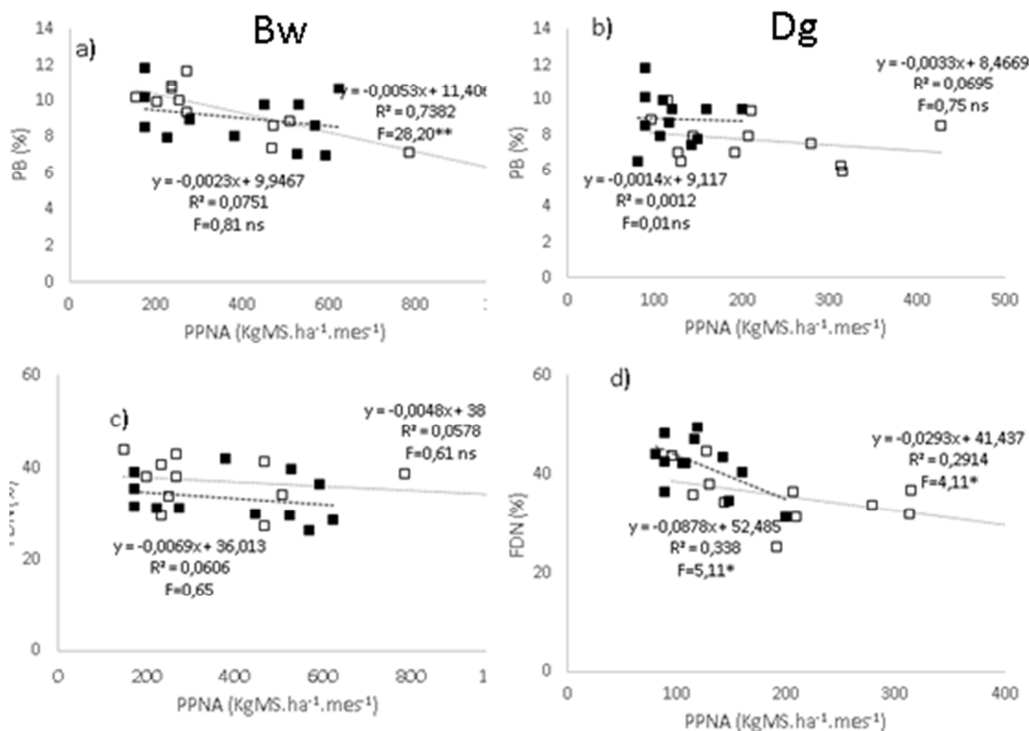


Figura 3.6. Evolución del %PB en función de la PPNA de a) *Bromus willdenowii* Kunth b) *Dactylis glomerata*. Evolución del %FDN en función de la PPNA de c) Bw d) Dg. Cuadrado lleno: >Bw; Cuadrado vacío: >Dg

DISCUSIÓN

A través de la relación inversa entre la PPNA y el %PB explicado por la ley de dilución del nitrógeno (e.g. Marino et al., 2004; Lemaire y Gastal, 1997; Leigh y Johnston, 1985), la biomasa de malezas aumentó en forma directa el %PB, avalando nuestra primera hipótesis, aunque sólo parcialmente ya que este aumento fue significativo sólo para Bw y cuando estuvo en menor proporción en el arreglo de siembra. Este aumento de la %PB de las láminas también podría explicarse porque el sombreado puede haber afectado positivamente la calidad del forraje a través del aumento

del AFE (Meziane y Shipley, 1999; Garnier y Vancaeyzeele, 1994; Van Arendon y Poorter, 1994), variable que no medimos.

Aunque el %FDN pareciera más estable que el %PB respecto de la acumulación de PPNA (Figura 3.6. b) y d)), se registró una reducción del %FDN en *Dactylis glomerata* cuando fue expresado en función de la PPNA acumulada. Por tanto, la calidad de esta especie también se vio levemente favorecida debido a la biomasa de malezas. Este efecto es sorprendente porque las concentraciones de PB y FDN están normalmente correlacionadas negativamente. Esta relación inversa entre ambos atributos ocurre porque suele aumentar la proporción de tejidos estructurales, más fibrosos, a medida que las plantas envejecen (e.g. Lemaire y Gastal, 1997; Leigh y Johnston, 1985) a expensas de una menor concentración de nitrógeno (e.g. Greenwood et al., 1986; Leigh y Johnston, 1985). En nuestro ensayo no se detectó tal correlación negativa para ninguna de las especies, bajo ninguno de los diseños (datos no mostrados), probablemente porque el ensayo tornó a su fin cuando las plantas no habían iniciado aún su etapa reproductiva y no se había alcanzado aún una cobertura total del suelo. De hecho, según la escala de Zadoks et al. (1994), que muestra los estados fenológicos y su momento de ocurrencia desde la siembra identificados mediante la observación de la morfología externa, se considera que a los 123 días desde la siembra Bw está recién produciendo nudos en el tallo principal (encañado), marcando de ese modo el inicio de la inducción de la floración. En el caso de Dg el estadio que se corresponde con el momento de la cosecha es anterior porque, a modo de ejemplo, tiene un requerimiento de acumulación de tiempo térmico a germinación mucho mayor que Bw (208-319°C - según el cultivar de Dg - versus 162°C en caso de Bw) (Mott et al., 2000).

Tal como se esperaba, independientemente de la biomasa de malezas, Bw tuvo más PB y menos FDN que Dg. No se encontraron diferencias entre los dos diseños para PB(%), aunque ambas especies mostraron más FDN cuando estuvieron en menor proporción en la mezcla (Figura 3.2). Sorpresivamente, nuestros datos no nos permitieron avalar nuestra segunda hipótesis porque la biomasa de malezas afectó proporcionalmente más la PPNA de la especie anual (Bw) que la de la especie perenne (Dg), pese a la alta habilidad competitiva por luz (Surgiyama y Nakashima, 1995; Sugiyama, 1999) y la rápida velocidad de crecimiento de la primera (Sanderson et al., 2002) y a la baja habilidad competitiva de la segunda (Nurjaya y Tow, 2001) (Figura 3.4). Como discutiéramos en el capítulo 2, la falta de efecto de las malezas sobre la especie perenne podría deberse a que ambas especies son complementarias en el uso de recursos (Eisenhauer, 2012). En efecto, el Pasto ovillo presenta su mayor capacidad de crecimiento hacia la primavera-verano (Velasco et al., 2001) y la maleza presenta un ciclo de crecimiento más rápido, más corto y más temprano (Pitelka, 1997), mucho más superpuesto con el ciclo de la especie anual, que por eso fue más afectada por la competencia de la maleza.

