

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA DEL CAMPO
NATURAL PARA *Stipa setigera Presl* Y *Bromus auleticus Trinius* BAJO
PASTOREO VACUNO EN EL PERÍODO INVERNAL**

por

Lilyan Vanesa PIREZ GONZÁLEZ

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

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2012**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. M. Sc. Ricardo Rodríguez Palma

Ing. Agr. Ph. D. Pablo Boggiano

Ing. Agr. M. Sc. Sylvia Saldanha

Fecha: 06 de junio de 2012

Autor:

Lilyan Vanesa Pirez González

AGRADECIMIENTOS

A todos los integrantes de la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República, principalmente a los docentes por la guía y ayuda brindada durante la realización de la carrera.

Al director, docentes y funcionarios de la Estación experimental de la Facultad de Agronomía en Salto que hicieron posible la realización del presente trabajo.

A mi director de tesis, Ing Agr. M. Sc. Ricardo Rodríguez Palma por la orientación, colaboración y tiempo dedicado.

A Teresa Rodríguez por la colaboración en el trabajo de campo y laboratorio.

Al personal de biblioteca por la ayuda que me han brindado en la búsqueda y envío de material bibliográfico.

A todas las personas que de una forma u otra colaboraron para que este trabajo llegara a término.

Por último quiero agradecer a dos personas que han sido un pilar fundamental a lo largo de la carrera y a ellos va dedicada esta tesis: a mi madre Susana y a mi esposo Carlos, por el apoyo incondicional muchas gracias.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PAGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. OBJETIVOS.....	3
1.2. HIPÓTESIS.....	3
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	5
2.1. INTRODUCCION.....	5
2.2. ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE LA PASTURA.....	6
2.2.1. <u>Características morfogénicas de las plantas</u>	6
2.2.1.1. Tasa de elongación foliar.....	8
2.2.1.2. Tasa de aparición foliar y macollaje.....	9
2.2.1.3. Vida media foliar.....	10
2.2.2. <u>Características estructurales de la pastura</u>	11
2.2.3. <u>Plasticidad fenotípica</u>	13
2.3. FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN EL CRECIMIENTO DEL FORRAJE.....	15
2.3.1. <u>Efecto de la cantidad y calidad de la luz</u>	15
2.3.2. <u>Efecto de la temperatura</u>	16
2.3.3. <u>Efecto del agua</u>	19
2.4. FACTORES DE MANEJO QUE MODIFICAN LA MORFOGÉNESIS Y LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LA PASTURA.....	21
2.4.1. <u>Efecto del manejo del pastoreo</u>	21
2.4.2. <u>Efecto de la fertilización nitrogenada</u>	24
2.4.2.1. Efecto sobre la producción de forraje y la distribución estacional.....	27
2.4.2.2. Efecto sobre las variables morfogénicas.....	29
2.4.2.3. Efecto sobre las características estructurales.....	32
2.5. FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR.....	35
2.5.1. <u>Efecto de las características estructurales</u>	35
2.5.2. <u>Efecto del nitrógeno en los flujos de tejido foliar</u>	36
2.5.3. <u>Patrones de defoliación</u>	38
2.5.4. <u>Eficiencia de utilización del forraje</u>	39
2.6. CONCLUSIONES.....	41
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	43
3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES.....	43
3.1.1. <u>Ubicación</u>	43
3.1.2. <u>Suelos</u>	43

3.1.3. <u>Vegetación y especies evaluadas</u>	45
3.1.4. <u>Información meteorológica</u>	46
3.1.5. <u>Animales</u>	47
3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS.....	47
3.3. MANEJO DEL PASTOREO.....	48
3.4. DETERMINACIONES GENERALES EN LA PASTURA.....	48
3.4.1. <u>Crecimiento del forraje</u>	48
3.4.2. <u>Biomasa aérea disponible</u>	48
3.4.3. <u>Altura de la pastura</u>	49
3.4.4. <u>Relación entre altura y disponible</u>	49
3.5. DETERMINACIONES ESPECÍFICAS EN LA PASTURA.....	49
3.6. MEDICIONES DE LABORATORIO.....	50
3.7. MEDICIONES EN LOS ANIMALES.....	51
3.8. ESTIMACIONES EN LA PASTURA.....	51
3.8.1. <u>Tasa de elongación foliar</u>	51
3.8.2. <u>Tasa de senescencia foliar</u>	51
3.8.3. <u>Tasa de elongación neta foliar</u>	52
3.8.4. <u>Tasa de consumo foliar</u>	52
3.8.5. <u>Flujos de tejido foliar por macollo y por unidad de superficie</u>	52
3.8.6. <u>Intervalo de aparición de hoja y tasa de aparición foliar</u>	53
3.8.7. <u>Vida media foliar, número de hojas vivas por macollo y longitud foliar</u>	53
3.8.8. <u>Respuesta a la suma térmica</u>	53
3.9. ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN.....	54
3.9.1. <u>Frecuencia y tasa de defoliación</u>	54
3.9.2. <u>Intensidad</u>	54
3.10. EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE.....	54
3.11. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	55
4. <u>RESULTADOS</u>	57
4.1. <u>CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES</u>	57
4.1.1. <u>Tasas de crecimiento</u>	57
4.1.2. <u>Biomasa aérea</u>	57
4.1.3. <u>Altura del tapiz</u>	58
4.1.4. <u>Relación entre altura y biomasa</u>	59
4.2. <u>EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LAS TASAS LINEALES</u>	60
4.2.1. <u>Tasa de elongación foliar</u>	60
4.2.1.1. <u>Relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica</u>	61
4.2.2. <u>Tasa de senescencia foliar</u>	62
4.2.2.1. <u>Relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica</u>	63

4.2.3. <u>Tasa de elongación neta foliar</u>	64
4.2.3.1. Relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica.....	64
4.2.4. <u>Tasa de consumo foliar</u>	66
4.3. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LAS TASAS EN MG MS POR MACOLLO.....	67
4.3.1. <u>Tasa de crecimiento bruto en mg MS/macollo</u>	67
4.3.2. <u>Tasa de senescencia en mg MS/macollo</u>	68
4.3.3. <u>Tasa de crecimiento neto en mg MS/macollo</u>	69
4.3.4. <u>Tasa de consumo en mg MS/macollo</u>	70
4.4. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LOS FLUJOS DE TEJIDO POR UNIDAD DE SUPERFICIE.....	71
4.4.1. <u>Tasa de crecimiento bruto por superficie</u>	71
4.4.2. <u>Tasa de senescencia por superficie</u>	72
4.4.3. <u>Tasa de crecimiento neto por superficie</u>	73
4.4.4. <u>Tasa de consumo por superficie</u>	74
4.5. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA.....	76
4.5.1. <u>Tasa de defoliación</u>	76
4.5.2. <u>Intensidad de defoliación</u>	77
4.5.3. <u>Consumo</u>	78
4.6. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR MACOLLO.....	79
4.6.1. <u>Tasa de defoliación</u>	80
4.6.2. <u>Frecuencia de defoliación</u>	80
4.6.3. <u>Intensidad de defoliación</u>	81
4.7. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES	82
4.7.1. <u>Intervalo de aparición de hojas</u>	83
4.7.2. <u>Tasa de aparición foliar</u>	84
4.7.3. <u>Vida media foliar</u>	84
4.7.4. <u>Longitud de hoja promedio</u>	85
4.7.4.1. Relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica.....	86
4.7.5. <u>Longitud foliar total</u>	86
4.7.5.1. Relación entre la longitud foliar total y la suma térmica.....	87
4.7.6. <u>Densidad de macollos</u>	88
4.7.7. <u>Porcentaje de macollos según tamaño</u>	89
4.7.8. <u>Peso promedio del macollo según tamaño del macollo</u>	90
4.7.9. <u>Peso gravimétrico por unidad lineal de hoja</u>	90

4.7.10. <u>Ancho foliar</u>	91
4.7.11. <u>Número de hojas verdes por macollo</u>	92
4.7.11.1. Relación entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica.....	92
4.8. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA EFICIENCIA DE USO DEL FORRAJE.....	93
4.9. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL.....	95
5. <u>DISCUSIÓN</u>	97
5.1. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA BIOMASA DISPONIBLE DE LA PASTURA.....	97
5.2. EFECTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS.....	98
5.2.1. <u>Tasa de elongación foliar</u>	98
5.2.2. <u>Tasa de aparición de hojas</u>	99
5.2.3. <u>Vida media foliar</u>	100
5.3. EFECTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES.....	100
5.3.1. <u>Número de hojas verdes por macollo</u>	100
5.3.2. <u>Peso gravimétrico de la hoja</u>	101
5.3.3. <u>Tamaño foliar: longitud y ancho</u>	101
5.3.4. <u>Densidad y peso de macollos</u>	102
5.4. EFECTO EN LOS FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR.....	103
5.4.1. <u>Crecimiento</u>	103
5.4.2. <u>Senescencia</u>	104
5.4.3. <u>Consumo</u>	106
5.4.4. <u>Crecimiento neto</u>	107
5.5. PATRONES DE DEFOLIACIÓN.....	108
5.5.1. <u>Por categoría de edad de la hoja</u>	108
5.5.1.1. Consumo.....	109
5.5.2. <u>Por macollo</u>	109
5.5.2.1. Frecuencia de defoliación.....	109
5.5.2.2. Intensidad de defoliación.....	110
5.6. EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE.....	111
5.7. PRODUCCIÓN ANIMAL.....	112
5.8. CONSIDERACIONES FINALES.....	113
6. <u>CONCLUSIONES</u>	116
7. <u>RESUMEN</u>	117
8. <u>SUMMARY</u>	119
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	121
10. <u>ANEXOS</u>	138

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Brunosol éútrico.....	44
2. Brunosol háplico.....	44
3. Litosol.....	44
4. Participación por contribución a la biomasa de cada tipo funcional.....	45
5. Temperatura media mensual (°C) y precipitaciones (mm) del período experimental y de la serie histórica (1961-1990).....	46
6. Efecto de la aplicación de nitrógeno en la tasa de crecimiento de forraje (kg MS/ha/día) en el período invernal.....	57
7. Biomasa aérea disponible (kg MS/ha) para el 15/06 (Fecha 1) y el 16/09/09 (Fecha 2).....	58
8. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz promedio (cm) durante el período de mediciones (24/06/2009 al 06/08/09).....	58
9. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa de elongación neta foliar y consumo foliar en función de los factores considerados.....	60
10. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día).....	61
11. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica.....	62
12. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día).....	62

13. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica.....	63
14. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día).....	64
15. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica.....	65
16. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día).....	66
17. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto, tasa de senescencia foliar, tasa de elongación neta foliar y consumo foliar en mg MS/macollo en función de las fuentes de variación analizadas.....	67
18. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por macollo (mg MS/macollo/día).....	68
19. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por macollo(mg MS/macollo/día).....	68
20. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg MS/macollo/día).....	69
21. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg MS/macollo/día) calculado con el peso promedio de la hoja.....	69
22. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por macollo (mg MS/macollo/día).....	70
23. Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por superficie en función de las fuentes de variación analizadas.....	71
24. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (Kg MS/ha/día).....	72

25. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por superficie (Kg MS/ha/día).....	73
26. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día).....	73
27. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día) calculado con el peso promedio de la hoja.....	74
28. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por superficie (Kg MS /ha/día).....	75
29. Significancia de los análisis de varianza para tasa de defoliación por categoría de hoja en función de las fuentes de variación analizadas.....	76
30. Efecto de la especie sobre la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja (hojas/día) en cada nivel de fertilización nitrogenada.....	77
31. Intensidad de defoliación por categoría de edad de la hoja para cada especie en cada nivel de fertilización nitrogenada	77
32. Significancia de los análisis de varianza para el consumo por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados.....	78
33. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en porcentaje del total consumido) en cada nivel de fertilización nitrogenada.....	79
34. Significancia de los análisis de varianza para la tasa, la frecuencia y la intensidad de defoliación	79
35. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por macollo (hojas/día).....	80
36. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la frecuencia de defoliación por macollo (en días).....	81
37. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la intensidad de defoliación por macollo (en porcentaje).....	81

38. Significancia de los análisis de varianza para las variables morfológicas y características estructurales en función de los factores considerados.....	82
39. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (en días).....	83
40. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/días).....	84
41. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la vida media foliar (días).....	85
42. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud de hoja promedio (cm/hoja).....	85
43. Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica.....	86
44. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud foliar total del macollo (cm/macollo).....	87
45. Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre la longitud foliar total y la suma térmica.....	88
46. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la población de macollos (número de macollos/m ²).....	89
47. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos según tamaño.....	89
48. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el peso promedio del macollo (gramos) según su tamaño.....	90
49. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas elongando y maduras.....	91
50. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie en el ancho de lámina (cm).....	91
51. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el número de hojas verdes por macollo.....	92

52. Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica.....	93
53. Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de utilización potencial y actual en función de los factores considerados.....	93
54. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de utilización de forraje potencial y actual (%)...	94
55. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre las variables de producción animal.....	95

Figura No.

1. Relación entre las variables morfogenéticas y las características estructurales de la pastura	8
--	---

Gráfica No.

1. Evolución de la altura del tapiz (cm) por parcela en el período de mediciones (parcelas 1 y 4= N0; parcelas 2 y 3= N100).....	59
2. Relación entre altura y disponibilidad de forraje correspondiente al inicio del período experimental.....	59
3. Relación entre la tasa de elongación foliar y la temperatura.....	61
4. Relación entre tasa de senescencia foliar y suma térmica.....	63
5. Relación entre la tasa de elongación neta foliar y la temperatura.....	65
6. Relación entre la longitud foliar total y la suma térmica.....	87

1. INTRODUCCIÓN

El campo natural es la base forrajera de los sistemas productivos ganaderos predominantes en Uruguay. Las pasturas naturales ocupan una superficie de alrededor de 12 millones de hectáreas, lo que corresponde a un 75 % del área total del país (URUGUAY. MGAP. DICOSE, 2010).

Dado que Uruguay ocupa una región de transición entre las provincias fitogeográficas: mesopotámica, pampeana y riograndense, las pasturas naturales constituyen asociaciones complejas y heterogéneas de carácter herbáceo con diferentes características morfológicas y biológicas (Carámbula, 1991).

Nuestras pasturas naturales están distribuidas sobre un mosaico de suelos diferentes, compuestas por un gran número de especies (más de 350 especies y variedades botánicas), que difieren en ciclos de producción, hábitos de crecimiento, fisiología y calidad. Esto genera una heterogeneidad tanto en tiempo como en espacio; provocando la selectividad animal. Este proceso contribuye a la reducción de las especies más productivas y palatables (Millot et al., 1987).

En las distintas vegetaciones, asociadas a los tipos de suelo y manejo previo, predominan las especies estivales (C₄) de diversos tipos productivos. Las especies invernales (C₃) son poco frecuentes, en particular las tiernas y finas. Estos pastos se encuentran principalmente en los suelos medios y profundos de Basalto (Berretta 1998a, Berretta y Bemhaja 1998c); según Berretta y Bemhaja (1998) en estos suelos las especies perennes estivales representan un 49 % y las invernales un 13 %, siendo el resto conformado por un conjunto elevado de malezas y una baja incidencia de leguminosas. En los suelos superficiales se concentra más del 50 % de la producción de forraje entre la primavera y el verano; en los suelos profundos la producción de la pastura natural, entre primavera y verano, es de 63 % del total anual (Berretta 1998a, Berretta y Bemhaja 1998c). De esto surge que las especies invernales, menos frecuentes, resulten de gran valor para sobrellevar la crisis invernal de forraje (Carámbula, 1997).

El incremento del nivel trófico del suelo debido a la introducción de especies de leguminosas y fertilización; tanto como el manejo del pastoreo

dirigido a favorecer a las especies sembradas, favorecen el aumento de la frecuencia de invernales finas y tiernas (Berretta y Levratto 1990, Bemhaja y Berretta 1991). La fertilización nitrogenada a comienzos del otoño puede estimular el rebrote y crecimiento de las especies invernales y alargar el período vegetativo de las estivales, antes del descenso de las temperaturas. La fertilización de fines de invierno seguiría estimulando a las invernales y ayudaría al rebrote más temprano de las estivales. Este manejo tendería a reducir el período de escaso crecimiento invernal (Berretta et al., 1998). Las gramíneas invernales productivas como *Bromus auleticus*, *Poa lanigera* y *Stipa neesiana* (Berretta 1998, Boggiano et al. 2006), reaccionan positivamente al agregado de nitrógeno, y desplazan la productividad primaria hacia el período invernal, conduciendo los campos hacia un proceso de invernalización (Boggiano et al. 2005, Boggiano et al. 2006).

Los resultados de diversos autores (Ayala y Carámbula 1994, Bemhaja et al. 1998) muestran incrementos en la producción y calidad de las pasturas mejoradas, por el agregado de N, especialmente de las gramíneas. Este incremento en la producción y calidad de forraje permitiría incrementar la carga animal, mejorando así la productividad del sistema.