Debido a la combinación hallada entre los efectos directos e indirectos, nuestra tercera y última hipótesis pudo ser avalada sólo parcialmente. Por un lado, las malezas no perjudicaron directamente la calidad del forraje sino que la beneficiaron (mayor %PB cuando Bw se encontró en baja proporción y falta de efecto directo sobre el %FDN). Por otro, la biomasa de malezas no modificó la proporción del componente anual – la especie de mayor %PB- y por lo tanto el efecto benéfico de las malezas sobre la calidad no resultó más notorio cuando la especie anual fue dominante. Es de destacar, además, que el escaso efecto de las malezas sobre el %PB no fue suficiente para contrarrestar su efecto negativo sobre la PPNA, de mayor magnitud (Tabla 3.1.), lo

que derivó en una caída tanto de la PB como de la FDN en términos de gramos/m² (Figura 3.5).

CONCLUSIONES

- (1) Dada la relación inversa entre PPNA y %PB y la caída significativa de PPNA del componente anual cuando éste estuvo en menor proporción, la biomasa de malezas sólo tuvo un efecto directo positivo sobre la concentración de PB de la especie anual, y cuando ésta estuvo en menor proporción en la pastura. No afectó en cambio el %FDN de ninguna de las dos especies estudiadas.
- (2) La biomasa de malezas afectó en mayor proporción a Bw que a Dg, pero no modificó la relación Bw/Dg.
- (3) Como consecuencia de la inexistencia del efecto indirecto esperado, la biomasa de malezas aumentó la concentración de PB de la pastura tomada como un todo sólo cuando la especie anual (de mayor %PB) estuvo en menor proporción y disminuyó la concentración de FDN del componente perenne, no encontrándose entonces la relación negativa entre ambas características usualmente documentada.
- (4) La biomasa de malezas tuvo mayor impacto sobre la producción de forraje que sobre su calidad.
- (5) Como no se agregó N en una época de importante deficiencia de N en general y en particular en un suelo con bajo % de M.O, se generó una deficiencia en la nutrición nitrogenada. Esto puede haber generado una importante modificación en la dinámica del crecimiento y sobre todo del % PB. Este supuesto aparece corroborado con los bajos valores de %PB de láminas presentados.

Capítulo 4.

Conclusiones generales.

La producción agropecuaria descansa fuertemente en el uso de tecnologías de insumos (Soule *et al.*, 1990). En los últimos años, ha habido un interés creciente en aproximaciones más racionales y objetivas relacionadas con el control de malezas (O'Donovan, 1996; Van der Werf, 1996). Dicho interés obedece a las consecuencias ambientales negativas del uso de herbicidas (e.g. Van der Werf, 1996) y a la aparición de resistencia a estos productos en diversas malezas (O'Donovan, 1996). Sin embargo, muchas veces la toma de decisiones se restringe a optimizar el uso de dichos agroquímicos y aún no han sido desarrollados sistemas que tomen en cuenta una visión más amplia del problema (Kemp, 1996). En el caso particular de los sistemas pastoriles, el proceso de intensificación ganadera asociada a la expansión de la agricultura ha favorecido también la generalización del control químico de malezas (Frank y Viglizzo, 2010).

La evaluación de los cultivares de las especies forrajeras suele limitarse a cuestiones relacionadas con su rendimiento y calidad (Brazendale *et al.*, 2011). Sin embargo, además de las pérdidas de rendimiento y valor nutritivo debidas a la competencia por las malezas, la pobre persistencia de las especies sembradas en una pastura y su reemplazo por malezas, menos productivas, es una preocupación para los productores (Tozer *et al.*, 2011b). Ambos parámetros pueden verse afectados por las malezas (Green *et al.*, 2006). Si bien se ha generado mucha información sobre varios de los factores que afectan la productividad y/o persistencia de las pasturas, aún es escasa la información acerca del impacto de las malezas sobre dichas variables (Tozer *et al.*, 2011b) o sobre la calidad forrajera de las pasturas (e.g. Lin *et al.*, 2001). En este marco, el aporte original de esta tesis ha sido el de determinar el impacto de la densidad de las malezas invernales sobre la productividad, persistencia y valor forrajero de pasturas templado- húmedas, con distintas proporciones de gramíneas anuales y perennes.

Los resultados de esta tesis coinciden con los antecedentes que figuran en la literatura en cuanto a que las malezas pueden reducir tanto la productividad (Tozer *et al.*, 2011b; Celebi *et al.*, 2010) como la persistencia potencial de las pasturas (Hume, 1991). El impacto de las malezas sobre este segundo atributo es de suma importancia porque ha sido catalogado como un tema central por los productores que siembran y utilizan pasturas cultivadas (Kelly y Smith, 2010). Sorpresivamente, pese al mayor peso por macollo de *Bromus willdenowii* Kunth en ausencia de malezas, las pasturas que tuvieron una mayor proporción de esta especie no sólo tuvieron una menor persistencia potencial sino que también fueron menos productivas, pese al mayor tamaño de las plántulas y las mayores tasa de crecimiento potencial y habilidad competitiva de esta especie (e.g. Harris, 2001; Sanderson *et al.*, 2002; Sackville Hamilton, 2001; Aarsen, 2002). Los motivos que explicarían estos resultados podrían ser por un lado la mayor superposición entre ciclos de crecimiento de *Bromus willdenowii* Kunth y maleza (Pitelka, 1997) y por otro, un asincronismo entre *Dactylis glomerata* y maleza (Andrews *et al.*, 1997) debido a sus diferencias en sus características de crecimiento y demandas de recursos (Loreau y Héctor, 2001), que conducen a la diferenciación de nichos (Loreau, 1988; Tilman *et al.*, 1997). Aunque la diferenciación de nichos entre especies puede adoptar diferentes escalas (McKane *et al.*, 2002; Ewel, 1986), en este caso la diferenciación pareciera ser meramente temporal. A raíz de estos resultados (mayor influencia de las malezas sobre *Bromus willdenowii* Kunth y la mayor persistencia potencial de las pasturas con mayor proporción de *Dactylis glomerata*), podría recomendarse una mayor proporción del componente perenne en las pasturas templadas comúnmente utilizadas en la región templado-húmeda de nuestro país.

La calidad de forraje ha sido afectada positivamente una vez reducida la PPNA debido a la biomasa creciente de malezas, dada la relación inversa entre la reducción de

la PPNA y el aumento del %PB enunciada por la ley del nitrógeno (e.g. Lemaire y Gastal, 1997; Leigh y Johnston, 1985): por un lado, dado que la PPNA de Bw se vio más afectada en su PPNA debido a la biomasa de malezas, este componente aumentó directamente su %PB cuando estuvo en menor proporción. Por otra parte, la biomasa de malezas no afectó indirectamente la calidad del forraje porque no modificó la proporción Bw/Dg sino que Bw (de mayor contenido relativo de PB) estuvo siempre en mayor proporción. Por tanto, las malezas no redujeron la calidad del forraje en términos netos, sino que por el contrario, la beneficiaron: el %PB aumentó ante la biomasa creciente de malezas, y disminuyó el FDN del componente perenne, pese a que suelen encontrarse relaciones inversas entre ambas variables, dada la acumulación diferencial de los tejidos conforme avanza la acumulación de biomasa en las plantas (Lemaire y Gastal, 1997; Leigh y Johnston, 1985; Greenwood et al., 1986). Esta falta de relación negativa entre ambas características de la calidad del forraje puede deberse a que se analizaron plantas que aún habiéndose establecido todavía no habían cubierto totalmente el suelo ni entrado en etapa reproductiva.

En sentido práctico, resultaría interesante conocer el efecto de las malezas sobre la persistencia de las pasturas una vez superada la fase de establecimiento (e.g. durante los primeros tres años de su vida útil). La importancia del problema de la persistencia debido al efecto de las malezas no representa un tema nuevo, sino que lleva ya unos años (Tozer *et al.*, 2011b). Una pastura persistente es aquella que -dado el alto costo de resembrar una pastura- mantiene un alto nivel de especies deseables y bajos niveles de malezas (Daly *et al.*, 1999). La pobre persistencia de las pasturas y su reemplazo por malezas, especies menos productivas y/o de menor valor nutricional para los animales, ha sido ubicado en el cuarto lugar en importancia en el sistema productivo en su

conjunto por un grupo de cien productores de bovinos de carne y de ovinos entrevistados entre 1997 y 1999 (Daly *et al.*, 1999).

En síntesis, en esta tesis se estudió el impacto de la biomasa de malezas invernales sobre la producción, la estimación de la persistencia y el valor nutritivo del forraje en pasturas integradas por gramíneas anuales y perennes. La figura 4.1 sintetiza el efecto de las malezas encontrado sobre la persistencia, productividad y valor nutritivo del forraje. Los resultados permiten afirmar que una mayor proporción de gramíneas perennes permite obtener pasturas más productivas (debido a la menor competencia entre la maleza y el Pasto ovillo) y más persistentes (explicada por la mayor densidad de macollos de este diseño). La competencia con las malezas parece haber aumentado la calidad forrajera luego de haber reducido la PPNA ($>\%PB$ e $=FDN$) y al no haber modificado la proporción Bw/Dg, aunque la proporción de Bw (de mayor $\%PB$) fue siempre mayor.

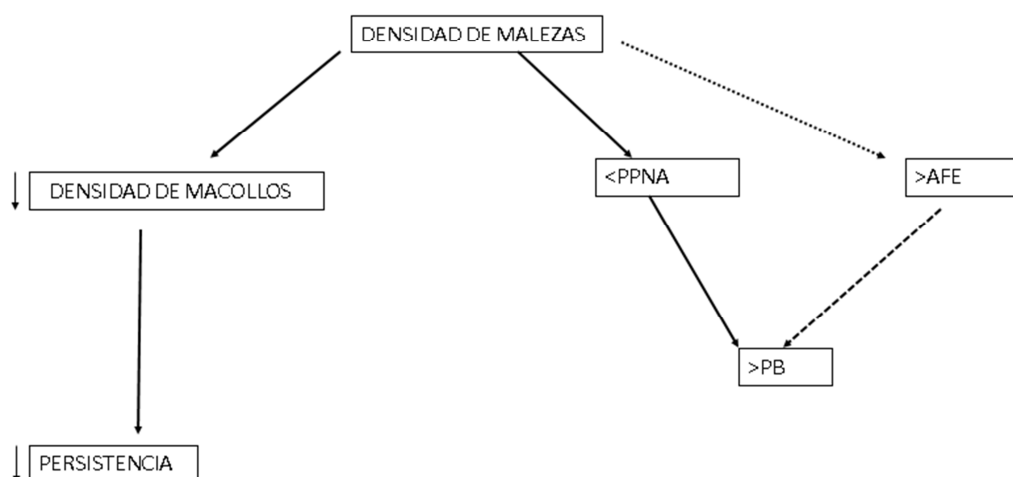


Figura 4.1. Esquema resumen de los efectos encontrados de la densidad de malezas y la proporción de anuales/perennes sobre la persistencia, productividad primaria neta (PPNA) y valor nutritivo del forraje.

REFERENCIAS

- Aarsen, L.W. (2002). Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* 93(3):531-532.
- Abaye, A.O.; Scaglia, G.; Teutsch, C.; Raines, P. (2009). The Nutritive Value of Common Pasture Weeds and Their Relation to Livestock Nutrient Requirements. College of Agriculture and Life Sciences, Virginia Polytechnic Institute and State University. Virginia Cooperative Extension. Publication 418-150.
- Agnusdei, M.G.; Di Marco, O.N.; Nenning, F.R.; Aello, M.S. (2011) Leaf blade nutritional quality of rhodes grass (*Chloris gayana*) as affected by leaf age and length. *Crop & Pasture Science* 62: 1098–1105.
- Agnusdei, M.G. (2007b). Calidad nutritiva del forraje. *Agromercado* 136:11-17.
- An, H.; Shangyan, Z.P. (2008). Specific leaf area, leaf nitrogen content, and photosynthetic acclimation of *Trifolium repens* L. seedlings grown at different irradiances and nitrogen concentrations. *Photosynthetica* 46(1):143-147.
- Andrews, M.; Douglas, A.; Jones, A.V.; Milburn, C.E.; Porter, D.; McKenzie, B.A. (1997). Emergence of temperate pasture grasses from different sowing depths: importance of seed weights, coleoptile plus mesocotyl length and shoot strength. *Ann. Appl. Biology* 130:549-560.
- Aphalo, P. J.; Ballaré, C. L. (1995). On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology* 9(1): 5-14.
- Assuero, S.G.; Tognetti, J.A. (2010). Tillering regulation by endogenous and environmental factors and its agricultural management. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology* 4:35-48.
- Auld, B.A.; Tisdell, C. (1987). Economic thresholds and response to uncertainty in weed control. *Agricultural systems* 25:219-227.