En un experimento realizado por Rodríguez Palma y Rodríguez (2010b), la fertilización con 100UN/ha/año provocó una mayor producción de peso vivo por unidad de superficie de terneras Hereford, debido a que se pudo mantener una mayor carga animal. Dichos autores concluyen que la fertilización nitrogenada otoño-invernal de campo natural permitió aumentar la acumulación anual de forraje (Rodríguez Palma y Rodríguez, 2010a) y por tanto la receptividad animal sin afectar la producción individual, resultando en incrementos de los niveles de productividad secundaria del sistema (Rodríguez Palma y Rodríguez, 2010b).

Es fundamental realizar un manejo eficiente de las pasturas naturales, debido a la importancia, anteriormente mencionada, que estas poseen. Para ello, maximizar la producción de forraje, la utilización del mismo, así como también mantener la estabilidad y persistencia de la pastura a lo largo del tiempo, son objetivos claves.

El conocimiento de la planta forrajera, de su morfología, fisiología y como interacciona con el medio ambiente; son herramientas esenciales para lograr un uso adecuado de las especies, aumentando la utilización del forraje a través del

manejo de un conjunto de variables como disponibilidad de nutrientes, manejo del pastoreo, etc.

En el presente trabajo se evalúa la respuesta a la fertilización nitrogenada en el período invernal, sobre la dinámica de crecimiento de dos especies perennes invernales de una pradera natural desarrollada sobre suelos de Basalto.

La metodología utilizada está basada en evaluar el efecto del nitrógeno sobre la morfogénesis de hojas y el estudio de la cinética de la elongación foliar, analizando la dinámica de acumulación de forraje a partir de los flujos de tejido foliar (crecimiento, senescencia, consumo animal), así como también la eficiencia de utilización del forraje producido y el efecto en la productividad animal.

1.1. OBJETIVOS

- Analizar la respuesta a la fertilización nitrogenada en el período invernal de dos especies: *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* a través del estudio de la dinámica de los flujos de tejido foliar: crecimiento, senescencia y consumo animal; la utilización del forraje producido y su eficiencia de utilización.
- Cuantificar las variables morfogenéticas y estructurales de la pastura en dichas especies dado que son de importancia en las comunidades vegetales de nuestro país.

1.2. HIPÓTESIS

En una pastura natural bajo pastoreo continuo, con una altura relativamente constante del tapiz, regulada a través de la carga animal, la fertilización nitrogenada realizada en el período invernal incrementará el crecimiento de forraje en las especies *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*, principalmente por un aumento sobre la densidad de macollos.

El aumento de la tasa de crecimiento en estas especies permitirá incrementar la frecuencia de defoliación a través del aumento en la carga animal, resultando en un aumento de la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje.

La respuesta al agregado de nitrógeno en el tapiz permitiría un aumento en la carga animal que soportaría el sistema sin afectar la performance individual, aumentando así los niveles de productividad secundaria.

2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA

2.1. INTRODUCCIÓN

La producción de los sistemas ganaderos extensivos se sustenta sobre el campo natural que ocupa más del 80 % de la superficie de los predios, haciendo a estos sistemas dependientes de la producción de este recurso, la cual es determinada por el potencial de suelo y las condiciones climáticas (Boggiano, 2003). Además de ser un factor fundamental en la sustentabilidad de esos sistemas de producción, este recurso es la base de las ventajas comparativas que presenta Uruguay como país exportador.

Como es sabido, los sistemas de producción de las áreas de ganadería extensiva se caracterizan por un uso extensivo de los recursos, la utilización de escasa mano de obra, alimentación del ganado en base a pasturas naturales, y un nivel bajo de utilización de insumos y tecnologías de producción de forraje. Por lo tanto, la clave de competitividad para estas empresas ganaderas es realizar un uso eficiente del recurso pastura, lo cual puede ser logrado con un manejo adecuado del pastoreo, el uso de fertilización, etc.

Carámbula (1982) expone que las condiciones climáticas erráticas (principalmente agua y temperatura), suelos con bajo contenido en P, la baja frecuencia de especies invernales y la baja frecuencia de leguminosas que aporten N, limitan la producción de forraje de las pasturas naturales provocando altibajos. Por lo tanto, y teniendo en cuenta los factores antes mencionados, medidas que ajusten la oferta de forraje con la demanda, aumentando incluso la producción de forraje, contribuirán a un mejor uso de la pastura natural.

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y pérdidas de forraje ocurren en forma simultánea (Hodgson et al., 1981) como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia. Por ello, la cuantificación de la morfogénesis brinda información básica para comprender la dinámica de la producción y pérdida de forraje.

A continuación se presenta en primer término información sobre las características morfogenéticas y estructurales de las plantas y el efecto de algunos factores ambientales que determinan el crecimiento de la pastura (luz,

agua, temperatura y disponibilidad de nitrógeno). Posteriormente, se analiza el efecto de la fertilización nitrogenada y el manejo del pastoreo sobre la estructura de la pastura y los flujos de tejido foliar.

2.2. ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO DE LA PASTURA

La producción de tejido foliar es un proceso continuo el cual es regulado por variables ambientales y por el estado de las características estructurales de las pasturas (Parsons, 1994). Dicha producción puede ser analizada como el resultado de la interacción de dos procesos: la producción de asimilados por las plantas resultado de la intercepción de luz y la fotosíntesis de las hojas, y el uso de asimilados por los meristemas foliares para la producción de nuevas células y finalmente, para la expansión del área foliar (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En ausencia de un estrés hídrico, la expansión foliar puede ser considerada como directamente determinada por la temperatura y la nutrición nitrogenada (Gastal et al., 1992). La tasa de expansión foliar puede estar limitada por la producción o el uso de los asimilados. El uso de los asimilados por los meristemas foliares es directamente determinado por la temperatura, la cual gobierna las tasas de división y expansión celular (Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei, 1999) y crea una demanda por el C y N asimilados para proveer energía y material para la expansión foliar. Si la tasa de suministro de asimilados es menor respecto a la demanda para el crecimiento foliar, la planta limita el número de meristemas activos (reduce la densidad de macollos) para mantener el crecimiento foliar potencial en el macollo principal (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.2.1. Características morfogénicas de las plantas

El entendimiento de las características morfogénicas permite a los técnicos una visualización de la curva de producción, acumulación de forraje y una estimativa de la calidad del pasto, además de la posibilidad de recomendación de prácticas de manejo diferenciadas (Gomide, 1997).

Chapman y Lemaire (1993) definen la morfogénesis de las plantas como la dinámica de generación (génesis) y expansión de la planta en el espacio (morfos). Este proceso dinámico es el resultado de la tasa de aparición de

nuevos órganos (organogénesis) y el balance entre sus tasas de crecimiento y senescencia (Cruz y Boval, 1999). De acuerdo con Gillet et al. (1984) puede considerarse que las plantas tienen una morfogénesis programada genéticamente cuya tasa de realización es dependiente de la temperatura.

En las plantas, la unidad morfológica básica es el meristemo (Hodgson, 1990), este es el centro de actividad principal y en él son determinados tanto el número de órganos producidos como su tipo.

Para una pastura en estado vegetativo en donde sólo se producen hojas, la morfogénesis puede ser descrita por tres características principales: la tasa de aparición foliar (TAF), la tasa de elongación foliar (TEF) y la vida media foliar. Estas características están determinadas genéticamente, pero son influenciadas por variables ambientales como temperatura, suministro de nutrientes y agua (Lemaire y Chapman, 1996).

Las tres características morfogenéticas mencionadas anteriormente determinan las características estructurales de la pastura como puede verse en la figura No. 1, estas son: tamaño foliar, número de hojas por macollo y densidad de macollos; y finalmente estas últimas determinan el índice de área foliar (IAF).

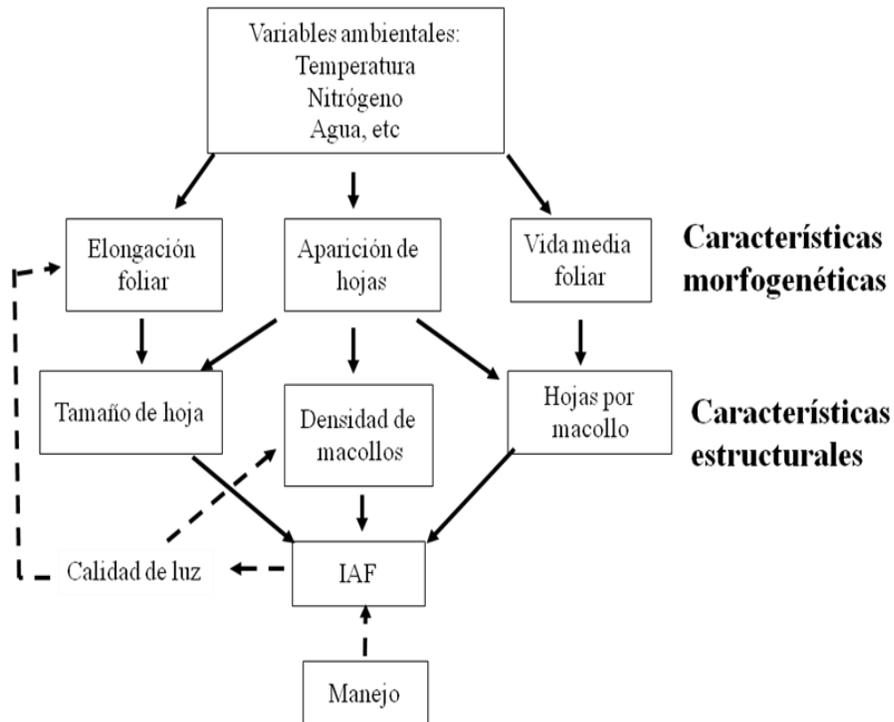


Figura No. 1: Relación entre las variables morfológicas y las características estructurales de la pastura (Chapman y Lemaire, 1993)

El IAF se define como la relación existente entre el área de hojas y el área de suelo cubierto por las mismas, expresa la densidad de hojas de una pastura determinada (Watson, citado por Carámbula, 2002c); este es el principal factor que influye en la interceptación de luz y a través de la misma en la dinámica de rebrote de la pastura (Chapman y Lemaire, 1993). Por alteraciones en la calidad de la luz dentro de la canopia, incrementos en el IAF pueden modificar algunas variables morfológicas de plantas individuales, como TEF y tasa de macollaje, y en consecuencia pueden cambiar algunas características estructurales de la pastura, como la densidad y el tamaño de los macollos (Deregibus et al., 1983).

2.2.1.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar mide el incremento diario en el largo de hoja individual en mm/día (Lemaire y Agnusdei, 1999). Volenec y Nelson (1983) concluyeron que las modificaciones en la TEF son función de la división y

elongación celular. Diferentes intervalos entre cortes modifican la TEF como consecuencia de que se modifican ambas características celulares, mientras que incrementos en la TEF asociados a adición de nitrógeno aparecen asociados con modificaciones en el número de células que maduran por día (división celular).

El alargamiento foliar de gramíneas está restringido a una zona en la base de la hoja en expansión que está protegida por el conjunto de vainas de las hojas más viejas o pseudotallo (Davidson y Milthorpe, 1966). En esta área de crecimiento se distingue una zona de multiplicación celular, una zona de alargamiento y una zona de maduración. La tasa de elongación foliar (TEF) es una función de la longitud de esta zona de alargamiento y de la tasa de elongación por segmento foliar, una vez que el crecimiento de las hojas se da en forma acrópeta y tiene diferentes velocidades según los segmentos (Skinner y Nelson, 1995).

2.2.1.2. Tasa de aparición foliar y macollaje

La tasa a la cual nuevas hojas son producidas en un macollo es medida por la TAF, la cual es inversa al filocrón (Lemaire y Agnusdei, 1999). El filocrón es definido por dichos autores como el lapso de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas y aparece como un parámetro relativamente constante cuando se expresa en tiempo térmico (grados-días). La velocidad de formación de hojas, sobre un macollo, es relativamente constante. De este modo la acumulación de hojas sobre el macollo puede ser representado por una función lineal de acumulación de grados-días. El inverso de la pendiente de esta regresión estima el filocrón (Nabinger, 1996).

La TAF juega un rol importante en determinar la estructura de la pastura. Con la producción de un nuevo primordio foliar, el meristema apical produce una nueva yema axilar la cual puede potencialmente crecer y generar un nuevo macollo (Lemaire y Agnusdei, 1999). Cuantas más hojas se producen mayor será la cantidad de yemas axilares presentes y por lo tanto se registrará un mayor número de macollas (Langer 1963, Davies 1974).

Las especies con alta TAF tienden a producir un alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos conduciendo a una estructura de la pastura baja y densa. Por el contrario, especies con una baja

TAF tienden a producir un reducido número de hojas largas por macollo y una reducida densidad de macollos conduciendo potencialmente a una estructura de la pastura más alta. Además, especies con una larga vida foliar y una baja TAF, se puede esperar que acumulen hojas de mayor longitud y así, mostrar una mayor capacidad de rendimiento (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El macollo es la unidad estructural básica de una gramínea. Una planta está constituida por un conjunto de macollos provenientes de un macollo principal, cuya morfología y disposición determinan su arquitectura (Nabinger, 1996).

Una única planta puede presentar varias generaciones de macollos o ramificaciones, puesto que cada yema axilar puede potencialmente formar un macollo o ramificación. La producción de nuevos macollos y de sus hojas está altamente sincronizada con la formación de las hojas en el macollo que les dio origen, lo que determina un padrón de surgimiento altamente previsible. De esta forma el potencial de macollaje o ramificación de un genotipo está determinado por la velocidad de emisión de hojas, pues a cada hoja formada corresponde la generación de una o más yemas axilares (Nabinger, 1996).

La manipulación de la dinámica de macollaje puede ser un objetivo de manejo de pasturas, particularmente en situaciones en las que la densidad de tallos tiende hacia el mínimo necesario para garantizar la perennidad de la pradera (Lemaire y Chapman, 1996).

2.2.1.3. Vida media foliar

La vida media foliar mide el periodo de tiempo durante el cual, luego de una completa defoliación, se acumula tejido foliar verde en macollos adultos sin pérdidas por senescencia (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El conocimiento de la duración de vida de las hojas es fundamental en el manejo de las pasturas, pues, por un lado indica el tope potencial de rendimiento de la especie (máxima cantidad de material vivo por área) y, por otro lado, es un indicador fundamental para la determinación de la intensidad de pastoreo en sistemas continuos o la frecuencia de pastoreo en un sistema rotativo (Nabinger, 1996).

La medición de la vida media foliar puede hacerse directamente en macollos marcados determinando el periodo entre la aparición de una nueva porción de tejido foliar y su amarillamiento (Lemaire y Agnusdei, 1999); o indirectamente con el número de hojas vivas por macollo por el intervalo de aparición de cada hoja (Chapman y Lemaire, 1993).

La capacidad que presentan los macollos de gramíneas forrajeras para acumular hojas vivas es limitada como consecuencia de que los procesos de aparición y muerte son simultáneos y regulados genéticamente por la duración de vida foliar. Este parámetro es relativamente estable al menos durante el período de crecimiento vegetativo y, junto con la tasa de aparición de hojas, define el número de hojas vivas que sostiene un macollo promedio de un determinado material genético (Davies, 1988).

La diferencia en vida media foliar entre especies influencia fuertemente su capacidad para acumular masa verde y alcanzar el rendimiento “techo”. Hay que subrayar aquí la importancia del conocimiento de la vida media de la hoja de diferentes especies para la gestión eficiente del pastoreo, ya que determina en gran medida la proporción y cantidad de la producción de forraje bruto que puede ser efectivamente cosechada en un manejo programado de la defoliación (Lemaire y Chapman, 1996).

2.2.2. Características estructurales de la pastura

Durante el crecimiento vegetativo, la combinación de las tres características morfogénicas determinan la estructura de la pastura por vía de otras tres variables: tamaño de hoja, número de hojas por macollo y densidad de macollos. Estas características estructurales determinan el IAF, que regula la dinámica de rebrote de la pastura mediante la intercepción de luz (Cruz y Boval, 1999).

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

La densidad de macollos está parcialmente relacionada con la tasa de aparición foliar (TAF), esta es la que determina el número de sitios potenciales para la aparición de macollos (Davies, 1974). Por lo tanto, genotipos con alta TAF tienen un alto potencial de macollaje y así determinan una pastura con una densidad de macollos más elevada que aquellas con baja TAF (Lemaire y Chapman, 1996).

La densidad de macollos en praderas bajo pastoreo es el resultante del equilibrio entre la tasa de aparición y la tasa de muerte de macollos. La mayor causa de muerte es la remoción de ápices por el pastoreo animal. Otra importante causa de muerte de macollos en pasturas densas es la falta de carbono como resultado de la competencia por luz (Lemaire y Chapman 1996, Woodward 1998).

El equilibrio entre aparición y muerte de macollos es dependiente, en gran parte, del régimen de defoliación de la pastura, que a su vez determina la evolución del IAF, que parece ser el factor clave que gobierna tanto la aparición como la muerte de macollos. Para regímenes de defoliaciones intermitentes la densidad de macollos aumenta después de la defoliación hasta que se alcanza un IAF de 3-4 y luego declina (Simon y Lemaire, 1987). En pastoreo continuo, la densidad de macollos está determinada principalmente por el IAF de la cubierta en situación de estabilidad (Sward state); praderas severamente pastoreadas tienen una alta densidad de macollos respecto a praderas defoliadas levemente (Lemaire y Chapman, 1996).

Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas por macollo y, llegado a ese número por cada hoja que se produce muere la hoja más vieja (Davies, 1988). El número de hojas por macollo es producto de la vida media foliar y la tasa de aparición de hojas (Lemaire y Chapman, 1996). Este número tiene una constancia razonable en una misma especie o cultivar (Gomide y Gomide, citados por Dos Santos Difante, 2003).

El número de hojas verdes adultas por macollo surge como una posible herramienta de manejo, pues como la senescencia de las primeras hojas después de alcanzar el máximo número de hojas disminuye la eficiencia fotosintética de la pastura así como la eficiencia de conversión de forraje en producto animal (Hunt, Demment y Greenwood, citados por Dos Santos Difante, 2003), debe ser evitada en el manejo de la pastura. A su vez, pastoreos muy frecuentes antes del restablecimiento del número de hojas, agotan las reservas

de carbohidratos solubles de la planta y perjudican el macollaje (Fulkerson y Slack, 1995), comprometiendo tanto la persistencia de la pastura, como la producción de forraje.

Es importante resaltar que no es el máximo número de hojas vivas el que determina el rendimiento techo de una pastura, sino la duración de vida de la hoja (Lemaire y Chapman, 1996).

A partir del conocimiento de las características estructurales de la pastura, se hace posible avanzar en la elaboración de modelos de respuesta a factores de manejo, como en el caso del IAF. La determinación de la tasa de emisión de hojas, de su tamaño, la duración de vida de las mismas y la tasa de macollaje es la base conceptual de los modelos de evolución del IAF. Esta evolución puede ser modelada, así como la eficiencia con que la radiación incidente es utilizada (Nabinger, 1997).

2.2.3. Plasticidad fenotípica

La variación en el fenotipo, expresada por los genotipos individuales en respuesta a la variación ambiental y/o manejo, también influye fuertemente en la estructura de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996). Este fenómeno denominado plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965) juega un importante rol en la adaptación de las pasturas al manejo del pastoreo y se expresa como la modificación progresiva y reversible de los rasgos morfológicos de las plantas individuales.

Dado que las características morfológicas surgen de procesos fisiológicos, a menudo hay confusión acerca de la naturaleza exacta de la plasticidad fenotípica. Al respecto, Bradshaw (1965) expone que la plasticidad tiene dos manifestaciones: morfológica y fisiológica. Todos los cambios son fisiológicos en origen, por lo que fundamentalmente toda la plasticidad es fisiológica. No obstante, los cambios fisiológicos tienen un efecto final predominantemente morfológico, por lo que se puede hablar de plasticidad morfológica. Estos cambios morfológicos que se producirán durante el curso del desarrollo serán permanentes para el órgano en cuestión. Cambios puramente fisiológicos, por el contrario, puede ocurrir en cualquier momento, incluso en los órganos adultos; ellos pueden ser reversibles y no permanentes.

Los efectos del pastoreo en la morfología son debidos a la plasticidad fenotípica. Esto acontece cuando la planta es expuesta a diferentes escenarios de manejo junto con las alteraciones que ocurren en el microclima (Volenc y Nelson, 1995). La respuesta plástica a la frecuencia y severidad de defoliación conduce a una reducción en el tamaño de los macollos individuales, acompañada por un incremento en la densidad de macollos (Bircham y Hodgson 1983, Grant et al. 1983). El mecanismo fisiológico que gobierna esta adaptación no está claramente entendido. El mantenimiento de una alta tasa de macollaje bajo repetidas defoliaciones puede ser debido a la amortiguación de la variación de la calidad de la luz dentro de la canopia, y más específicamente en la disminución de la relación rojo / rojo lejano (Deregibus et al., 1983).

La vaina de las hojas, al proteger la hoja en elongación de la acción directa de la luz, puede modificar la tasa de elongación foliar, y por tanto el tamaño final de la hoja. Es posible explicar la variación en el largo de nuevas hojas por la variación en el largo de vaina a través de la cual emergen las hojas (Grant et al., 1981). La habilidad de las especies para alterar su largo de vaina en respuesta al régimen de defoliación es de gran importancia en determinar la adaptabilidad de las pasturas a diferentes programas de manejo de la defoliación. Esta respuesta plástica en la morfología de la planta a la defoliación aparece como un importante proceso para proporcionar un grado de evasión al pastoreo: el posicionamiento de la lígula por debajo del nivel de defoliación permite a la pradera mantener material verde de hoja por debajo del horizonte de pastoreo y por lo tanto preservar IAF fotosintéticamente activo (Lemaire y Chapman, 1996).

Con respecto a los límites de la plasticidad, son influenciados por el manejo de la defoliación, que determina la compensación entre el tamaño y la densidad de macollos: a muy baja densidad de macollos, el nivel de competencia entre plantas puede ser tal que haya suficientes recursos disponibles para que las plantas alcancen su máximo tamaño determinado genéticamente dentro de las limitaciones ambientales imperantes (Chapman y Lemaire, 1993).

2.3. FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN EL CRECIMIENTO DEL FORRAJE

El crecimiento y el desarrollo de las plantas están fuertemente controlados por las condiciones ambientales. Dentro del medio abiótico, la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes se destacan por ser altamente determinantes de los mencionados procesos. Entre los factores del ambiente, la temperatura es el factor al cual las plantas responden de forma instantánea (Colabelli et al., 1998).

2.3.1. Efecto de la cantidad y calidad de la luz

Cuando la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en el interior de la canopia se reduce, el macollaje también se reduce por la disminución en el número de yemas axilares y por la falta de desarrollo de algunos brotes ya existentes, debido al efecto combinado de la baja relación rojo/rojo lejano y de la menor intensidad lumínica para la fotosíntesis (Gautier et al., 1999). Al respecto, diversos autores (Deregibus et al. 1983, Deregibus et al. 1985, Casal et al. 1987, Gautier et al. 1999) expresan que cuando se mantiene un alto índice de área foliar (IAF) las plantas perciben los cambios en la calidad de luz y responden limitando la emergencia de macollos.

La proporción de rojo (600-700 nm): rojo lejano (700-800 nm) de la luz que llega a las plantas es una consecuencia del número de hojas, su ángulo de disposición y la contribución relativa de la radiación difusa y directa recibidas (Smith, 1981).

Cuando la relación rojo/rojo lejano es alta y la proporción de luz azul en la radiación incidente también es alta, las plantas desarrollan hojas pequeñas y una alta densidad poblacional de macollos (Mazzanti et al., 1994). Con pastoreo rotativo la competencia por luz aumenta gradualmente durante el período de rebrote, pero en el evento de defoliación se dan dos cambios rápidos: uno en la cantidad y calidad de luz que penetra en la canopia y el otro en la arquitectura de la planta dependiendo de la intensidad de defoliación. En estas situaciones las plantas tienden a desarrollar más hojas y menos macollos (Lemaire, 2001).

La cantidad de carbono fijado por la cobertura vegetal por unidad de tiempo depende directamente de la cantidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) absorbida por el material verde. Esta cantidad se determina por el PAR incidente y por la eficiencia de absorción de la canopia. Esta eficiencia está determinada por el área de la hoja por unidad de suelo (IAF) para interceptar luz, el ángulo de desplazamiento de la lámina foliar y propiedades de transmisión de luz de las láminas, también por características de la radiación solar tales como: relación luz difusa/directa y ángulo de radiación incidente (Lemaire y Chapman, 1996).

A mayor IAF mayor proporción de radiación incidente se intercepta, y durante un rebrote la tasa de crecimiento de la pastura se incrementa hasta llegar a interceptar un 95-100 % de la radiación (Chapman y Lemaire, 1993). El IAF en este punto se define como óptimo (Kasanga y Monsi, Donald, citados por Lemaire y Chapman, 1996). Dicho IAF óptimo varía según la estación, es mayor cuando la intensidad de luz es más alta (primavera y verano); y según la especie, es mayor en especies erectas (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

La tasa de acumulación neta de biomasa es máxima cuando el IAF óptimo se alcanza, luego comienza a disminuir; como las hojas en las capas inferiores de la cubierta están sombreadas por debajo de su punto de saturación de luz, hay una pérdida neta de carbono a través de estas hojas vía respiración (Donald, citado por Chapman y Lemaire, 1993).

La tasa de aparición foliar y la tasa de expansión foliar son afectadas por el IAF. En el primer caso el efecto estaría explicado por respuestas de las plantas a cambios en la calidad de la luz (Gautier y Varlet-Grancher, 1996) y en el segundo caso las respuestas estarían mediadas por el fitocromo (Begg y Wright, 1962) o por influencia de la vaina que protege la hoja (Davies et al., 1983).

2.3.2. Efecto de la temperatura

La temperatura es el factor ambiental que provoca efectos inmediatos sobre los procesos bioquímicos (respiración y fotosíntesis), físicos (transpiración) o morfológicos de las plantas (Gillet et al., 1984).

La tasa de aparición foliar está directamente influenciada por la temperatura (Lemaire, 1988), al igual que la tasa de elongación foliar, la cual responde inmediatamente a cambios en la temperatura en el ápice de crecimiento (Peacock 1975, Parsons y Robson 1980, Stoddart et al. 1986). La respuesta de la tasa de elongación cambia rápidamente durante la transición de crecimiento vegetativo a reproductivo en primavera; resultando en un potencial de crecimiento mayor, a una temperatura dada, para pasturas en estado reproductivo en primavera que para pasturas en estado vegetativo en verano u otoño (Peacock 1975, Parsons y Robson 1980, Gastal et al. 1992).

El efecto de la temperatura sobre la velocidad de elongación de las hojas es más importante que sobre la velocidad de aparición. Esto resulta en que la longitud final de las hojas aumenta con la temperatura (Lemaire, 1985).

Con temperaturas diarias promedio entre 5-17 °C para especies C₃ y 12-20 °C para especies C₄, la respuesta en la tasa de elongación foliar es aproximadamente exponencial (Lemaire y Agnusdei, 1999). Según Lemaire y Chapman (1996) para pasturas templadas la respuesta es exponencial en el rango de 0-12 °C y lineal por encima de esos valores, hasta alcanzar un óptimo entre 20-25 °C.

Gastal et al. (1992) en *Festuca arundinacea* encontraron la misma respuesta exponencial hasta los 8 °C y luego lineal. Esta transición fue atribuida a la situación morfogénica del ápice y ocurrió durante las primeras etapas del desarrollo reproductivo. Durante invierno la zona meristemática situada cercana al ápice (zona que percibe la temperatura para la extensión foliar) se encuentra por debajo del nivel del suelo y en primavera, verano y principios de otoño sobre el nivel del suelo.

Para la tasa de aparición foliar la respuesta a la temperatura es lineal, con un umbral entre 3-5 °C para especies C₃ y 8-9 °C para especies C₄ (Lemaire y Agnusdei, 1999). Debido a la respuesta lineal de la tasa de aparición foliar a la temperatura, el tamaño de las hojas determinado por la relación TEF/TAF aumenta con aumentos en la temperatura ambiental; en temperaturas similares las hojas son más grandes en fase reproductiva (Lemaire y Chapman 1996, Nabinger y Pontes 2001).

Las hojas producidas en situaciones de altas temperaturas se extienden más rápidamente, por un periodo más corto y tienen un tamaño final mayor que las hojas producidas en situaciones de bajas temperaturas; las mismas tienden a ser más largas en relación con su ancho, con menor espesor, y tienen proporcionalmente más lámina con relación a su vaina. La tasa de extensión de la hoja en crecimiento es muy sensible a los cambios de temperatura en determinados momentos, respondiendo a un cambio en minutos. El ancho de la hoja refleja la circunferencia basal del “ápice” del macollo en el momento donde la hoja está todavía en la etapa de primordio, y por lo tanto es mucho menos sensible a los cambios actuales de temperatura (Holmes, citado por García et al., 2005).

Al aumentar las velocidades de aparición foliar y de elongación foliar con el incremento en la temperatura, la vida media de las hojas es más corta, por lo tanto aumenta la tasa de senescencia foliar y se acelera el recambio de tejido foliar (Colabelli et al., 1998).

Según Hodgson (1990) la reducción en el crecimiento a muy bajas temperaturas se debe a la disminución de la asimilación de CO₂; por lo tanto dicho factor es una de las causas de la fluctuación estacional de la producción de biomasa.

La senescencia foliar y la vida media foliar son afectadas por la temperatura de similar manera que la tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996). El flujo de producción de tejido foliar sigue exactamente las variaciones estacionales de temperatura pero la tasa de senescencia promedio no sigue estas variaciones, debido a que la porción de tejido que muere corresponde a la porción de hoja producida con una vida media foliar de anterioridad (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Cuando emerge una hoja, crece a una tasa diaria (TEF) determinada por la temperatura. Luego de un período de tiempo correspondiente a la duración de elongación foliar, que es proporcional al intervalo de aparición foliar, la hoja en elongación alcanza su tamaño final y permanece verde durante su vida media foliar (VMF). La porción de hoja que apareció el día “j” empieza a senescer al día “j” sumado la VMF, esta progresión del tejido senescente ocurre desde la punta hasta la base de la hoja (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Lemaire y Agnusdei (1999) exponen que es posible simular el efecto de los cambios en temperatura en el tamaño foliar y en la dinámica de crecimiento y senescencia de tejido foliar, conociendo la relación entre la tasa de elongación y la tasa de aparición foliar con la temperatura. El modelo muestra que el largo final de hoja tiende a decrecer desde otoño a invierno, siguiendo la tendencia general de disminución de la temperatura; durante primavera aumenta progresivamente con el incremento en la temperatura. En otoño, con temperaturas decrecientes las porciones de tejido foliar que senescen son mayores que las que se producen, esto conduce a un balance negativo entre crecimiento y senescencia. Durante el período donde se incrementa la temperatura (primavera) hay un balance positivo entre ambos flujos. En otras palabras las hojas producidas durante otoño senescen progresivamente durante invierno y son remplazadas con hojas más cortas producidas en condiciones de baja temperatura.

El equilibrio entre el crecimiento foliar y la senescencia solo puede ser observado bajo temperatura constante; en condiciones naturales cualquier evento que incremente la tasa de elongación foliar y el largo final de hoja (temperatura o aplicación de nitrógeno), incrementa la tasa de crecimiento de la pastura sin alterar la senescencia actual y por lo tanto modifica el balance entre dichos flujos (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.3.3. Efecto del agua

El agua es un factor clave en los tres mecanismos de asimilación de nutrientes. Las raíces interceptan más iones nutrientes (particularmente para el calcio y magnesio) cuando crecen en un suelo húmedo que cuando crecen en uno seco, a causa de que su desarrollo es más extenso. La masa fluida del agua edáfica, al producir las corrientes de transpiración, transporta la mayor parte de nitratos, sulfatos, etc. En el tercer método de difusión, la planta absorbe los nutrientes adyacentes a las raíces y así se establece un gradiente (Tisdale y Nelson, 1991).

El nivel de humedad disponible en el suelo afecta la tasa de crecimiento de las plantas, principalmente la elongación de los macollos por afectar la tasa de expansión de las células próximas a los meristemas (Silva et al., 1996). La tasa de elongación celular es uno de los parámetros más sensibles al déficit hídrico, pues el crecimiento de la célula está cuantitativamente relacionado con su turgencia, la cual decrece con cualquier disminución del potencial hídrico de

la célula (Levitt, Rodrigues et al., citados por Dos Santos Difante, 2003). Al respecto Kramer (1980) señala que un déficit hídrico reduce la turgencia, causa cierre de estomas y reduce la elongación celular, por lo tanto reduce el área de superficie foliar y la tasa de fotosíntesis por unidad de área.

La falta de agua limita la tasa de elongación foliar, el número de hojas por macollo y el macollaje. Morales et al., citados por Nabinger (1996) determinaron que con una reducción del 50 % en la disponibilidad hídrica la tasa de elongación foliar se reduce en 60 % en el macollo principal. Además hay una reducción en el índice de área foliar, favoreciendo el desarrollo de macollos basales, lo que favorece un elevado porcentaje de eliminación de meristemas apicales (Rodrigues et al., citados por Dos Santos Difante, 2003). En estas condiciones de déficit hídrico, la vida media foliar tiende a ser más corta y las pasturas menos densas (Colabelli et al., 1998).

Un déficit importante de agua provoca, tanto en la parte aérea como en las raíces, un crecimiento pobre el cual en situaciones extremas se detiene. Sin embargo, con aumentos en la disponibilidad de agua hay un crecimiento mayor en la parte aérea que en las raíces, sucediendo lo contrario cuando descende la disponibilidad de agua donde aumenta el crecimiento de las raíces en profundidad, determinando un incremento en el peso de los sistemas radiculares (Troughton, citado por Carámbula, 2002c). Al respecto Santiñaque (1996) en un experimento encontró una mayor relación raíz/parte aérea en condiciones de deficiencia hídrica, con un mayor crecimiento en el largo de las raíces.

Los efectos de la deficiencia hídrica son difíciles de separarse de los efectos correspondientes a la menor disponibilidad de nitrógeno que se verifica en esas condiciones. Sin embargo, los procesos fisiológicos que operan son diferentes. La deficiencia hídrica limita la absorción de carbono por la limitación en el intercambio de gases por cierre de estomas, mientras que el nitrógeno limita la respuesta fotosintética por la limitación en la concentración de clorofila (Lemaire, 2001).