- Avila, R.E.; Di Marco, O.N.; Agnusdei, M.G.; Mayoral, C. (2010). Digestibilidad de la fibra y materia seca de dos gramíneas megatérmicas (*Chloris gayana* y *Cenchrus ciliaris*) de diferente porte: Relación con la edad y largo foliar. *Revista Argentina de Producción Animal* 30(1):1-13.
- Baker, H.G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H.G. and Stebbins, G.L. (eds). *The genetics and colonising Species*. Academic Press, New York. Pp. 147-169.
- Belanger, G.; Gastal, F. (1999). Nitrogen utilization by forage grasses. *Canadian Journal of Plant Science* 643:11-20.
- Berone, G.D.; Lattanzi, F.A.; Colabelli, M.R.; Agnudei, M.G. (2007). A Comparative Analysis of the Temperature Response of Leaf Elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* Plants in the Field: Intrinsic and Size-mediated Effects. *Annals of Botany* 100:813-820.
- Black. A.D.; Moot, D.J.; Lucas, R.J. (2006). Development and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings compared with perennial ryegrass. *Grass and Forage Science* 61:442-453.
- Blaxter, K. L. (1965). The Nutritive Value of Feeds as Sources of Energy: A Review. *Journal of Dairy Science*, 39(10):1396-1424.
- Blowes, W. M., Schmalzl, K. J.; Jones, S. M. (1986). Effect of glyphosate on the establishment, growth and nodulation of 14 pasture legume cultivars. *Aust. J. Exp. Agric.* 25: 347-50.
- Brazendale, R.; Bryant, J.R.; Lambert, M.G.; Holmes, C.W.; Fraser, T.J. (2011). Pasture persistence: how much is it worth? *Pasture persistence-Grassland Research and Practice series* 15:3-6

- Burns, G.A.; O'Kiely, P.; Grogan, D.; Watson, S.; Gilliland, T.J. (2015). Comparison of herbage yield, nutritive value and ensilability traits of three ryegrass species evaluated for the Irish Recommended List. *Irish Journal of Agricultural and Food Research* 54(1):31-40.
- Buxton, D. R.; Mertens, D. R.; Moore, K. J. (1995) Forage quality for ruminants: a percentage of cross-sectional area than did narrow-blade grasses: plant and animal considerations. *Prof. Anim. Sci.* 11: 121–131.
- Campbell, B.D.; Grime, J.P. (1992). An experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 73: 15-29.
- Carámbula, M. (2004). Pasturas y forrajes; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t.3, 413 p.
- Carillo, J. (2003). Manejo de Pasturas. EEA INTA Balcarce. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina. p 458. ISBN 987-521-089-7.
- Celebi, S.Z.; Kaya, L.; Sahar, A.K.; Yergin, R. (2010). Effects of the weed density on grass yield of Alfalfa (*Medicago sativa* L.) in different row spacing applications. *African Journal of Biotechnology*, 41(9): 6867-6872.
- Chantre, G.; Molinari, F.; Blanco, A. (2017). Modelos de ayuda a la toma de decisiones para el manejo integrado de malezas. *Productividad y medio ambiente*, 81-83.
- Chisaka, H. (1977). Weed damage to crops: Yield loss due to weed competition. In: integrated control of weeds. Eds: Fryer, J.D. & Matsunaka, S. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, 1-16.
- Connell, J.H. (1990). Apparent versus real competition in plants. In: J.B. Grace and D. Tilman (eds). *Perspectives on Plant Competitions*. Academic Press, N.Y. pp 9-23.

- Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 12: 661-696.
- Connolly, J.; Wayne, P.; Bazzaz, F.A. (2001). Interspecific competition in plants: how well do current methods answer fundamental questions? *The American Naturalist*. 157(2): 107-125.
- Cousens, R. (1985). A simple model relating yield loss to weed density. *Ann. Appl. Biol.* 107:239-252.
- Cousens, R.; Peters, N.C.B.; Marshall, C.J. (1984). Models of yield loss-weed density relationships. *European Weed Research Society Proceedings 7th Internat. Symp. On Weed Biology, Ecology and Systematics*. Paris, 367-74.
- Daly, M.J.; Fraser, T.; Perkins, A.; Moffat, C.M. (1999). Farmer perceptions of reasons for perennial pasture persistence and the relationship of these with management practice, species composition, and soil fertility. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* 61: 9-15.
- Di Marco, O.N.; Harkes, H.M.; Agnusdei, M.G. (2013) Calidad de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) en estado vegetativo en relación con la edad y longitud de las hojas. *Revista Investigaciones Agropecuarias* 39: 105–110.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. (2008). InfoStat versión 2012. Córdoba, Ar, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>.
- Dodd, J. (1990). The role of ecological studies in assessing weed eradication programmes. En: 9th Australian Weeds Conference, pp 416-426.
- Dreccer, M.F.; Van Oisen, M.; Schapendonk, A.H.C.M.; Pot, C.S.; Rabbinge, R. (2000). Dynamics of Vertical Leaf Nitrogen Distribution in a Vegetative Wheat Canopy. Impact on Canopy Photosynthesis *Annals of Botany* 86: 821-831.

- Drobna, J. (2009) Yield and forage quality of Romanian red clover (*Trifolium pratense* L.) varieties studied in Slovakia. *Notulae Botanicae Horti Agrob.* 37(1):204-208.
- Eisenhauer, N. (2012). Aboveground–belowground interactions as a source of complementarity effects in biodiversity experiments. *Plant and Soil*, 351(1-2): 1-22.
- Ewel, J.J. (1986). Designing agroecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:245-271.
- Fox, J.W. (2005) Interpreting the ‘selection effect’ of biodiversity on ecosystem function. *Ecol Lett* 8:846–856
- Frank, F.; Viglizzo, E. (2010). Evaluación ecológica: ejemplo de estudio en las pampas de Argentina. *Revista de la Cátedra Unesco sobre Desarrollo Sostenible de la UPV/EHU*. N° 04. 79.
- Garnier, E.; Vancaeyzeele, S. (1994). Carbon and nitrogen content of congenetic annual and perennial grass species: relationships with growth. *Plant, Cell and Environment* 17:399-407.
- Garnier, E. (1992) Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80: 665–675.
- Gathumbi, S. M.; Ndufa, J. K.; Giller, K. E.; Cadisch, G. (2002). Do species mixtures increase above-and belowground resource capture in woody and herbaceous tropical legumes?. *Agronomy Journal*, 94(3): 518-526.
- Gatti, M.L.; Ayala Torales, A.T.; Cipriotti, P.A.; Golluscio, R.A. (2013). Dynamics of structural traits in two competing C3 grass species: influence of neighbours and nitrogen. *Grass and forage Science* 70:102-115.