Una leve deficiencia hídrica reduce la absorción de nitrógeno y otros nutrientes que son absorbidos por el proceso de flujo de masa (Lemaire et al., 1997). Las cantidades reducidas de nutrientes afectan directamente las características morfológicas e, indirectamente las estructurales de la cubierta vegetal.

2.4. FACTORES DE MANEJO QUE MODIFICAN LA MORFOGÉNESIS Y LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LA PASTURA

2.4.1. Efecto del manejo del pastoreo

La respuesta de las plantas forrajeras a la defoliación puede ser descripta en dos niveles: respuestas fisiológicas, las que ocurren en cortos períodos de tiempo, y respuestas morfológicas a largo plazo. El grado en que estos tipos de respuesta influyen en las características de las pasturas y la producción depende del régimen de defoliación, y del balance obtenido entre el suministro y la demanda de recursos por las plantas. Cuando la defoliación es relativamente poco frecuente y laxa, las plantas mantienen balanceado el crecimiento de raíz y tallo a través de las respuestas fisiológicas a corto plazo. Si la severidad de defoliación aumenta, ajustes morfológicos son necesarios para garantizar el crecimiento de toda la planta (Chapman y Lemaire, 1993).

La habilidad de una planta para sobrevivir y mantener su abundancia y productividad en una comunidad vegetal es dependiente de la evasión y la tolerancia, componentes de la resistencia al pastoreo. Los mecanismos de evasión son aquellos que reducen la probabilidad de defoliación mientras que los mecanismos de tolerancia facilitan el crecimiento después de la defoliación (Briske, 1986). Las respuestas morfológicas a la defoliación constituyen una importante parte de estos mecanismos.

Cuando las hojas son removidas de la planta ocurre un desbalance entre el suministro y la demanda de carbohidratos que limita la tasa de crecimiento; las respuestas fisiológicas aseguran restaurar el crecimiento. Estas respuestas mantienen balanceado el crecimiento de toda la planta si la limitación de recursos existe solo por un corto período, por ejemplo si la defoliación es poco frecuente y/o poco severa y las plantas son capaces de restablecer la tasa original de suministro de carbohidratos antes que la defoliación se repita. Si la limitación es muy significativa (defoliación frecuente y/o severa) y las plantas son incapaces de restaurar la tasa de suministro de recursos, sucederán cambios en el funcionamiento de la planta. A largo plazo cambios en la morfología de la planta adquieren importancia en mantener el crecimiento homeostático (Chapman y Lemaire, 1993).

La disminución del carbono soluble en plantas en rebrote luego de una defoliación esta sobre todo dada por las pérdidas por respiración y sólo en parte por la removilización directa de C para la síntesis de nuevos tejidos. Por lo tanto, la cantidad de proteínas de reserva y la tasa a la que son recicladas determina la tasa de expansión de nuevas hojas (Richards, 1993).

El suministro de carbono luego de una defoliación poco frecuente y severa en pasturas bajo pastoreo rotativo es dependiente principalmente de la dinámica de expansión del área foliar y del retraso en restaurar el IAF optimo. En pasturas bajo pastoreo continuo el suministro de carbono esta principalmente determinado por el IAF en el que el tapiz se mantiene en equilibrio (Lemaire y Chapman, 1996).

Un macollo independiente puede volver a importar fotoasimilados, después de una reducción en la capacidad de ganancia de carbono, ya sea por defoliación o por sombreado. La defoliación causa que las hojas exporten una gran proporción de sus fotoasimilados, los cuales se incorporan en el tejido fotosintéticamente activo (Deltling et al., Ryle y Powell, citados por Briske, 1986). Al respecto Richards (1993) demostró que el crecimiento de la raíz en muchas especies forrajeras, cesa luego de una remoción del 50 % o más en el sistema aéreo, asignando el carbono para los brotes en crecimiento para la rápida restauración de la intercepción lumínica.

A largo plazo el pastoreo puede inducir mecanismos de evasión mediante la selección de plantas caracterizadas por un alto número de macollos de menor tamaño, con reducción en el número de hojas y en el área de lámina foliar (Carman, Detling y Painter, citados por Briske, 1986).

El manejo de la defoliación tiene un rol central como moderador de la estructura de las pasturas: cuando se incrementa la presión de pastoreo, la biomasa disminuye y la pastura presenta una alta densidad de macollos pequeños (Colabelli et al., 1998). Con defoliaciones frecuentes e intensas también se afecta el sistema radicular siendo más superficial comparado con un manejo con pastoreos menos frecuentes y menos intensos (Sbrissia et al., 2007). Si la presión de pastoreo se mantiene baja, o sea alto IAF, se afecta negativamente el crecimiento y utilización de la pastura: declina la densidad de macollos y la relación hoja verde/tallo decrece progresivamente (Hunt, Hunt y Brougham, Tainton, Korte et al., Grant et al., Butler et al., citados por Chapman y Lemaire, 1993); en última instancia limita la eficiencia fotosintética del forraje

residual y también limita la ingesta animal (Hodgson et al., 1977) y por lo tanto el rendimiento cosechable (Lemaire y Chapman, 1996).

El pastoreo beneficia a las plantas mediante el aumento de la penetración de la luz en el interior de la canopia, por la eliminación de las hojas maduras y senescentes, aumentando la proporción de hojas nuevas más activas fotosintéticamente y activando meristemas latentes en la base del tallo y rizomas (Kephart et al., citados por Sbrissia et al., 2007). El pastoreo afecta a la partición de la biomasa entre la raíz y el tallo y entre las estructuras vegetativas y las reproductivas (Loehle, citado por Sbrissia et al., 2007).

Usando un enfoque probabilístico para el análisis de eventos de defoliación, para macollos marcados al azar (técnica desarrollada por Hodgson y Ollerenshaw, 1969), la proporción de macollos marcados defoliados diariamente puede ser considerado como una medida de la probabilidad de defoliación de toda la población de macollos de la pastura. Esta estimación puede ser realizada para cualquier evento de defoliación tanto en macollos individuales como a nivel de las hojas. El inverso de la probabilidad de defoliación da el intervalo promedio entre dos defoliaciones sucesivas en el mismo macollo o en la misma categoría de edad de la hoja (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Wade et al., citados por Lemaire y Agnusdei (1999) mostraron que la probabilidad de defoliación de macollos individuales en tapices bajo pastoreo continuo está directamente relacionado con la carga animal a través de una función lineal, esto denota que la proporción de macollos defoliados cada día incrementa proporcionalmente al incrementar la carga.

Cuando la probabilidad de defoliación es analizada a nivel de hoja, es posible notar que a medida que se incrementa la categoría de edad (hojas más viejas) las hojas son menos frecuentemente defoliadas (Mazzanti y Lemaire, 1994). Si se considera que una hoja dada cambia su categoría cada vez que una nueva hoja emerge, es posible acumular la probabilidad de defoliación de todas las categorías de edad de hoja que están presentes en un macollo, para calcular el número promedio de defoliaciones que una hoja individual es susceptible de soportar durante su vida media foliar (Lemaire y Agnusdei, 1999). En pasturas bajo pastoreo continuo, la probabilidad de que una hoja sea defoliada antes de su senescencia está determinada mayormente por la carga animal y debido a la intensidad de defoliación constante, la proporción de tejido

foliar removida por el pastoreo animal depende directamente de la carga. Cuando esta última aumenta, el incremento en la proporción de tejido foliar consumido por los animales determina una disminución lineal en la senescencia foliar, debido al aumento de la probabilidad de defoliación de hojas individuales. Cada día, la cantidad de tejido foliar que senesce debe ser igual a la cantidad de tejido foliar que creció un período de vida media foliar anterior menos la cantidad de ese tejido que fue consumida por los animales (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La respuesta al pastoreo de una planta corresponde a un proceso complejo que depende no sólo de la intensidad y frecuencia de defoliación sufrida, sino también del patrón de defoliación de las plantas vecinas. El comportamiento selectivo del animal en pastoreo, que se caracteriza por la remoción preferencial de especies o partes de plantas, afecta y determina la competitividad de las diferentes plantas dentro de la comunidad, modificando el valor nutritivo y cantidad de forraje producido (Lemaire, 2001).

2.4.2. Efecto de la fertilización nitrogenada

La función principal del nitrógeno en los seres vivos es formar parte de las moléculas de aminoácidos y proteínas. El N también es constituyente de otros compuestos como vitaminas, coenzimas, clorofila y ácidos nucleicos (ADN, ARN) (Morón, 1994).

Las dos entradas principales de nitrógeno al sistema son la fijación biológica a través de las leguminosas y los fertilizantes nitrogenados. Las salidas del sistema son: volatilización hacia la atmósfera, lixiviación, denitrificación, pasaje de nitratos a gases (N y N₂O), erosión, productos animales (leche, carne, lana) y deyecciones animales fuera del área productiva (Morón, 1994).

En suelos del país es bien conocida la deficiencia de algunos nutrientes minerales especialmente en nitrógeno y fósforo, lo cual afecta notablemente el crecimiento del campo natural (Ayala y Carámbula, 1994). El porcentaje de nitrógeno total en el horizonte superficial de los suelos del país en general está en el rango de 0,1 a 0,3 % (Morón, 1994). Bajo estas circunstancias se han desarrollado en la región vegetaciones estivales, con especies más eficientes

en el uso de estos recursos limitantes (Ayala y Carámbula, 1994), siendo las invernales escasas (Berretta 1998a, Berretta y Bemhaja 1998c).

La producción de forraje en la mayoría de los ecosistemas de praderas está limitada por la deficiencia de N (Chapin, Berendse et al., Tilman, citados por Behmaja, 1994) y puede ser aumentada por encima del 50 % cuando la misma es corregida.

El suministro de nitrógeno está en relación con la utilización de los carbohidratos. Cuando las cantidades de N son insuficientes, los carbohidratos se depositan en las células causando un adelgazamiento de las mismas. Cuando las cantidades de N son adecuadas y las condiciones favorables para el crecimiento, se forman proteínas a partir de los CHO (Tisdale y Nelson, 1970a).

Desde la parte superior a la inferior de la canopia, las hojas individuales requieren cada vez menos N para maximizar su asimilación de carbono, debido a la atenuación de la luz dentro de la misma y a la menor cantidad de N necesario para maximizar la fotosíntesis de la hoja con menor intensidad de luz. Por lo tanto, se ha sugerido que los gradientes de N foliar observados, representan una manera de maximizar la asimilación de carbono por la canopia. Se ha demostrado que la desuniforme distribución del N entre las hojas de la canopia incrementa la asimilación diaria de carbono en un 20-40 % (dependiendo de la especie, la radiación diaria, etc.) en comparación con una distribución teórica uniforme (Hirose y Werger, Schieving et al., Chen et al., Sinclair y Shiraiwa, Anten, Drouet, Warren y Adams, citados por Gastal y Lemaire, 2002).

La respuesta de la fotosíntesis de la hoja a la irradiación depende ampliamente del contenido foliar de N. Proteínas fotosintéticas, incluyendo una gran cantidad de Rubisco y, en menor medida, el complejo de proteínas de captura de la luz, representan una gran parte del N foliar total (Evans, Field y Mooney, citados por Gastal y Lemaire, 2002).

La influencia del N foliar en la eficiencia de uso de la luz tiene un impacto limitado en la fotosíntesis instantánea de la canopia especialmente bajo una alta intensidad de luz incidente y cuando el área foliar es baja. Sin embargo su impacto en la fotosíntesis de la canopia se hace importante cuando se integra la

respuesta en el día o en periodos largos de crecimiento, debido al incremento en la duración de los períodos de baja intensidad de luz, y también bajo un cultivo con un alto índice de área foliar debido a que la proporción de hojas sombreadas es alta (Gastal y Lemaire, 2002). La magnitud de los efectos del contenido de N en la eficiencia de uso de la luz de la hoja es dependiente de la especie, posiblemente en relación a las diferencias en partición del N entre Rubisco y el complejo de proteínas que captan la luz (Evans, citado por Gastal y Lemaire, 2002).

El consumo de nitrógeno de los campos de cultivos es altamente variable en un año, entre años, entre sitios y entre cultivos, aún cuando el suministro del mismo por el suelo o por agregado adicional de fertilizante sea abundante. Esta variabilidad en la dinámica de acumulación de N en situaciones de suministro abundante de N, se puede reducir cuando el contenido de N del cultivo (cantidad de N del cultivo por unidad de área) se relaciona con la cosecha de biomasa en lugar del tiempo (Lemaire y Salette, Greenwood et al., citados por Gastal y Lemaire, 2002), lo que sugiere que el consumo de N por el cultivo está ampliamente determinado por la tasa de crecimiento del mismo (Gastal y Lemaire, 2002). Esta relación no es lineal, el consumo adicional de N por unidad adicional de biomasa se reduce a medida que el cultivo es más grande (Lemaire y Salette, Greenwood et al., citados por Gastal y Lemaire 2002, Marino et al. 2004, Agnusdei et al. 2010).

Cuando las plantas soportan deficiencias del N se vuelven raquílicas y amarillas. Este amarillamiento o clorosis aparece primeramente en las hojas inferiores; las superiores permanecen verdes, lo que demuestra la movilidad del N en la planta (Tisdale y Nelson, 1970a).

Cuando las raíces no son capaces de absorber cantidades suficientes de N para el crecimiento, hay una autólisis por parte de las hojas viejas de los compuestos nitrogenados y se traslada N a las zonas de activo crecimiento para la síntesis de nuevos tejidos (Tisdale y Nelson, 1970a). Esta removilización del N desde las hojas viejas a las hojas en elongación acompaña el proceso de senescencia (Thomas y Stoddart, citados por Lemaire y Chapman, 1996), pudiendo reciclarse entre un 75-80 % del nitrógeno foliar y sólo el 20-25 % retorna al suelo a través de la senescencia de hojas no defoliadas (Lemaire y Culleton, 1989).

En condiciones de pastoreo continuo, dado que las hojas jóvenes bien iluminadas con un alto contenido de N, están más accesibles al pastoreo y tienen una alta probabilidad de remoción (Barthram y Grant 1984, Clark et al. 1984), una alta proporción de N requerido para la producción de nuevas hojas es absorbido del suelo y se podría predecir que la pradera depende más de la disponibilidad de N en el suelo cuando se pastorea con mayor severidad. Una defoliación severa conduce a una disminución en la oferta de N, y la recuperación del área foliar necesaria para restaurar la oferta de nitrógeno implica removilización de reservas de N desde el tallo y las raíces (Lemaire y Chapman, 1996).

El conjunto de efectos del N sobre las variables morfológicas y estructurales, determinan una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Cultivos crecidos en condiciones naturales de este mineral, generalmente alcanzan menor expansión foliar y crecimiento aéreo en comparación con cultivos no limitados (Colabelli et al., 1998).

2.4.2.1. Efecto sobre la producción de forraje y la distribución estacional

Como se mencionó anteriormente el suministro de nitrógeno es el principal nutriente en controlar el crecimiento de las pasturas y por lo tanto la producción de forraje. A continuación se citan una serie de trabajos nacionales respecto al efecto de la fertilización nitrogenada en la producción de forraje, contribución de especies y su distribución a lo largo del año.

Ayala y Carámbula (1994) en un Brunosol éutrico de la Unidad Alférez estudiaron la respuesta a la fertilización en dos años consecutivos, con una dosis no limitante de nitrógeno (320 unidades de N/ha/año) para dos frecuencias de corte (45 vs 90 días); encontrando que la fertilización aumentó la producción de forraje en un 65 % y 71 % para las respectivas frecuencias de corte. Se magnificó la estacionalidad del campo natural siendo mayor el crecimiento de forraje en primavera y verano, lo que pudo estar debido a la constitución botánica de la pastura (mayor número de especies estivales), la producción de invierno fue baja a pesar de registrarse un mayor aporte de especies invernales.

En un trabajo conducido por Rodríguez Palma y Rodríguez (2010a) donde se presenta información de ocho años de estudio de la fertilización

nitrogenada en otoño-invierno (0 y 100 unidades de N/ha/año) en campo natural sobre Brunosoles éutricos de la Unidad Itapebí-Tres Arboles, la producción de forraje anual fue 27 % superior en el tratamiento fertilizado. La superioridad de este tratamiento en la tasa de crecimiento de forraje estacional fue 44 % en invierno, 49 % en primavera, 10 % en verano, no difiriendo en otoño. También se observaron cambios en la composición de las especies, aumentando con la fertilización las gramíneas invernales en un 25 % y con una reducción 29 % en gramíneas estivales, de 45 % en malezas de campo sucio y de 38 % en malezas menores y leguminosas.

Berretta et al. (1998) en suelos de la Unidad Queguay Chico, evaluó la fertilización otoño-invernal con N y P a diferentes cargas animales en un periodo de tres años consecutivos, obteniéndose en todos los tratamientos fertilizados una superioridad en el crecimiento anual de 27 % en el primer año, 54 % en el segundo y 75 % en el tercero. La tasa de crecimiento diario de los tratamientos fertilizados fue mayor en todas las estaciones del año. En cuanto a la composición florística de las parcelas fertilizadas se constató un aumento de las especies invernales y pastos tiernos y finos y una disminución de pastos ordinarios.

Bemhaja (1994) reporta para un tapiz natural sobre Vertisol de Basalto profundo aumentos en la producción anual de forraje de 83 % para el segundo año de fertilización, con 120 unidades/ha/año de nitrógeno.