- Gatti, M.L.; Ayala Torales, A.T.; Cipriotti, P.A.; Golluscio, R.A. (2012). Leaf and tiller dynamics in two competing C3 grass species: influence of neighbours and nitrogen on morphogenetic traits. *Grass and Forage Science* 68:151-164.
- Ghersa, C.M.; Satorre, E.H.; Benech Arnold, R.L.; Martínez-Ghersa, M.A. (2000). Advances in weed management strategies. *Field Crops Research*, 67: 95-104.
- Ghersa, C.M.; Roush, M.L.; Radosevich, S.R.; Cordray, S.M.(1994a). Coevolution of agroecosystems and weed management. *BioScience*. 44: 85-94.
- Ghersa, C.M.; Roush, M.L. (1993). Searching for solutions to weed problems. *Bioscience* 43(2):104-109.
- Ghersa, C.M.; Satorre, E.H.; Van Esso, M.L.; Elizagaray, E.; Pataro, A. (1990). The use of a thermal calendar model to adjust (sodium dichloropropionate) herbicide application in *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Research*, 30: 153-160.
- Gibson, C.W.D.; Brown, V.K. (1991). The effects of grazing and local colonization and extinction during early succession. *J. Vegetation Sci.* 2:291-300.
- Golluscio, R.A.; Austin, A.T.; García Martínez, G.C.; González-Polo, M.; Sala, O.E.; Jackson, R.B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian Steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosystems* 12:686-697.
- Grace, J.B. (1995) On the measurement of plant competition intensity. *Ecology*, 76 (1):305-308.
- Green, J.D.; Witt, W.W.; Martin, J.R. (2006). Weed management in grass pastures, hayfields, and other farmstead sites. UK cooperative extensión service. University of Kentucky-College of agriculture. 16pp.

- Greenwood, D. J.; Neeteson, J. J.; Draycott, A. (1986). Quantitative relationships for the dependence of growth rate of arable crops on their nitrogen content, dry weight and aerial environment. *Plant Soil* 91: 281–301
- Grice, A.C., Campbell, S.D. (2000). Weed biology: a foundation for weed management. *Trop. Grassl.* 34, 271-279.
- Harris, W. (2001) Formulation of pasture seed mixtures with reference to competition and succession in pastures. In: Tow P.G. and Lazenby A. (eds) *Competition and succession in pastures*, pp. 149–174. Oxon, UK: CAB International Publishing.
- Harris, G.A. (1970). Competition for moisture among seedlings of annual and perennial grasses as influenced by root elongation at low temperature. *Ecology* 51(3):530-534.
- Hazard, L.; Ghesquiere, M. (1995) Evidence from the use of isozyme markers of competition in swards between short-leaves and long leaved perennial ryegrass. *Grass and Forage Science*, 50, 241–248.
- Hernández-Garay, A., Matthew, C. and Hodgson, J. (1999) Tiller size–density compensation in ryegrass miniature swards subject to differing defoliation heights and a proposed productivity index. *Grass and Forage Science* 54, 347–356.
- Hikosaka, K.; Antn, N.P.R.; Borsigidai, A.; Kamiyama, C.; Sakai, H.; Hasegawa, T.; Oikawa, S.; Iio, A.; Watanabe, M.; Koike, T.; Nishina, K.; Akihiko, I. (2016). A meta-analysis of leaf nitrogen distribution within plant canopies. *Annals of Botany* 118:239-247.
- Hikosaka, K. (2014). Optimal nitrogen distribution within a leaf canopy under direct and diffuse light *Plant, Cell and Environment* 37:2077-2085.
- Hikosaka, K.; Anten, N.P.R. (2012). An evolutionary game of leaf dynamics and its consequences on canopy structure. *Functional Ecology* 26:1024–1032.

- Hikosaka, K. (2003). A model of dynamics of leaves and nitrogen in a canopy: an integration of canopy photosynthesis, leaf life-span, and nitrogen-use efficiency. *American Naturalist* 162: 149–164.
- Hikosaka, K.; Terashima, I. (1995) A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell & Environment* 18: 605–618.
- Hikosaka, K.; Terashima, I.; Katoh, S. (1994) Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading. *Oecologia* 97: 451–457.
- Hume, D.E. (1991). Effect of cutting on production and tillering in Praire grass (*Bromus willdenowi* Kunth) compared with Ryegrass (*Lolium sp.*) species. *Annals of Botany* 67(6):533-541.
- Hunt, R. (1982). *Plant Growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold Publishers. London. ISBN 0-7131-2844-5.
- Hyder, D.N.; Everson, A.C.; Bement, R.E. (1971). Seedling morphology and seedling failures with blue gramma. *J. Range Manage.* 24:287-292.
- Insúa, J.R.; Agnusdei, M.G.; Di Marco, O.N. (2017). Leaf morphogenesis influences nutritive-value dynamics of tall fescue (*Lolium arundinaceum*) cultivars of different leaf softness. *Crop and Pasture Science* 68:51-61.
- Jeffrey, D. W. (1988). Mineral nutrients and the soil environment. Pages 179–204 in Michael B. Jones and Alec Lazenby, eds. *The grass crop: The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London, UK.
- Jones, R.J.; Nelson, C.J.; Sleper, D.A. (1979). Seedling Selection for Morphological Characters Associated with Yield of Tall Fescue. *Crop Science* 19:631-634.

- Jung, H. G.; Allen, M. S. (1995). Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of animal science*, 73(9): 2774-2790.
- Keddy, P.A. (1990). Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In J. Grace and D. Tilman (eds.) *Perspectives on Plant Competition*, Academic Press. Pp 265-89
- Keddy, P.A.; Shipley, B. (1989). Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos* 54: 234-241.
- Kelly, S.; Smith, E. (2010). Pasture renewal in the Waikato and Bay of Plenty regions. *Pasture Persistence – Grassland Research and Practice Series 15*: 21-24-Kemp, D. R.; Dowling, P. M. (2000). Towards sustainable temperate perennial pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 40(2): 125-132.
- Kemp, D. R.; Dowling, P. M. (2000). Species distribution within improved pastures over central NSW in relation to rainfall and altitude. *Australian journal of agricultural research* 42(4): 647-659.
- Kemp, D.R.; King, W.M.G. (2001) Plant competition in pastures – implications for management. In: Tow PG, Lazenby A (eds) *Competition and succession in pastures*. CAB International Publishing, Wallingford, pp 85–102.
- Kemp, D.R.; Michaclk, D.L.; Virgona, J.M. (2000). Toward more sustainable pastures: lessons learnt. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 40:343-356.
- Kemp, D.R. (1996). Weed management directions in pasture systems. Eleventh *Australian Weeds Conference Proceedings*. Pp 253-263.
- Kjeldahl, J. (1983). A new method for the determination of nitrogen organic matter. 2. *Analytical Chemistry*, 22:366.
- Kephart, K.D.; Buxton, D.R. (1993) Forage quality response of C₃ and C₄ perennial grasses to shade. *Crop Science*, 33, 831–837.

- Kephart, K.D.; Buxton, D.R.; Taylor, S.D. (1992). Growth of C₃ and C₄ perennial grasses in reduced irradiance. *Crop Science* 32:1033-1038.
- King, W.; Priest, S. (1999). Is fertilizer the best herbicide?: the effect of fertilizer on weed competition in pastures. 12th Australian weeds conference: papers and proceedings. pp 170-173
- Kropff, M.J.; Spitters, C.J.T. (1991). A simple model of crop loss by weed competition from early observations on relative leaf area of the weeds. *Weed Research* 31:97-105.
- Langer, R.H.M. (1963). Tillering in herbage grasses. A review article. *Herbage abstracts* 33; 141-148.
- Lardner, H.A.; Ward, C.I.; Darambazar, E.; Damiran, D. (2013). Comparison of cool-season perennial grasses for forage production and nutritive value, steer performance, and economic analysis. *The professional Animal Scientist* 29:403-412.
- Leigh, R. A.; Johnston, A. B. (1985). Nitrogen concentrations in field-grown spring barley: an examination of the usefulness of expressing concentrations on the basis of tissue water. *The Journal of Agricultural Science*, 105(2): 397-406.
- Lemaire, G.; Agnusdei, M. (2000). Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: *Grassland and ecophysiology and grazing ecology*. Eds: G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P.C. de F. Casvalho, C. Nabinger. CAB Publishing. Pp 265-287.
- Lemaire, G.; Maillard, P. (1999) An ecophysiological approach to modelling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany* 50: 15–28.
- Lemaire, G.; Gastal, F. (1997). N uptake and distribution in plant canopies. En: *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Springer-Verlag. Berlin, Alemania. Pp 3-44.

- Lemaire G.; Chapman, D. (1996) Tissue flows in grazed plant communities. En: Hodgson J. and Illius A.W. (eds) *The ecology and management of grazing systems*, pp. 3–36. Wallingford, UK: CAB International.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Hartshorn, G.; Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of tropical Ecology*, 1(2): 97-109.
- Liljeström, G.; Minervino, E.; Castro, E.; González, A. (2002). La comunidad de Arañas del cultivo de soja en la provincia de Buenos Aires. *Neotropical Entomology* 31(2):197-210.
- Lin, C.H.; McGraw, R.L.; George, M.F.; Garrett, H.E. (2001). Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforest. Syst.* 53:269-281.
- Loreau, M.; Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76
- Loreau, M. (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95:5632– 5636
- Maddaloni, J.; Ferrari, L. (2001). Festuca alta. En: *Forrajeras y pasturas del ecosistema templado húmedo de la Argentina*. pp 165- 182. INTA - UN de Lomas de Zamora.
- Marino, M. A.; Mazzanti, A.; Assuero, S. G.; Gastal, F.; Echeverría, H. E.; Andrade, F. (2004). Nitrogen dilution curves and nitrogen use efficiency during winter–spring growth of annual ryegrass. *Agronomy Journal* 96(3): 601-607.
- Masibon, G.; Mota, L.; Bukho, G.; Simthandile, G.; Cebisa, K.; Thobela, L. (2015) Weed Infestation Rate and Effect on the Cultivated Pasture Productivity at University of Fort Hare Dairy Trust, South Africa. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare* 5(10):115-125.

-Matthew, C.; Hernandez-Garay, A.; Hodgson, J. (1996). Making sense of the link between tiller density and pasture production. Proceedings Of The Conference-New Zealand Grassland Association pp. 83-88.

-Matthew, C., Lemaire, G., Sackville Hamilton, N.R. and Hernández Garay, A. (1995) A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany* 76, 579–587.

-Mazzanti, A.; Lemaire, G.; Gastal, F. (1994). The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science*. 49: 111-120.

-McKane, R.B.; Johnson, L.C.; Shaver, G.R.; Nadelhoffer, K.J.; Rastetter, E.B.; Fry, B.; Giblin, A.E.; Kielland, K.; Kwiatkowski, B.L.; Laundre, J.A.; Murray, G. (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415:68–71

-McKee, R.W.; Tucker, J.J.; Mullnix, M.K.; Prevatt, C.; Van Santen, E. (2017). Grazing Evaluation of Annual and Perennial Cool-Season Forage Systems for Stocker Production in the Lower Transition Zone. *Crop, Forage and Turfgrass Management*. 7pp.

-Meziane, D.; Shipley, B. (1999). Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment* 22:447-459.

-Montoya, J.C.; Rodríguez, N.M. (2013) Malezas en Pasturas perennes en base alfalfa. Alternativas de manejo. Artículo de divulgación, Sitio Argentino de Producción Animal. 22pp. [En línea: <http://www.google.com/cse?cx=partner-pub-7004883716274648:hi2rys-p7uo&ie=ISO->

88591&q=montoya+rodriguez&sa=Buscar+en+Producci%C3%B3n+Animal#gsc.tab=0
&gsc.q=montoya%20rodriguez&gsc.page=1] (En línea, 15 de febrero de 2015).

-Montoya, J.C.; Babinec, F.J.; Rodríguez, N.M.; Pérez Fernández, J.; Bono, A.A. (1999). Uso de agroquímicos en la provincia de la Pampa. Boletín de Divulgación Técnica N°66. EEA Anguil, INTA. s/p.

-Moore, K.J.; Moser, L.E. (1995). Quantifying developmental morphology of perennial grasses. *Crop Science* 35:37-43.

-Moot, D.J.; Scott, W.R.; Roy, A.M.; Nicholls, A.C. (2000). Base temperature and thermal time requirements for germination and emergence of temperate pasture species. *NZ Journal of Agricultural Research* 43:15-25.

-Mortimer, A.M.; Maxwell, B.D. (1994). Selection for herbicide resistance. In: Powles, S.B., Hotum, J.A.M. (Eds.), *Herbicide Resistance in Plants: Biology and Biochemistry*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1-25.