Los trabajos son consistentes en el mayor crecimiento de forraje en campos fertilizados y además se constata una mayor contribución de especies de mejor calidad y de gramíneas invernales, en campos donde están presentes, con fertilizaciones de otoño-invierno. Berretta (2005) señala que la fertilización de otoño-invierno es una estrategia que puede seguirse en vegetaciones que poseen especies invernales perennes de buenos pastos en una frecuencia relativa superior a 20 %.

Efectos similares se encontraron en regiones templadas, donde la producción de forraje se incrementó con la fertilización nitrogenada, lográndose triplicar la producción primaveral con 150 unidades de N/ha/año (Fernández Grecco y Agnusdei, 2004) observándose en algunos casos que la respuesta fue aún mayor (Agnusdei et al., 2001).

2.4.2.2. Efecto sobre las variables morfogénicas

Efecto sobre la tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar es afectada ampliamente por la nutrición nitrogenada. En gramíneas dicha tasa es dependiente del número de células y, de la tasa y duración de la elongación de las células epidérmicas (Volenc y Nelson 1983, MacAdam et al. 1989).

El aumento en la TEF dado por el agregado de nitrógeno se manifiesta a través de un aumento en el número de células epidérmicas maduras por día (Volenc y Nelson 1983, MacAdam et al. 1989, Gastal y Nelson 1994) y aumentos en el porcentaje de células mesófilas en división (MacAdam et al., 1989), mientras que el largo en las células se mantiene constante (Volenc y Nelson 1983, MacAdam et al. 1989, Gastal y Nelson 1994). La duración del período de elongación celular aumentó con altas tasas de N un 25 % (MacAdam et al., 1989) mientras que otros autores señalan una reducción en dicha duración (Gastal y Nelson, 1994). En todos los casos el impacto de N en la tasa de expansión foliar de gramíneas se relaciona más con el efecto del N en la producción celular que en la tasa de elongación celular (Gastal y Lemaire, 2002).

La tasa de elongación foliar en *Festuca arundinacea* se incrementó en un 89 % con altas dosis de nitrógeno (336 kg N/ha) comparada con bajas dosis (22 kg N/ha) (Volenc y Nelson, 1983). Para esta misma especie, Gastal et al. (1992) reportan variaciones en la TEF de 2 a 28 mm/macollo/día, de acuerdo a las diferentes tasas de fertilización y a la temperatura, exponiendo que con una alta aplicación (200 unidades/ha) de nitrógeno puede ser tres a cuatro veces mayor que con una baja aplicación (50 unidades/ha), y comparada con tratamientos sin fertilizar puede ser entre cuatro y cinco veces mayor (Gastal y Nelson, 1994). Con dosis de 360 kg N/ha/año se reportaron aumentos en la TEF entre 15-28 % comparado con el agregado de bajas dosis (160 kg N/ha/año) (Mazzanti et al., 1994).

Para *Paspalum notatum* se reportaron aumentos en la TEF ($P > 0,02$) de 25 % con 100 unidades de N/ha, 38 % con 150 unidades de N/ha y 51 % con 200 unidades de N/ha (Boggiano, 2000).

García et al. (2005) encontraron en *Stipa setigera* que al agregar una unidad de nitrógeno la tasa de elongación se incrementaba en 0,001 mm/GCD.

La tasa de elongación promedio de tres especies (*Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana* y *Hordeum stenostachys*), fue entre 16-19 % superior en los tratamientos fertilizados con 100 unidades de N/ha aplicado a fines de invierno principios de primavera, en relación al tratamiento testigo sin agregado del nutriente (Rodríguez Palma, 1998).

En *Lolium perenne* macollos con 360 unidades de N/ha presentaron una tasa de elongación foliar 25 % superior a macollos con bajas dosis de nitrógeno (60 unidades/ha), en promedio el incremento en la TEF fue de 19 % con altas aplicaciones (Laidlaw y Steen, 1989). Para dicha especie la tasa de elongación aumentó de 6,4 a 13,4 mm/día con el agregado de 500 kg N/ha/año (Wilman y Wright, 1983). También en *Lolium perenne* la aplicación de 132 kg N/ha incrementó la TEF de 4,8 a 14,3 mm/macollo/día en el verano (Pearse y Wilman, 1984).

En pasturas continuamente pastoreadas y mantenidas a una baja área foliar, una reducción en la tasa de elongación foliar de los macollos que conduzca a una disminución en el área foliar por macollo, puede estar limitando la respuesta a la fertilización nitrogenada en comparación con la respuesta obtenida bajo defoliaciones infrecuentes (Gastal y Lemaire, 1988). La alta densidad de macollos con altas dosis de N y una baja área foliar por macollo, podría contrarrestar en parte el efecto del N en los procesos de división y elongación celular que impulsan la TEF (Mazzanti et al., 1994).

Efecto sobre la tasa de aparición foliar

La tasa de aparición foliar en gramíneas templadas es directamente influenciada por la temperatura y poco afectada por la fertilización nitrogenada (Lemaire 1988, Cruz y Boval 1999).

Ryle (1964) trabajando con siete gramíneas perennes obtuvo un incremento en la tasa de aparición foliar dado tanto por un incremento en la temperatura como por un alto nivel de nitrógeno. Las altas temperaturas incrementaron el número de hojas vivas por macollo en todas las especies,

mientras que el nitrógeno presentó efecto a través de la interacción con este factor, con altas tasas del nutriente pero a bajas temperaturas no hubo efecto o fue muy poco.

Cuando las condiciones climáticas son estables, el filocrón depende principalmente del largo de la vaina de la hoja para un nivel de nitrógeno dado. El largo de vaina, a su vez, depende del tipo de defoliación ocurrida en la pastura, del tamaño inicial de la vaina en el comienzo del proceso de rebrote y del nivel de nutrición nitrogenada (Duru et al., 1999).

Davies (1979) obtuvo aumentos en la tasa de aparición foliar con el agregado de nitrógeno, aunque en otros trabajos reportó pequeños efectos (Davies, 1971); en contraposición se detectó una reducción en la longevidad de las hojas, resultando en un pequeño incremento en el número de hojas verdes nacidas por macollo (Davies, 1979).

Otros autores también reportan el efecto positivo de la fertilización nitrogenada en la tasa de aparición foliar (Wilman y Mohamed 1980, Thomas 1983, Wilman y Wright 1983, Pearse y Wilman 1984, Marino 1996, Lattanzi et al. 1997, Laidlaw et al. 2000).

Efecto sobre la vida media foliar

La vida media foliar se reduce levemente con deficiencia de nitrógeno (Davies 1979, Gastal y Lemaire 1988).

Con aumentos en el nivel de nitrógeno aumenta la tasa de senescencia en términos absolutos, dado por el efecto del nitrógeno en la tasa de expansión foliar y el tamaño foliar (Mazzanti y Lemaire, 1994). Por lo tanto un incremento en la fertilización nitrogenada sin un ajuste apropiado del pastoreo puede incrementar la senescencia y acumulación de material muerto en las pasturas (Mazzanti y Lemaire 1994, Lemaire y Chapman 1996, Rodríguez Palma 1998).

La vida media foliar es afectada por la temperatura de similar manera que la senescencia y la tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

2.4.2.3. Efecto sobre las características estructurales

Efecto sobre el tamaño foliar

El tamaño final de la lámina foliar es ampliamente influenciado por la disponibilidad de nitrógeno (Cruz y Boval, 1999).

García et al. (2005) encontraron una tendencia a incrementar el largo de hoja, en 0.1 mm, por cada unidad de N aplicada. Otros autores también reportan aumentos en el largo foliar debido al agregado de nitrógeno (Ryle 1964, Davies 1979).

El largo de lámina se incrementó en 2,2 cm al comparar aplicaciones de 100 kg N/ha/año con tratamientos no fertilizados, la respuesta disminuyó con incrementos en la tasa de aplicación entre 400 a 500 kg/ha/año, observando con aplicación de 500 kg N/ha/año un 52 % de aumento respecto a sin agregado de fertilizante (Wilman y Wright, 1983). El ancho foliar tuvo un incremento leve: con dosis de 500 kg N/ha/año tuvo un incremento de 23 % respecto al tratamiento sin nitrógeno (Wilman y Wright, 1983). El área foliar por lámina con aplicaciones de 500 kg N/ha/año comparado con tratamientos sin N aumentó un 86 % (Wilman y Wright, 1983).

En avena y raigrás se observó que los niveles de fertilización nitrogenada afectan más el largo de las hojas que el ancho. Para tratamiento de 150 kg N/ha/año el largo de hojas pasaba de 10,6 cm a 25,0 cm mientras que el ancho variaba entre 7,5 y 9,0 cm, en relación al testigo sin fertilizar (Marino, 1996).

Este efecto positivo del N en el tamaño foliar puede ser desglosado en dos procesos diferentes, por un lado tomando el filocrón como constante, el largo final de hoja es el resultado de aumentar la TEF inducida por el N; y por otro lado el filocrón es incrementado por el incremento en el largo de la vaina en que las hojas nuevas aparecen, el largo de ellas es también influenciado por la disponibilidad de N (Duru et al., 1999).

El tamaño maduro de láminas individuales en cultivos fertilizados con N puede ser casi el doble, sin que haya reducción en el número de hojas en la

canopia, siempre que la defoliación no sea demasiado laxa (Wilman y Wright, 1983).

Efecto sobre la densidad de macollos

Varios autores han demostrado el efecto positivo del nitrógeno en el macollaje (Ryle 1964, Davies 1971, Wilman y Pearse 1984, Simon y Lemaire 1987, Gastal y Lemaire 1988, Laidlaw y Steen 1989, Bahmani et al. 2001) en especies templadas.

El concepto de “site filling” (Davies, 1974) permite derivar en la tasa de macollaje potencial desde la tasa de aparición foliar. En pasturas en estado vegetativo la tasa potencial de aparición de macollos sólo puede ser alcanzada cuando el IAF es bajo, aumentando los sitios potenciales; la tasa de macollaje actual decrece a medida que el IAF se desarrolla y cesa con alto IAF. Deficiencias de N conducen a bajos valores de sitios potenciales (Lemaire, 1985) y suprimen la tasa de aparición de macollos por debajo de su valor potencial, aun en pasturas con bajo IAF (Lemaire y Chapman, 1996).

Cruz y Boval (1999) exponen que si bien el número de sitios potenciales de desarrollo en un macollo no se incrementó significativamente por el agregado de nitrógeno, sí aumentó la proporción de macollos creciendo en esos sitios potenciales. No todas las yemas axilares inducen desarrollo de nuevos macollos, el mismo se ve mayormente afectado cuando el crecimiento de la pastura está limitado por el nitrógeno (Lemaire, 1985). Alta disponibilidad de N puede incrementar la proporción de macollos creciendo en sitios potenciales y consecuentemente la tasa de macollaje sin modificar la tasa de aparición de hojas.

En pasturas bajo pastoreo continuo la densidad de macollos esta principalmente determinada por un estado estático del IAF, pasturas severamente defoliadas presentan mayor densidad de macollos que pasturas bajo pastoreo menos severo (Grant et al., 1983). En estas situaciones, la densidad de macollos es influenciada por el nivel de nutrición nitrogenada, si se hacen comparaciones con similar IAF (Lemaire y Chapman, 1996).

Altas aplicaciones de nitrógeno (360 kg N/ha/año) incrementaron en un 22 % la densidad de macollos bajo pastoreo continuo, donde se constató un mayor efecto en la tasa de macollaje que en la TEF, lo que sugiere que bajo este régimen de manejo la promoción en la tasa de macollaje sería una vía alternativa de respuesta a la fertilización nitrogenada (Mazzanti et al., 1994). Otros autores encontraron mayores respuestas en este componente (Laidlaw y Steen 1989, Rodríguez Palma 1998).

En pasturas defoliadas en forma intermitente, a pesar del efecto positivo de la nutrición nitrogenada en la tasa de aparición de macollos, el uso de la fertilización N puede conducir a una baja densidad de macollos debido al rápido desarrollo del IAF y a la muerte acelerada de macollos (Lemaire y Chapman, 1996). Períodos prolongados de sombreado llevan también a la muerte de los macollos más pequeños reduciendo la densidad de los mismos (Lemaire, 1997). Por lo tanto, es necesaria una frecuencia moderada de defoliación para permitir un sostenido efecto positivo de la aplicación de nitrógeno en esta característica (Wilman y Wright 1983, Mazzanti et al. 1994).

Singer (2002) reporta disminuciones en la densidad de macollos con incrementos en la fertilización nitrogenada para pasturas bajo corte. Este autor señala que a medida que incrementa el N la densidad de macollos se acerca a un máximo y luego de este aumentos en el peso de los macollos determinan un mayor rendimiento, por lo que a bajas dosis ya se estaba cerca de esa respuesta máxima de macollaje.

Efecto en el número de hojas vivas por macollo

Wilman y Wright (1983) tras analizar en conjunto una serie de trabajos de otros autores concluyen que la fertilización nitrogenada tiene poco efecto en la tasa de producción de hojas por macollo.

El número de hojas vivas por macollo se incrementó con aumentos en la temperatura y altos niveles de nitrógeno, mientras que a bajas temperaturas el nitrógeno no tuvo efecto en este parámetro (Ryle, 1964).

Efecto en otras características

El peso seco de lámina tuvo aumentos de 2,3 mg en respuesta al agregado de 100 kg N/ha/año, con 500 kg N/ha/año ese incremento corresponde a un 59 % comparado con los tratamientos sin fertilización. Con agregados de 500 kg N/ha/año el peso seco por macollo fue 101 % mayor que el testigo (Wilman y Wright, 1983). Mazzanti et al. (1994) también reportan variaciones en dicha característica según los tratamientos de fertilización.

El espesor de la lámina, largo de pseudotallo, altura de la pastura y proporción de lámina foliar senescente son también afectadas por la fertilización nitrogenada (Wilman y Wright, 1983).

2.5. FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR

2.5.1. Efecto de las características estructurales

La optimización de los sistemas de pastoreo no puede ser concebida como la independiente maximización de la producción promedio de forraje o la ingesta de los animales, sino como el resultado de los tres flujos de tejido foliar: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons, 1994).

En ausencia de pastoreo la acumulación neta de forraje es el resultado de los procesos de crecimiento y senescencia, pero cuando el pastoreo animal está presente la acumulación neta representa el balance entre crecimiento, senescencia y consumo de forraje expresados en tasas por unidad de área. Las diferencias en la acumulación de forraje en este último caso pueden deberse a diferencias en cualquiera de los tres flujos de tejido o a combinaciones de los mismos. El tejido foliar que no es cosechado finalmente senesce y muere, por lo tanto la eficiencia de cosecha del tejido crecido es un factor determinante de la acumulación neta de forraje (Bircham y Hodgson, 1983).

Al inicio de una defoliación, en pasturas defoliadas intermitentemente, cuando el IAF comienza a aumentar, la máxima tasa de crecimiento promedio inicialmente aumenta, luego decrece reflejando pérdidas en el potencial de producción dado por los efectos del sombreado que ocurre a alto IAF. Por lo

tanto, mantener pasturas a alto IAF va a incurrir en pérdidas en el potencial de producción, lo que limita la utilización actual del forraje independientemente de la eficiencia de utilización (Lemaire y Chapman, 1996).

Bircham y Hodgson (1983), Grant et al. (1983) trabajando en una pastura bajo pastoreo continuo con ovinos, concluyeron que existe un mecanismo homeostático donde cambios compensatorios en la densidad poblacional de una especie y los recambios de tejido en plantas individuales se combinan para mantener relativamente constante la producción neta de forraje verde alrededor de un rango de IAF.

En pastoreo continuo donde la altura de la pastura se mantiene alrededor de 2,5 a 6 cm la producción neta de forraje se mantiene relativamente invariable, dado por el ajuste en el número de macollos y en la producción por macollo y en el balance entre crecimiento y senescencia (Bircham y Hodgson 1983, Grant et al. 1983). Cuando la pastura se mantiene por debajo de 2-2,5 cm la tasa de producción neta disminuye, y por encima de 6 cm cualquier incremento en el crecimiento es compensado por un incremento en la tasa de senescencia, lo que provoca también disminuciones en la producción neta (Grant et al., 1983). Bircham y Hodgson (1983) señalan que la maximización de la producción neta se da con un IAF alrededor de 2,5-3 lo que correspondería a una altura de 3,5 cm en pasturas de raigrás perenne-trébol blanco.

2.5.2. Efecto del nitrógeno en los flujos de tejido foliar

Los flujos de nitrógeno en pasturas bajo pastoreo son afectados fuertemente por el patrón de defoliación. Bajo pastoreo intermitente y severo el suministro de nitrógeno alterna entre altas y bajas tasas dependiendo de la etapa del rebrote. En pastoreo continuo el suministro de nitrógeno es más uniforme y la tasa de absorción está determinada por el IAF promedio (Lemaire y Chapman, 1996).

La severidad del pastoreo determina la importancia relativa de las dos vías de reciclaje del N: removilización interna desde hojas senescentes (determina menos pérdidas de N) *versus* reciclaje externo vía animal. Maximizar el consumo animal por medio de incrementos en la utilización del forraje crecido conduce a bajas eficiencias de utilización del N en los sistemas pastoriles, los

que pueden no ser sustentables si la tasa de remoción del N no está balanceada con las entradas de N al sistema (Lemaire y Chapman, 1996).