-Muller, B., Garnier, E. (1990). Components of relative growth rate and sensitivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia* 84:513-518.

-Nelson, C.J.; Zarrouh, H.K.M. (1981). Tiller Density and tiller weight as yield determinants in vegetative swards. In: Wright, C.E. (ed). *Plant physiology and herbage production*. British Grassland Society. Occasional Symposium, British Grassland society, Hurley, UK. Pp 25-29.

-Niemman, G. J.; Pureveen, J. B.; Eijkel, G. B.; Poorter, H.; Boon, J. J. (1992). Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia*, 89(4): 567-573.

-Nurjaya, I.G.M.O.; Tow, P.G. (2001). Genotype and wenvironmental adaptation as regulators of competitiveness. In: Tow, P.G.; Lazenby, A. (eds). *Competition and succession in pastures*. AB International Publishing. Pp 43-32.

- Oloumi-Sadeghi H.; Zavaleta L.R.; Kapsuta, G.; Lamp, W.O.; Armbrust, E.J. (1989). Effects of potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) and weed control on alfalfa yield and quality. *J. Econ. Entomol.* 82: 923- 931.
- O'Donovan, J.T. (1996). Weed Economic thresholds: Useful Agronomic tool or pipe dream?. *Phytoprotection*, 77(1): 13-28.
- Packard, S.; Mutel, C.F., (1997). *The Tallgrass Restoration Handbook*. Island Press, Washington, DC.
- Paruelo, J.M.; Guerschman, J.P.; Piñeiro, G.; Jobbágy, E.G.; Verón, S.R.; Baldi, G.; Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: Marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia* 10(22): 47 – 61.
- Paruelo, J.M.; Guerschman, J.P.; Verón, S.R. (2005). Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy* 15:14-23.
- Paterson, J.A.; Belyea, R.L.; Bowman, J.P. (1994) The impact of forage quality and supplementation regimen on ruminant animal intake and performance. In: Fahey JR., G.C.; Collins, M; Mertens, D.R. (Eds.) *Forage quality, evaluation and utilization*. Madison, p.59-114.
- Picapietra, G.; Buratovich, M.V.; Cena, M.E.; Acciaresi, H. (2016). Controlando malezas con malezas: relación biomasa aérea y cobertura relativa en malezas de barbecho. *Revista de Tecnología Agropecuaria* 10(32):7-10.
- Piñeiro, V.; Robles, M.; Elverdin, P. (2017). *El agro argentino: Un sistema productivo y organizacional eficiente*. International Food Policy Research Institute. 28pp.
- Pitelka, L.F. (1997) Plant migration and climate change. *American Scientist* 85: 464 – 473.

- Radosevich, S.R.; Holt, J.S.; Ghera, C.M. (1997). Ecology of weeds and invasive plants: relationship to agriculture and natural resource management. 3. ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 454p.
- Raeside, M.C.; Friend, M.A.; Behrendt, R.; Lawson, A.R.; Clark, S.G. (2012) Evaluation of tall fescue (*Festuca arundinacea*) as a forage for sheep in the temperate high-rainfall zone of south-eastern Australia. Grass and Forage Science 67: 411–425.
- Reeve, I.J.; Kaine, G.; Lees, J.W.; Barclay, E. (2000). Producer perceptions of pasture decline and grazing management. Australian Journal of Exp. Agriculture 40(2): 331-341.
- Represa, S.; Dagorret, M.; Sannazzaro, A. I.; Castagno, L. N.; Fontana, M. F.; Uchiya, P.; Bailleres, M.; Pistorio, M.; Estrella, M. J. (2014) Uso del glifosato para promoción de Lotus tenuis en la región de la Pampa Deprimida del Salado. Efectos en la simbiosis Rhizobium- Lotus tenuis. V Congreso Argentino Sociedad de Toxicología y Química Ambiental. Neuquén, Argentina.
- Ries, R.E.; Svejcar, T.J. (1991). The grass seedling: when it is established?. Journal of range management 44(6):574-576.
- Robert, J.; Kremer, H.; Jianmei, L.I. (2003). Developing weed-suppressive soils through improved soil quality management. Plant Science Unit, University of Missouri, Columbia, MO 65211, USA.
- Robson, M.J.; Ryle, G.J.A.; Woledge, J. (1988) The grass plant – its form and function. In: Jones M.B. and Lazenby A. (eds). The grass crop. The physiological basis for production, pp. 22–83. London, UK: Chapman and Hall.
- Rodríguez, A.M.; Jacobo, E.J. (2010). Glyphosate effects on floristic composition and species diversity in the Flooding Pampa grassland (Argentina). Agriculture, Ecosystems and Environment 138:222-231.

- Rodríguez, A.; Jacobo, E.; Deregibus, V. (1998). Modalidades de pastoreo: su impacto sobre la morfología de algunas especies clave del pastizal de la Pampa Deprimida. *Rev. Arg. Prod. Anim.*, 18 (1): 148-149
- Rodríguez, A.; Jacobo, E.; Garbulsky, M.; Deregibus, V. (1997). Efecto del pastoreo y las precipitaciones sobre la estructura del pastizal de la Pampa Deprimida. *Rev. Arg. Prod. Anim.*, 17(1):156-157.
- Sackville Hamilton, N. R. (2001). Is local provenance important in habitat creation? A reply. *Journal of Applied Ecology* 38: 1374–1376.
- Sackville Hamilton, N.R.; Matthew, C.; Lemaire, G. (1995). In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of selfthinning concepts and status. *Annals of Botany* 76:569- 577.
- Sanderson, M.A., Skinner, R.H.; Elwinger, G.F. (2002) Seedling development and field performance of prairiegrass, grazing brome grass and orchardgrass. *Crop Science* 42: 224–230.
- Satorre, E. H. (2005). Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual. *Ciencia Hoy* 15(87): 24-31.
- Sbrissia, A.F.; Da Silva, S. C. (2008). Compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastos de capim-marandu. *R. Bras. Zootec.* 37 (1): 35-47.
- Scheneiter, J.O.; Camarasa, J.; Carrete, J.R.; Amendola, C. (2016) Is the nutritive value of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) related to the accumulated forage mass? *Grass and Forage Science* 71:102-111.
- Scheneiter, O.; Matthew, C.; Rimieri, P. (2008). The effect of defoliation management on tiller dynamics of prairie grass. *Revista Argentina de Producción Animal* 28(1): 7-20.