El rebrote de plantas luego de una defoliación no está directamente determinado por el nivel de reservas de carbohidratos sino por el almacenamiento de nitrógeno y su capacidad de removilización (Ourry et al., 1994). La disminución de C soluble luego de una defoliación está dada por pérdidas por respiración y sólo en parte por removilización directa de C para la síntesis de nuevos tejidos (Richards, 1993).

En pasturas mantenidas a un IAF aproximadamente constante, si la producción de forraje se incrementa por algún factor, como aplicación de N u otro mineral, temperatura o aplicación de riego, se debe incrementar la carga animal para mantener ese IAF, por lo tanto una mayor proporción de tejido foliar es removido por los animales (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En pasturas bajo pastoreo continuo, la defoliación constante conduce a bajas respuestas a la fertilización nitrogenada en términos de tasa de elongación foliar (Mazzanti et al., 1994). Existe una modificación de la estructura de la canopia, donde se aprecian cambios en la distribución horizontal de la biomasa (Davies 1977, Whitehead 1995) y aumenta la densidad de macollos (Mazzanti et al., 1994) como manera de compensar menores pesos de macollos (Bircham y Hodgson 1983, Grant et al. 1983), pudiendo afectar el consumo de forraje por el animal (Hodgson, 1985).

El efecto del nitrógeno en la densidad de macollos depende del índice de área foliar de la pastura. Con bajo IAF existe un efecto positivo de la fertilización nitrogenada a través del aumento en los sitios potenciales (Lemaire, 1997). Cuando el IAF es alto existe una falta de estímulo en los sitios potenciales provocada por reducción en la cantidad (Simon y Lemaire, 1987) y cambios en la calidad de la luz que llega a la canopia (Casal et al. 1985, Deregibus et al. 1985).

La senescencia foliar puede ser menor en relación con el crecimiento bruto foliar con incrementos en la aplicación de nitrógeno, pero este resultado no es un efecto directo del N sino un efecto indirecto a través del correspondiente aumento en la carga animal. Por consiguiente, la proporción de producción bruta de tejido foliar que escapa a la defoliación y retorna al suelo a

través de la senescencia se espera que sea baja para especies de larga vida media foliar comparada con especies con rápido recambio de tejido foliar (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.5.3. Patrones de defoliación

La intensidad (o severidad) de una defoliación individual se puede estimar como la relación entre el largo de la porción foliar removida por el animal en un evento de defoliación dado y el largo de la hoja antes de la defoliación (Lemaire y Agnusdei, 1999). La intensidad de defoliación depende directamente de la carga animal y de la duración del período de pastoreo, las cuales son características del sistema de manejo del pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

Varios autores han demostrado que la intensidad de defoliación aparece relativamente constante e independiente de la categoría de edad de la hoja (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Agnusdei 1999). Mazzanti y Lemaire (1994) exponen que la fertilización nitrogenada no tuvo efecto en la intensidad de defoliación así como tampoco la variedad o el IAF, siendo este valor de 50 %, Agnusdei (1999) en *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* y *Cynodon dactylon* encontró que el largo foliar removido fue de 50-55 % y Rodríguez Palma (1998) obtuvo una intensidad de defoliación de 66 %.

Clark et al. (1984) encontraron un pequeño efecto de la fertilización en la severidad de defoliación, teniendo mayores efectos el método de pastoreo. Mientras que Curll y Wilkins (1982) obtuvieron diferencias del 25 % en el largo de hoja removido por los animales comparando tratamientos fertilizados con tratamientos sin agregado de nitrógeno.

La proporción de tejido foliar total removido por los animales; teniendo en cuenta el largo, el ancho y espesor (los cuales son mayores en la base de la hoja); es muy baja aún en pasturas mantenidas a una altura relativamente baja (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El largo foliar consumido llegó a un máximo de 70 % asociado a altas tasas de fertilización nitrogenada y altas cargas animales (Mazzanti y Lemaire, 1994).

La frecuencia de defoliación depende solamente de la carga animal (Lemaire y Chapman, 1996). Diferencias observadas bajo diferentes tasas de fertilización nitrogenada están asociadas a un efecto indirecto del nitrógeno, el cual al permitir incrementos en el IAF admite aumentos en la carga animal para mantener ese IAF a un determinado nivel similar entre tratamientos (Mazzanti y Lemaire, 1994).

Con respecto al intervalo de defoliación, existen evidencias que el mismo tiende a ser menor con el agregado de nitrógeno. Al respecto Mazzanti y Lemaire (1994) reportan que el mismo es 25 % menor con dosis de 360 kg N/ha/año comparado con 160 kg N/ha/año. Rodríguez Palma (1998) obtuvo disminuciones en el intervalo de 34 % y 49 % con la aplicación de 50 y 100 unidades de N/ha/año, respectivamente, comparados con el tratamiento testigo sin fertilización. Otros autores (Curll y Wilkins 1982, Clark et al. 1984) obtuvieron similares resultados.

La proporción del largo foliar que escapa a la defoliación y que eventualmente senesce está estimada como la relación entre la vida media foliar y el intervalo de defoliación, el cual determina el máximo número de veces que una hoja individual puede ser defoliada (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire y Agnusdei 1999).

2.5.4. Eficiencia de utilización del forraje

La eficiencia de utilización del forraje puede ser definida como la proporción de la producción de tejido foliar en crecimiento que es removida por los animales antes de su estado de senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

La eficiencia de utilización del forraje es la relación entre el consumo de forraje y el crecimiento bruto del forraje. Esta relación representa la eficiencia actual de utilización del forraje y tiene en cuenta cambios en la masa de forraje durante el período experimental (Mazzanti y Lemaire, 1994).

La relación entre el crecimiento neto de forraje (crecimiento bruto menos senescencia) y el crecimiento bruto representa la eficiencia potencial, medida en situaciones en donde las características de la pastura permanecen constantes (Hodgson, 1985).

La tasa de consumo de forraje y por lo tanto la eficiencia de utilización tienden a decrecer en pasturas mantenidas a alto IAF como resultado de una reducida densidad de macollos y baja relación hoja verde/tallo (Hodgson et al., 1977).

La reducción de la carga animal resultado de una extensificación de los sistemas provocaría una disminución de la eficiencia de utilización del forraje (Lemaire, 1997). Por lo tanto esta reducción debe conducir a un manejo intermitente del pastoreo con periodos de descanso en lugar de un manejo continuo, para mantener un buen equilibrio entre el consumo de forraje y el crecimiento y evitar la excesiva acumulación de material senescente (Mazzanti y Lemaire, 1994). En pastoreo rotativo se podría mantener un nivel de eficiencia seleccionando un adecuado intervalo entre defoliaciones (Lemaire, 1997).

En pastoreo continuo con pasturas mantenidas a un IAF constante cualquier reducción en la producción de tejido foliar, como la producida por la restricción en el suministro de nitrógeno, tenderán a reducir la carga animal para mantener el estado del tapiz, por lo tanto también decrece la eficiencia de utilización del forraje del sistema. La magnitud de este efecto podría ser dependiente de la vida media de las especies, la reducción en la eficiencia del pastoreo que induce a disminuciones en el crecimiento de forraje y carga animal puede ser mayor para especies con una vida media corta que para especies con una vida media foliar larga. Esta variable necesita ser considerada para optimizar la eficiencia de utilización cuando se diseñan sistemas de utilización de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

Asumiendo que la masa de forraje es el factor determinante del consumo de forraje animal individual, es posible que un bajo contenido de nitrógeno en las pasturas resulte en menor eficiencia de utilización para mantener un nivel dado de consumo (Laidlaw y Steen, 1989).

Incrementos de 13 % en la eficiencia de utilización actual y de 28 % en la eficiencia de utilización potencial fueron reportados cuando se compararon dosis de 360 kg N/ha/año con dosis de 160 kg N/ha/año (Mazzanti y Lemaire, 1994). En otro experimento se obtuvo aumentos en la eficiencia de uso actual de 120 % con la aplicación de 100 unidades de N/ha respecto al tratamiento testigo sin N (Rodríguez Palma, 1998).

2.6. CONCLUSIONES

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y pérdida de forraje ocurren en forma simultánea (Hodgson et al., 1981), como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia.

El conocimiento de las diferencias morfogénicas de las gramíneas forrajeras que integran las pasturas de la región, es básico para la elaboración de estrategias eficientes de cosecha y la comprensión de mecanismos adaptativos de estas especies para persistir ante diferentes regímenes de defoliación (Colabelli et al., 1998).

El crecimiento y desarrollo de las plantas están controlados por las condiciones ambientales, donde la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes son determinantes de dichos procesos (Colabelli et al., 1998), de estos últimos el nitrógeno es el elemento que más limita la productividad de los sistemas (Baethgen, 1994).

La respuesta de las plantas forrajeras a la defoliación puede ser descrita en dos niveles: respuestas fisiológicas, las que ocurren en cortos períodos de tiempo, y respuestas morfológicas a largo plazo. El grado en que estos tipos de respuesta influyen en las características de las pasturas y la producción depende del régimen de defoliación, y del balance obtenido entre el suministro y la demanda de recursos por las plantas (Chapman y Lemaire, 1993).

El manejo de la defoliación tiene un rol central como moderador de la estructura de las pasturas: cuando se incrementa la presión de pastoreo, la biomasa disminuye y la pastura presenta una alta densidad de macollos pequeños (Colabelli et al., 1998).

El incremento del nivel trófico del suelo debido a la introducción de especies de leguminosas y fertilización; tanto como el manejo, favorecen el aumento de la frecuencia de especies invernales finas y tiernas (Berretta y Levratto 1990, Bemhaja y Berretta 1991). Las gramíneas invernales productivas reaccionan positivamente al agregado de nitrógeno, conduciendo la flora de los campos hacia un proceso de invernización (Boggiano et al., 2004).

En suelos del país es bien conocida la deficiencia de algunos nutrientes minerales especialmente en nitrógeno y fósforo, lo cual afecta notablemente el crecimiento del campo natural (Ayala y Carámbula, 1994). Bajo estas circunstancias se han desarrollado en la región vegetaciones estivales con especies más eficientes en el uso de estos recursos limitantes (Ayala y Carámbula, 1994), siendo las invernales escasas (Berretta 1998a, Berretta y Bemhaja 1998c).

La producción de forraje en la mayoría de los ecosistemas de praderas está limitada por la deficiencia de N (Chapin, Berendse et al., Tilman, citados por Behmaja, 1994) y puede ser aumentada por encima del 50 % cuando la misma es corregida.

El conjunto de efectos del N sobre las variables morfogénicas y estructurales, determinan una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Cultivos crecidos en condiciones naturales de este mineral, generalmente alcanzar menor expansión foliar y crecimiento aéreo en comparación con cultivos no limitados (Colabelli et al., 1998).

Para hacer un uso eficiente del nitrógeno es necesario además ajustar el manejo de la defoliación, logrando maximizar la producción de forraje de la pastura y mejorando su utilización por parte del animal, cuidando también la persistencia de este recurso natural.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1. Ubicación

El experimento se realizó en el potrero No. 46 (ver anexo No. 1) de la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS). Al sitio experimental se accede por ruta No. 31 Km 21.500 (latitud 31° 25'5 y longitud 57° 55 W).

3.1.2. Suelos

El sitio experimental está ubicado en una zona de contacto entre las formaciones Fray Bentos y Arapey. La primera se compone por litologías de matriz arenosa media a fina, loess y niveles pelíticos. El contenido en carbonato de calcio que se presenta bajo la forma de concreciones o bien disperso en la matriz es variable y con un tenor promedio de 20%. La segunda formación se define como una sucesión de derrames basálticos con sábanas de areniscas intertrapeanas (Bossi et al., 1998).

Se realizó una descripción de los suelos en el sitio experimental por Peirano y Rodríguez (2004), del cual surge que los suelos predominantes en el área son Brunosoles éutricos; con Brunosoles háplicos y Litosoles como suelos asociados.

En el siguiente cuadro se presenta un resumen del perfil de los suelos y sus características principales.

Cuadro No. 1: Brunosol éútrico

Horizonte	Características
Au ₁	Arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual
Bt ₂	Arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual
BC	Arcillo limoso, pardo, transición gradual.
C	Lodolita cuaternaria con abundantes concreciones de CaCO ₃

Fuente: elaborado en base a Peirano y Rodríguez (2004).

Cuadro No. 2: Brunosol háplico

Horizonte	Características
Au ₁	arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual
Au ₂ o AC	franco arcillo limoso, pardo, transición clara
R	tosca de Formación Fray Bentos, pardo claro, con abundantes concreciones de CaCO ₃

Fuente: elaborado en base a Peirano y Rodríguez (2004).

Cuadro No. 3: Litosol

Horizonte	Características
Au ₁	Franco arcillo limoso, pardo, con gravas
R	Basalto consolidado

Fuente: elaborado en base a Peirano y Rodríguez (2004).

Los litosoles son suelos superficiales, tienen en promedio 23cm de profundidad (Peirano y Rodríguez, 2004); presentan una baja capacidad de retención de agua y alto riesgo de sequía y erosión. Los tipos de Litosoles más importantes son los Litosoles negros (los que predominan en la zona) y los Litosoles pardo rojizos denominados así por su color (Durán, 1991)

Los principales suelos profundos, que se encuentran en el sitio experimental, son Brunosoles éútricos y háplicos. Tienen una profundidad de 69cm y 49cm respectivamente (Peirano y Rodríguez, 2004). Son suelos con perfil desarrollado de color oscuro o negro y alta fertilidad natural. Ambos suelos presentan profundidad adecuada para el desarrollo radicular y alta capacidad de

retención de agua. El contenido de Materia Orgánica es alto o medio en condiciones naturales. El riesgo de erosión es bajo en condiciones de pastoreo de la pradera natural (Durán, 1991).

3.1.3. Vegetación y especies evaluadas

En otoño de 2002, al iniciarse el proyecto en el cual se enmarca esta tesis, previo al comienzo de la fertilización, se realizó un relevamiento de las especies presentes en el lugar experimental. A continuación se presenta la participación por contribución a la biomasa aérea de cada tipo funcional.

Cuadro No. 4: Participación por contribución a la biomasa de cada tipo funcional

GRUPO MORFOFISIOLÓGICO	%
Gramíneas invernales perennes	38,07
Gramíneas invernales anuales	0,09
Gramíneas estivales perennes	21,24
Gramíneas estivales anuales	0
Malezas dicotiledóneas	5,14
Leguminosas	0,22
Graminoides	5,99
Malezas campo sucio	1,08
Restos secos	28,18
TOTAL	100

Fuente: elaborado en base a Saldanha¹.

Cuando las especies presentes se agruparon según tipo productivo (Rosengurtt, 1979) se encontró que las especies finas y tiernas representaban un 68,4%, las especies ordinarias y duras un 22,9%, y las malezas un 8,7%.

Dentro del grupo gramíneas invernales perennes *Bromus auleticus* *Trinius* y *Stipa setigera Presl* representan un 86%, resultado del manejo del pastoreo realizado anteriormente (Ver Anexo No. 2), con cierres de los potreros a principios de primavera para permitir la semillazón de este grupo de especies.

¹ Saldanha, S. 2009. Com. personal.

Por la gran contribución de estas especies a la biomasa total del potrero, se seleccionaron para estudiar su respuesta a la fertilización.

3.1.4. Información meteorológica

Los datos meteorológicos correspondientes al período experimental (año 2009) fueron extraídos del parque agrometeorológico, ubicado en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS).

En el siguiente cuadro se comparan la temperatura media mensual y las precipitaciones acumuladas en el período, con los datos promedio de la serie histórica 1961-1990 (URUGUAY. MDN. DNM, 1996).

Cuadro No. 5: Temperatura media mensual (°C) y precipitaciones (mm) del período experimental y de la serie histórica (1961-1990).

Mes/año	Temperatura (°C)		Precipitaciones (mm)	
	2009	1961-1990	2009	1961-1990
Junio	10,9	11,7	52,2	81
Julio	9,8	12	27,8	73
Agosto	15,5	13,2	67,6	70
Promedio	12,06	12,3		
Total			147,6	224

Fuente: datos obtenidos de la EEFAS y la DMN.

Las temperaturas medias mensuales registradas en junio y julio fueron inferiores a las registradas en la serie histórica, mientras que en el mes de agosto fueron superiores. Si se observa el promedio de los tres meses fue similar para ambos. En cuanto a las precipitaciones se puede ver que fueron inferiores a los datos de la serie histórica para todo el período, pero principalmente en los dos primeros meses, siendo mínima la diferencia en el mes de agosto. En el mes de junio las precipitaciones fueron 35 % menores y en julio 62 % menores a las observadas en la serie histórica.

Es importante aclarar que antes del período experimental ya venían registrándose menores precipitaciones: 53,6; 47,5 y 69,2mm respecto a las

registradas en la serie histórica de 153, 125 y 99mm para marzo, abril y mayo respectivamente.

En los anexos No. 3 y 4 se presentan las temperaturas medias diarias, las mínimas sobre césped y las precipitaciones diarias acumuladas registradas en el parque agrometeorológico de la EEFAS, para el período de mediciones y para el año 2009 respectivamente.