- Scheneiter, O.; Rosso, B. (2005). Acumulación de forraje y dinámica del macollaje de germoplasma de cebadilla criolla (*Bromus Catharticus* vhal) en mezcla con alfalfa (*Medicago Sativa* l.). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 34(2):109-121.
- Scheneiter, O.; Rimieri, P. (2001). Herbage accumulation, tiller population density and sward components of prairie grass under different nitrogen levels. *NZ Journal of Agricultural Research* 44:13-22.
- Sheppard, A. W. (1996). The interaction between natural enemies and interspecific plant competition in the control of invasive pasture weeds. In *Proceedings of the IX International symposium on Biological Control of Weeds*. University of Cape Town, Stellenbosch, South Africa. 2:1-26.
- Skinner, R. H. (2005). Emergence and survival of pasture species sown in monocultures or mixtures. *Agronomy Journal*, 97: 799-805.
- Soule, J; Carré, D.; Jackson, W. (1990). Ecological impact of modern agriculture. En: *Agroecology*. CR Carroll; JH Vandermeer & PM Rosset (eds). Academic Press. Pp. 165.188
- Strock, J; Porter, P.; Russelle, M. (2004). Cover cropping to reduce nitrate loss through subsurface drainage in the northern U.S. Corn Belt. *J. Environ.Qual.* 33: 1010-1016
- Sugiyama, S. (1999) Genetic variation in the relative dominance of mixed swards: potential influence and its mechanism. *Grassland Science*, 44, 303–309.
- Sugiyama, S. (1995). The relationship between growth and development of vegetative shoots in genotypes of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annals of Botany*, 76, 553–558.
- Surgiyama, S.; Nakashima, H. (1995). Cultivarietal differences in competitive ability and associated traits in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). *J. Japan. Grassl. Sci.* 40(2):179-189.

- Surmen, M.; YAvuz, T.; Albayrak, S. (2013). Yield and forage quality of red clover (*Trifolium pratense* L.) varieties in black sea coastal area of turkey. Univ. J. Inst. Sci. and Techn. 3(2):87-92.
- Tharmaraj, J.; Chapman, D.F.; Nie, Z.N.; Lane, A.P. (2008). Herbage accumulation, botanical composition and nutritive value of five pasture types for dairy production in southern Australia. Journal of Agricultural Research 59:127-138.
- Thomas, H.; Norris, I. B. (1977). The growth responses of *Lolium perenne* to the weather during winter and spring at various altitudes in mid-Wales. Journal of Applied Ecology, 949-964.
- Tilman, D.; Lehman, C.L.; Thomson, K.T. (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proc. Nat.l Acad. Sci. 94:1857–1861
- Tozer, K.N.; Cameron, C.A.; Thom, E.R. (2011a). Pasture persistence: farmer observations and field measurements. Pasture persistence-Grassland Research and Practice series 15:25-30
- Tozer, K.N.; Bourdot, G.W.; Edwards, G.R. (2011b). What factors lead to poor persistence and weed ingress? Pasture persistence-Grassland Research and Practice series 15:129-138.
- Tozer, K. N.; Chapman, D. F.; Quigley, P. E.; Dowling, P. M.; Cousens, R. D.; Kearney, G. A.; Sedcole, J. R. (2008). Controlling invasive annual grasses in grazed pastures: population dynamics and critical gap sizes. Journal of Applied Ecology, 45(4): 1152-1159.
- Turner, L.R.; Donagy, 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. 2. Nutritive value. Grass and Forage Science 61:175-181.

- Ulloa, O., Ortega, F., & Campos, H. (2003). Analysis of genetic diversity in red clover (*Trifolium pratense* L.) breeding populations as revealed by RAPD genetic markers. *Genome*, 46(4):529-535.
- Vadivello, J. (2000). Cellulase degradation of whole rice straw. *J. Animal and feed Sci.* 9:157.
- Van Arendonk, J.J.C.M.; Poorter, H. (1994). The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment* 17:963-970.
- Van der Werf, H.M.G. (1996) Assessing the impact of pesticides on the environment. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 60: 81–96.
- Van Soest, P.J.; Wine, R.H. (1967) Use of Detergents in the Analysis of Fibrous Feeds. IV. Determination of Plant Cell-Wall Constituents. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists*, 50: 50-55.
- Vasiljevic, S.; Cupina, B.; Krstic, D.; Pataki, I.; Katanski, S.; Milosevic, B. (2011). Seasonal changes of proteins, structural carbohydrates, fats and minerals in herbage dry matter of red clover (*Trifolium pratense* L.). *Biotechnology in Animal Husbandry* 27(4):1543-1550.
- Velasco Z. M. E.; Hernández G. V. A.; González H.; Pérez P.; Vaquera H.; Galvis S. (2001). Curva de crecimiento y acumulación estacional del pasto ovinillo (*Dactylis glomerata* L.). *Técnica Pecuaria en México* 39: 1-14.
- Viglizzo, E. (1994). The response of low-input agricultural systems to environmental variability. A theoretical approach. *Agricultural Systems* 44: 1-17.

- Vila-Aiub, M. M.; Vidal, R. A.; Balbi, M. C.; Gundel, P. E.; Trucco, F.; Ghersa, C. M. (2008). Glyphosate-resistant weeds of South American cropping systems: an overview. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 64(4): 366-371.
- Weyland, F.; Zaccagnini, M.E. (2008). Efecto de las terrazas sobre la diversidad de artrópodos caminadores en cultivos de soja. *Ecología Austral* 18:357-366.
- Wilson, B. (1988). Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25:279-296.
- Xie, W. G.; Zhang, X. Q.; Cai, H. W.; Liu, W.; Peng, Y. (2010). Genetic diversity analysis and transferability of cereal EST-SSR markers to orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). *Biochemical systematics and ecology*, 38(4): 740-749.
- Yoda, K.; Kira, T., Ogawa, H.; Hozumi, H. (1963). Self- thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Osaka City University Institute of Polytechnics, Series D* 14: 107-I 29.
- Zadoks, J.C.; Ghang, T.T.; Konzak, CF. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research* 14:415-421.
- Zarroug, K.M.; Nelson, C.J.; Sleper, D.A. (1984). Interrelationship between rates of leaf appearance and tillering in selected tall fescue populations. *Crop Science* 24:565-569.
- Zarroug, K.M.; Nelson, C.J. (1981). Regrowth of genotypes of Tall fescue differing in yield per tiller. *Crop Science* 20:540-544.
- Zimdahl, R.L. (1980). *Weed-Crop competition- A Review*. Corvallis: International Plant Protection Center, Oregon State University, 195p.