En el año 2009 la primer helada agrometeorológica ocurrió el 6 de mayo y la última el 2 de octubre. El total de heladas agrometeorológicas registradas fue de 51 y las heladas meteorológicas fueron 9. En el período de mediciones en macollos marcados se registraron 27 heladas agrometeorológicas y 7 heladas meteorológicas. Las fechas y número de heladas de años anteriores se adjuntan en el anexo No. 5.

3.1.5. Animales

Se utilizaron terneras Hereford con una edad promedio entre 7 y 9 meses y un peso vivo inicial de $168,1 \pm 27,11$ kg. Éstas se seleccionaron de manera de obtener un peso vivo promedio similar entre las parcelas.

3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

El diseño experimental fue de parcelas completamente aleatorias con dos repeticiones en el espacio. La unidad experimental estaba conformada por cuatro parcelas de dos hectáreas cada una.

Los tratamientos de fertilización nitrogenada fueron de: 0 y 100 kg N/ha/año, quedando las parcelas 1 y 4 como testigos (0 kg N/ha) y las parcelas 2 y 3 con 100 kg N/ha.

La fertilización se realizó en dos fechas: el 22 de abril y el 17 de agosto de 2009. En otoño se aplicó un fertilizante binario (20:40:40:0) y urea hasta completar 50 kg/ha de N y en invierno se aplicó el resto del nitrógeno como

urea. En el total anual se utilizaron 40 unidades de fósforo y 103 unidades de nitrógeno por hectárea.

3.3. MANEJO DEL PASTOREO

El manejo de la pastura se realizó mediante pastoreo continuo, con carga animal variable (“put and take”; Mott y Lucas, 1952) de manera que la altura de la pastura se mantuviera a un nivel relativamente similar (entre 5 y 10 cm para el período invernal) en todas las parcelas.

3.4. DETERMINACIONES GENERALES EN LA PASTURA

3.4.1. Crecimiento del forraje

La tasa de crecimiento del forraje se determinó en dos períodos: del 29/05 al 20/07/09 y del 20/07 al 31/08/09. Para la determinación de la misma se utilizaron dos jaulas móviles de exclusión al pastoreo (Frame, 1993), dispuestas al este y oeste de cada parcela (ver anexo No. 1). El forraje presente dentro de cada jaula se cortó al ras del suelo, éste fue pesado en fresco, luego secado en estufa a 60°C hasta obtener un peso constante, el peso en seco. Con el peso seco se obtuvo la cantidad de forraje en kg MS/ha, la cual se dividió por los días del período de crecimiento para obtener la tasa de crecimiento diaria. La tasa de crecimiento presentada en el trabajo para cada parcela resulta del promedio entre las dos jaulas.

3.4.2. Biomasa aérea disponible

La biomasa aérea presente se midió en dos fechas; 15/06 y 16/09/09, que corresponden aproximadamente al inicio y un mes posterior al fin del período experimental. Para dicha medición se utilizó el método de rendimientos comparativos (Haydock y Shaw, 1975). En cada parcela se seleccionaron 5 patrones de referencia por estimación visual donde el 1 corresponde al mínimo de biomasa encontrado mientras que el 5 al máximo. Luego se tomaban al azar 40 muestras de calibración dentro de cada parcela con marcos de 30 x 30 cm, y de esas muestras se cortaban 10, correspondientes a todos los puntos de los patrones de referencia más muestras encontradas entre dos puntos. Todas

estas muestras se pesaron en fresco, se llevaron a estufa de aire forzado a 60°C y luego se pesaron en seco.

3.4.3. Altura de la pastura

La altura de la pastura se midió siete veces dentro del período experimental con una frecuencia semanal, realizando 50 mediciones dentro de cada parcela. Con estas mediciones se obtuvo la altura promedio de cada parcela para cada fecha de medición. Se utilizó un bastón graduado similar al Sward Stick (Barthram, 1986).

3.4.4. Relación entre altura y disponible

Antes del inicio del período experimental (15/06/09) se realizó una medición de la biomasa disponible con el método de rendimientos comparativos (Haydock y Shaw, 1975) descrito en ítem 3.4.2. En los patrones de referencia y en cada una de las repeticiones de los mismos, antes de cortarlos, se midió la altura en 5 puntos dentro del marco. A partir de la información de biomasa disponible y altura de cada muestra se realizó la regresión entre dichas variables.

3.5. DETERMINACIONES ESPECÍFICAS EN LA PASTURA

Desde el 25 de junio al 06 de agosto de 2009 se realizaron mediciones detalladas dos veces por semana, en macollos marcados de las especies *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*.

Para llevar a cabo dichas mediciones al comienzo del período se marcaron al azar 6 transectas por parcela, 24 transectas en total, de un largo promedio de dos metros. En las transectas con número par se marcaron macollos de *Stipa*, mientras que en las impares se marcaron macollos de *Bromus*.

En cada transecta se marcaron al azar 10 macollos de la especie, los cuales fueron señalados con cables de colores en la siguiente secuencia: azul,

blanco y rojo. En total 240 macollos fueron individualizados en el experimento, 120 por cada especie. Si en el transcurso del experimento algunos de ellos se desmarcaran por algún motivo, como podía ser el arrancado del macollo por el pastoreo animal, se marcaba un nuevo macollo con el mismo color.

En cada medición para cada macollo marcado se registró el largo de hoja, tanto de hoja ya expandida como en elongación y la aparición de nuevas hojas. En hojas maduras se medía con la regla desde la lígula hasta el extremo senescente. En hojas en elongación se medía el largo desde la lígula de la hoja anterior hasta el extremo de la lámina, y ante la presencia de partes senescentes se procedía de igual forma que en las hojas maduras.

La información obtenida en las mediciones se documentaba debidamente mediante planillas. Cada planilla correspondía a un macollo y en ella se registraba la fecha de medición y la longitud de cada hoja seguida por un código para hacer referencia al estado de la hoja (en elongación, madura, defoliada o arrancada por el observador). Luego esa información se ingresaba a planillas electrónicas para su posterior análisis.

3.6. MEDICIONES DE LABORATORIO

Se realizaron dos tipos de muestreos destructivos: recolección de macollos al azar de las especies en estudio y extracción de panes de tierra con la respectiva cubierta vegetal.

La recolección de macollos de cada especie se efectuó en dos momentos: el 06/07 y el 05/08/09. Luego de haber recolectado suficiente material se procedió a la clasificación para cada especie de hojas en elongación y maduras. En estas últimas se midió el ancho foliar en su parte más ancha en 50 láminas. Para cada tipo de hoja se realizaron muestras de 30 metros de largo que posteriormente fueron llevadas a estufa de aire forzado a 60 °C, una vez secas las muestras se pesaron para determinar el peso gravimétrico en mg/cm de ambos tipos de hojas. Cabe destacar que estas determinaciones se efectuaron por especie y por parcela, y los resultados expresan un promedio entre ambas muestreos.

La extracción de los panes de suelo se realizó el 22/07/09, donde se sacaron por parcela 8 panes de 20 x 20 cm cada uno. En total se obtuvieron 32 panes los que fueron refrigerados para mantener en buen estado el material vegetal, mientras se procedía a su análisis. En cada pan se contabilizó el número de macollos de *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*, clasificándolos por tamaño en tres grupos (chico, mediano y grande). Cada muestra fue llevada a estufa hasta secarla, se pesó y se determinó el peso seco por macollo en función del peso de los distintos tamaños evaluados y su contribución en porcentaje.

3.7. MEDICIONES EN LOS ANIMALES

Los animales se pesaron cada 20-30 días aproximadamente durante el período experimental, sin desbaste previo.

Las ganancias diarias de peso vivo por animal (kg/animal/día) se estimaron mediante una regresión lineal de la evolución del peso vivo en los animales fijos. Con la ganancia de peso vivo por animal y la carga animal promedio, se calculó el peso vivo por unidad de superficie (kg PV/ha) del total de animales tanto fijos como volantes (ver anexo No. 5).

Durante el período experimental los animales recibieron una dosis con Ivermectina 3,15 % y Closantel 15,0 %, los controles sanitarios anteriores se presentan en el anexo No. 6.

3.8. ESTIMACIONES EN LA PASTURA

3.8.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar (cm/macollo/día) en las especies en estudio se determinó a partir de los incrementos en el largo foliar de las hojas en elongación entre dos mediciones sucesivas. Las hojas en elongación que han sido defoliadas se excluyen a los efectos del cálculo.

3.8.2. Tasa de senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día) en cada especie se calculó a partir de la pérdida de material verde por secado de parte de la lámina sólo en hojas maduras entre dos medidas sucesivas. La pérdida de material por defoliación no se toma en cuenta en el cálculo.

3.8.3. Tasa de elongación neta foliar

La tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día) de cada especie evaluada se determinó por diferencia entre las tasas de elongación y senescencia foliar.

3.8.4. Tasa de consumo foliar

La tasa de consumo foliar (cm/macollo/día) se estimó mediante la reducción en el largo foliar debida al consumo animal, entre dos mediciones sucesivas. En las hojas maduras el consumo se determinó como la reducción en el largo de la hoja consumida entre dos mediciones sucesivas. En hojas elongando se tomó en cuenta la tasa de elongación foliar obtenida en hojas no defoliadas, por lo que el cálculo se realizó como la diferencia entre la longitud al inicio del intervalo de defoliación sumada la tasa de elongación y la longitud foliar al final del intervalo.

3.8.5. Flujos de tejido foliar por macollo y por unidad de superficie

Con las tasas lineales en cm/macollo/día y el peso (mg/cm) de las hojas, obtenido a partir de la recolección de macollos (ver ítem 3.6), se obtuvieron las tasas en mg MS/macollo/día. Con el peso de las hojas en elongación se determinó el crecimiento bruto; y con el peso de las hojas maduras se determinó la senescencia, asumiendo el supuesto que solo hay senescencia en hojas maduras. Para el cálculo de la tasa de consumo se tomó en cuenta la proporción de los tipos de hojas defoliadas por el peso por cm de cada tipo de hoja.

Los flujos por unidad de superficie (kg MS/ha/día) se calcularon en función de las tasas en mg MS/macollo/día y la densidad de macollos de cada especie por unidad de superficie obtenida en el muestreo destructivo de panes (ver ítem 3.6).

3.8.6. Intervalo de aparición de hojas y tasa de aparición foliar

El intervalo de aparición foliar se estimó como el período de tiempo en días entre la aparición de dos hojas sucesivas, presentándose un promedio de todo el período experimental para cada tratamiento de fertilización.

La tasa de aparición foliar corresponde al inverso del intervalo de aparición. La misma se estimó como el cociente entre el número de hojas aparecidas durante el período experimental y el número total de macollos sobre la duración en días del período.

3.8.7. Vida media foliar, número de hojas vivas por macollo y longitud foliar

La vida media foliar se calculó como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número de hojas verdes por macollo, obteniéndose un promedio para cada tratamiento de todo el período experimental. El número de hojas verdes por macollo se obtiene a partir de las mediciones de las hojas en los macollos marcados. La longitud foliar total por macollo se calculó como la sumatoria de las longitudes de todas las hojas de ese macollo. Este valor se dividió por el número de hojas promedio por macollo para calcular la longitud foliar promedio por macollo.

3.8.8. Respuesta a la suma térmica

Las tasas de elongación foliar, senescencia foliar y elongación neta foliar también se calcularon en cm/macollo/GD, relacionándolas con la suma térmica. Se probaron ajustes lineales, exponenciales, cuadráticos y logarítmicos; seleccionando los modelos presentados en el trabajo en función de la probabilidad y el mayor R^2 . La longitud foliar promedio y total también se relacionó con la suma térmica.

La suma térmica o temperatura acumulada se calculó a partir de la suma de las temperaturas medias diarias del aire, registradas en el parque agrometeorológico de la Estación Experimental, desde el comienzo del período experimental, tomando una temperatura base de 0°C. En cada fecha de medición se tomaba la temperatura acumulada hasta ese día para relacionarlo con las tasas obtenidas correspondientes a esa fecha y así sucesivamente hasta culminar el período.

3.9. ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN

3.9.1. Frecuencia y tasa de defoliación

La frecuencia de defoliación y la tasa de defoliación se calcularon a nivel de macollo y por categoría de edad de la hoja. La tasa de defoliación promedio se determinó en macollos y en hojas, como el cociente entre el número de macollos u hojas defoliadas y el total de macollos u hojas medidas por día en los macollos marcados. La inversa de la tasa calculada por macollo corresponde la frecuencia de defoliación o sea el período en días entre dos eventos de defoliación ocurridos en un determinado macollo.

3.9.2. Intensidad

La intensidad de defoliación se calculó por macollo y por categoría de edad de la hoja. Por macollo se calcula como el cociente entre la longitud de las hojas que fueron defoliadas en un evento de defoliación y la longitud del total de hojas de ese macollo antes de la defoliación (Hogdson y Ollerenshaw, 1969). Por categoría de edad de la hoja se calculó como la proporción de la hoja cosechada en relación a la longitud de esa hoja antes de la defoliación (Mazzanti y Lemaire, 1994).

3.10. EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE

Para cada especie en evaluación se determinaron dos tipos de eficiencia: la eficiencia actual o real y la eficiencia potencial.

La eficiencia actual o real de utilización del forraje se estima como la relación entre el forraje consumido sobre el crecimiento bruto (Mazzanti y Lemaire, 1994). Esta eficiencia muestra el forraje que efectivamente consumió el animal, y es alterable ante variaciones que puedan ocurrir en la biomasa aérea o en la altura de la pastura aún ajustando la carga.

La eficiencia potencial se estima como la relación entre el crecimiento neto sobre el crecimiento bruto (Bircham y Hodgson, 1983). A diferencia de la anterior esta eficiencia muestra el forraje potencialmente disponible para el consumo animal, cuando las características estructurales de la pastura se mantienen relativamente constantes.

3.11. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La información obtenida de los registros, realizados en los macollos marcados en la pastura de las especies en estudio, se procesó mediante un programa desarrollado en el paquete estadístico SAS por el grupo de Producción y Utilización de pasturas de la Unidad Integrada Balcarce de Argentina. El programa permite calcular las tasas de los distintos flujos de tejido, variables morfogenéticas y patrones de defoliación.

Para el análisis del efecto de la especie y del nivel de nitrógeno en las distintas tasas lineales de elongación foliar, senescencia foliar, crecimiento neto y consumo; las tasas en mg MS/macollo y los flujos por unidad de superficie, los patrones de defoliación y variables morfogenéticas como intervalo de aparición de hojas, vida media foliar y tasa de aparición foliar se utilizó el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \delta_i + \alpha_j + \delta_i * \alpha_j + \epsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = variable estimada

μ = media general

δ_i = efecto del tratamiento de fertilización $i = 1$ y 2 ; $1 = 0$ N y $2 = 100$ N

α_j = efecto de la especie $j = 1$ y 2 ; $1 = Bromus auleticus$ $2 = Stipa setigera$

$\delta_i * \alpha_j$ = efecto de la interacción tratamiento de fertilización por especie

ϵ_{ijk} = error experimental $\epsilon_{ijk} \sim N e I (0; \sigma^2)$

Para las variables generales de la pastura: tasa de crecimiento, biomasa aérea y altura; y para las variables de producción animal se utilizó el modelo que se presenta a continuación:

$$Y_{ik} = \mu + \delta_i + \epsilon_{ik}$$

Donde:

Y_{ik} = variable estimada

μ = media general

δ_i = efecto del tratamiento de fertilización $i = 1$ y 2 ; $1 = 0$ N y $2 = 100$ N

ϵ_{ik} = error experimental

A través del programa SAS (6.12) se realizó el análisis estadístico por medio de análisis de varianza (procedimiento glm), utilizando para las comparaciones de medias el test de Tukey. Los criterios utilizados para el análisis de los niveles de significancia de los datos presentados en el trabajo fue el siguiente: probabilidad mayor a 0,10 no existen diferencias significativas, mayor a 0,05 y menor que 0,10 se constata una tendencia a existir diferencias significativas, entre 0,05 y 0,01 diferencias significativas y probabilidad menor que 0,01 diferencias muy significativas. Se realizó el t student para cuantificar el nivel de probabilidad. Además se realizó el análisis de regresión entre las tasas de elongación, senescencia, crecimiento neto y tasa de aparición foliar con la suma térmica. Los parámetros de las ecuaciones de regresión se compararon entre tratamientos utilizando variables Dummy (Berenson et al., citados por Rodríguez Palma, 1998).

4. RESULTADOS

4.1. **CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES**

4.1.1. Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento de la pastura fueron medidas en jaulas de exclusión al pastoreo en dos períodos, resumiendo la información obtenida en el siguiente cuadro.

Cuadro No. 6: Efecto de la aplicación de nitrógeno en la tasa de crecimiento de forraje (kg MS/ha/día) en el período invernal.

	N0	N100	P.
Crecimiento de forraje Período 1	5,8	11,2	0,2038
Crecimiento de forraje Período 2	17,8	29,9	0,0821
Crecimiento de forraje Promedio	11,8	20,5	0,0947

Período 1: 29/05 al 20/07/2009

Período 2: 20/07 al 31/08/2009

P. = probabilidad

La tasa de crecimiento del forraje (kg MS/ha/día) para el periodo 1 no presentó diferencias significativas entre los tratamientos, mientras que en el período 2 y en el promedio de ambos períodos se observa una tendencia a existir diferencias significativas a favor del tratamiento con nitrógeno.

4.1.2. Biomasa aérea

La biomasa aérea disponible se presenta en el cuadro No. 7, la cual fue medida en dos fechas: una en invierno que corresponde al inicio del ensayo (15/06) y la otra en primavera aproximadamente un mes después de terminado el mismo (16/09).

Cuadro No. 7: Biomasa aérea disponible (kg MS/ha) para el 15/06 (Fecha 1) y el 16/09/09 (Fecha 2)

	N0	N100	P.
Disponibilidad de forraje Fecha 1	2440,5	1840	0,048
Disponibilidad de forraje Fecha 2	2139,5	2779	0,189
Disponibilidad de forraje Promedio	2289,8	2309,2	0,940

P. = probabilidad

La biomasa disponible en la primera fecha fue significativamente mayor en el tratamiento sin nitrógeno, resultando un 33% superior con respecto al otro tratamiento. Tanto en la segunda fecha de medición, como en el promedio de ambas fechas, no se registraron diferencias significativas entre tratamientos en la disponibilidad de forraje.

4.1.3. Altura del tapiz

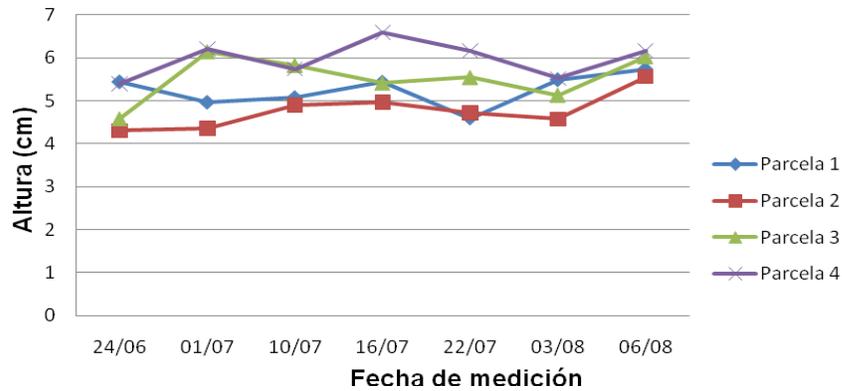
La altura del tapiz promedio, durante el período de mediciones, no presentó diferencias significativas al 5% entre los tratamientos de fertilización, esto se puede observar en el siguiente cuadro.

Cuadro No. 8: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz promedio (cm) durante el período de mediciones (24/06/2009 al 06/08/09)

	N0	N100	P.	PROMEDIO
Altura	5,6	5,1	0,468	5,3

P. = probabilidad

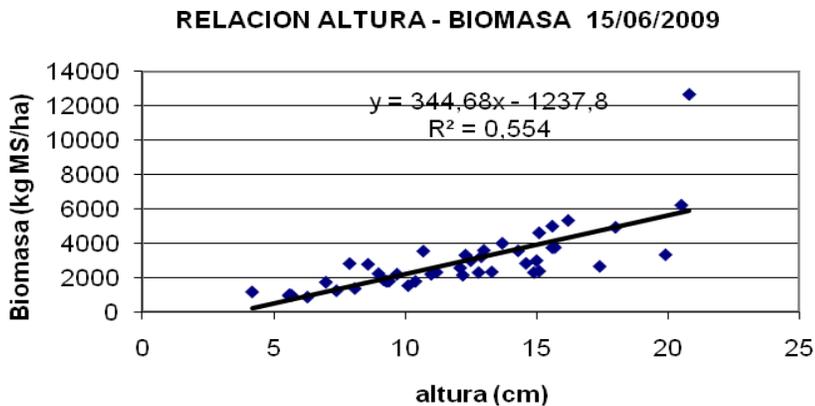
La altura del tapiz fue medida en 7 fechas, presentándose su evolución en la gráfica No. 1 donde la altura del tapiz se mantuvo entre los 4 y 7 cm, esto fue debido al ajuste de carga que se realizó durante el experimento, logrando así mantener la altura de la pastura dentro del rango definido previamente como adecuado para el manejo del pastoreo.



Gráfica No. 1: Evolución de la altura del tapiz (cm) por parcela en el período de mediciones (Parcelas 1 y 4 = N0; Parcelas 2 y 3 = N100)

4.1.4. Relación entre altura y biomasa

La relación entre altura-biomasa al inicio del período experimental, que se presenta en la siguiente gráfica, muestra que por cada incremento en la altura la biomasa disponible aumenta en 344,6kg MS/ha, con un coeficiente de correlación medio (0,55) y 40 mediciones realizadas.



Gráfica No. 2: Relación entre altura y disponibilidad de forraje correspondiente al inicio del período experimental

4.2. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LAS TASAS LINEALES

En el cuadro No. 9 se muestra los niveles de significancia de las fuentes de variación consideradas y su interacción sobre las tasas lineales expresadas en cm/macollo/día.

Las tasas lineales de elongación foliar, senescencia foliar y crecimiento neto foliar registraron efectos significativos de la especie evaluada, mientras que existió efecto del nitrógeno en las tasas de elongación y elongación neta foliar. Se observó interacción entre factores en la tasa de elongación foliar.

Cuadro No. 9: Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa de elongación neta foliar y consumo foliar en función de los factores considerados.

Fuente de variación	TEF	TSF	TENF	TCONF
Especie	***	*	*	ns
Nivel de N	***	ns	*	ns
Nivel de N* Especie	*	ns	Ns	ns

TEF = tasa de elongación foliar en cm/macollo/día

TSF = tasa de senescencia foliar en cm/macollo/día

TENF = tasa de elongación neta foliar en cm/macollo/día

TCONF = tasa de consumo foliar en cm/macollo/día

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

4.2.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar en *Bromus auleticus* mostró una tendencia a tener diferencias a favor del tratamiento con nitrógeno, para *Stipa setigera* las diferencias entre tratamientos fueron significativas, resultando 47% mayor en N100 respecto a N0.

En cuanto a la comparación de la tasa de elongación entre especies fue mayor para ambos niveles de fertilización en *Bromus* respecto a *Stipa*, mostrando una superioridad de 200% en N0 y de 100% en N100.

Cuadro No. 10: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día)

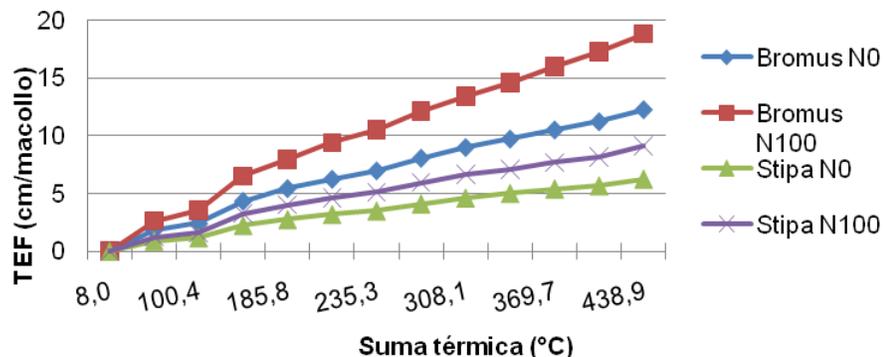
Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,3	0,4	0,0555	0,4
<i>S. setigera</i>	0,1	0,2	0,0028	0,2
P.	0,0363	0,0112		0,0006
Promedio de las especies por nivel de N	0,2	0,3	0,0041	

P. = probabilidad

4.2.1.1. Relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica

La relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica es estadísticamente significativa en las dos especies para ambos tratamientos de fertilización nitrogenada.

Se puede observar en la gráfica No. 3 que la relación entre la tasa de elongación y la temperatura fue significativa ($r^2 = 0,70$ con No.=13) para ambas especies en los tratamientos evaluados.



Gráfica No. 3: Relación entre la tasa de elongación foliar y la temperatura

En las especies evaluadas la respuesta de la tasa de elongación a la temperatura fue mayor en Bromus en relación a Stipa

Cuadro No. 11: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica

Tratamiento y Especie	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	TEF= 2,8+0,006*ST	r ² =0,70	0,0004
N0 <i>S. setigera</i>	TEF= 2,3+0,005*ST	r ² =0,73	0,0002
N100 <i>B. auleticus</i>	TEF= 3,1+0,006*ST	r ² =0,70	0,0004
N100 <i>S. setigera</i>	TEF=2,7+0,006*ST	r ² =0,70	0,0004

TEF= Tasa de elongación foliar en cm/macollo/día

ST= Suma térmica en °C

P.= Probabilidad

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de elongación y la suma térmica, no difieren entre tratamientos de fertilización en *Bromus*, en el intercepto ($p=0,6189$) y en la pendiente ($p=0,8144$), ni en *Stipa* tanto en el intercepto ($p=0,4600$), como en la pendiente ($p=0,8578$).

4.2.2. Tasa de senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar no presenta diferencias significativas para cada una de las especies evaluadas según nivel de fertilización, ni para los dos niveles de fertilización. Se presenta una tendencia a existir diferencias a favor de *Bromus* respecto a *Stipa* en el promedio de los niveles de nitrógeno.

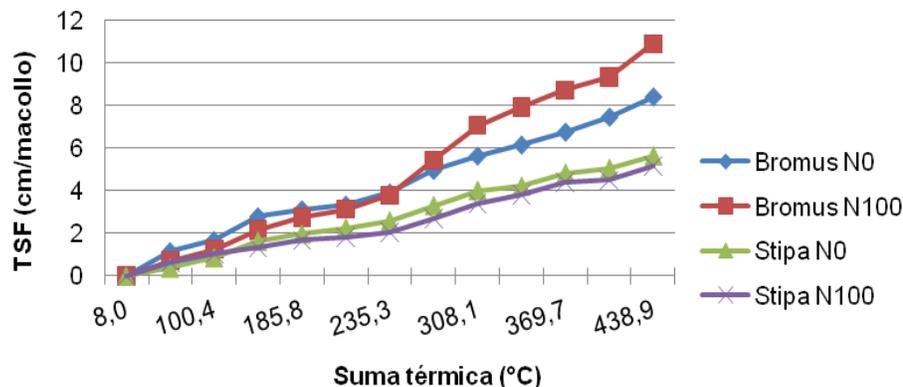
Cuadro No. 12: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	-0,2	-0,3	0,4955	0,2
<i>S. setigera</i>	-0,1	-0,1	0,7425	0,1
P.	0,3032	0,2035		0,0828
Promedio de las especies por nivel de N	0,2	0,2	0,6061	

P. = probabilidad

4.2.2.1. Relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica

La relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica resulta significativa tanto para Bromus como para Stipa (No.=13) en los dos niveles de fertilización estudiados.



Gráfica No. 4: Relación entre tasa de senescencia foliar y suma térmica

Cuadro No. 13: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica

Tratamiento y Especie	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	$TSF = -0,03 + 0,011 * ST$	$r^2 = 0,99$	<0,0001
N0 <i>S. setigera</i>	$TSF = -0,23 + 0,009 * ST$	$r^2 = 0,96$	<0,0001
N100 <i>B. auleticus</i>	$TSF = -0,43 + 0,012 * ST$	$r^2 = 0,99$	<0,0001
N100 <i>S. setigera</i>	$TSF = -0,19 + 0,009 * ST$	$r^2 = 0,95$	<0,0001

TSF= tasa de senescencia foliar en cm/macollo/día

ST= suma térmica en °C

P.= probabilidad

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica no fueron significativamente diferentes para ambos tratamientos de fertilización en Stipa, tanto en el intercepto ($p=0,2382$) como en la pendiente de la recta ($p=0,4244$). En Bromus no aparecen diferencias entre tratamientos en el intercepto ($p=0,1197$) pero si en la pendiente ($p=0,0479$).

4.2.3. Tasa de elongación neta foliar

Para la tasa de elongación neta foliar solo se encontraron tendencias a una mayor tasa en N100 en relación a N0 en el promedio de las especies y en Bromus en relación a Stipa en el promedio de los niveles de fertilización y en el tratamiento N0.

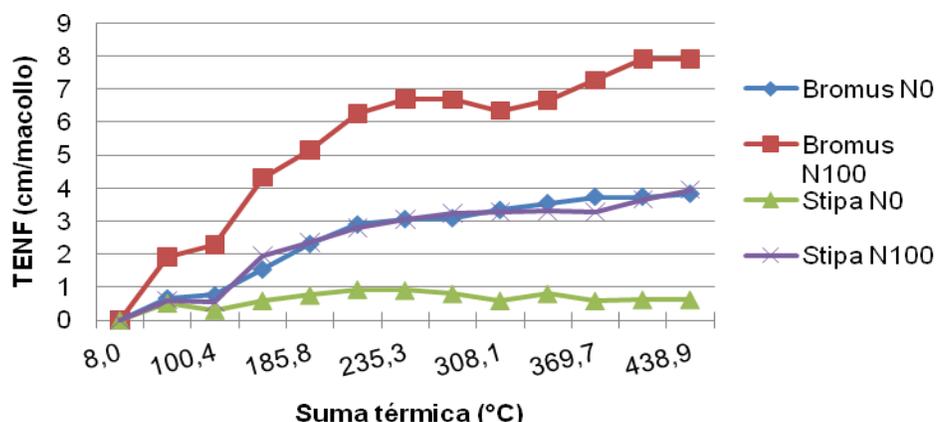
Cuadro No. 14: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,1	0,2	0,2394	0,1
<i>S. setigera</i>	0,01	0,1	0,1857	0,05
P.	0,0525	0,2365		0,0647
Promedio de las especies por nivel de N	0,1	0,1	0,0634	

P. = probabilidad

4.2.3.1. Relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica

La tasa de elongación neta foliar se relacionó con la temperatura, todas las combinaciones de tratamiento de nivel de nitrógeno y especie tuvieron asociación significativa con la suma térmica (no.=13). Ésta última explicó entre 41-62% la variación en elongación neta foliar. A continuación se presenta la gráfica con los resultados correspondientes.



Gráfica No. 5: Relación entre la tasa de elongación neta foliar y la temperatura

La relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica resulta significativa tanto en Bromus como en Stipa en cada nivel de fertilización. La tasa de elongación neta foliar de Bromus en el tratamiento testigo fue similar a la tasa de elongación neta de Stipa obtenida con fertilización.

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica no presentan diferencias entre ambos tratamientos de fertilización en Bromus, ni en el intercepto ($p=0,7002$), ni en la pendiente ($p=0,7803$). En Stipa tampoco se observan diferencias tanto en el intercepto ($p=0,9115$) como en la pendiente ($p=0,8112$).

Cuadro No. 15: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica

Tratamiento y especie	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	$TENF = 2,8 - 0,005 * ST$	$r^2 = 0,62$	0,0014
N0 <i>S. setigera</i>	$TENF = 2,5 - 0,003 * ST$	$r^2 = 0,41$	0,0176
N100 <i>B. auleticus</i>	$TENF = 3,5 - 0,005 * ST$	$r^2 = 0,57$	0,0028
N100 <i>S. setigera</i>	$TENF = 2,9 - 0,004 * ST$	$r^2 = 0,44$	0,0138

TENF= tasa de elongación neta foliar en cm/macollo/día

ST= suma térmica en °C

P.= probabilidad

4.2.4. Tasa de consumo foliar

La tasa de consumo foliar no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización dentro de cada especie, así como tampoco difirió entre especies en cada nivel de fertilización.

Cuadro No. 16: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,1	0,2	0,4495	0,2
<i>S. setigera</i>	0,2	0,2	0,9496	0,2
P.	0,6518	0,7130		0,9285
Promedio de las especies por nivel de N	0,1	0,2	0,5057	

P. = probabilidad

No existieron diferencias entre los promedios de nivel de fertilización por especie o entre los promedios de las especies según nivel de fertilización.

4.3. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LAS TASAS EN MG MS POR MACOLLO

En el cuadro No. 17 se presenta el nivel de significancia de las fuentes principales de variación evaluadas y su interacción para las tasas por macollo.

Cuadro No. 17: Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto, tasa de senescencia foliar, tasa de elongación neta foliar y consumo foliar en mg MS/ macollo en función de las fuentes de variación analizadas

Fuente de variación	CBM	SENM	CNM	CONSM
Especie	Ns	ns	ns	ns
Nivel de N	**	ns	ns	ns
Especie * Nivel N	Ns	ns	ns	ns

CBM = tasa de crecimiento bruto en mg MS/macollo/día

SENM = tasa de senescencia en mg MS/macollo/día

CNM = tasa de crecimiento neto en mg MS/macollo/día

CONSM = tasa de consumo en mg MS/macollo/día

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

La tasa de crecimiento bruto en mg MS/macollo solo presenta efecto significativo del nivel de fertilización nitrogenada.

Las tasas de senescencia, crecimiento neto y consumo por macollo no mostraron diferencias significativas según especie, nivel de nitrógeno, ni efecto de la interacción entre ambos factores.

4.3.1. Tasa de crecimiento bruto en mg MS/macollo

La aplicación de nitrógeno incrementó la tasa de crecimiento por macollo en un 50% con respecto al testigo sin fertilizar en el promedio de las especies. Esta respuesta ocurrió en *Stipa* donde el incremento en la tasa de crecimiento por macollo fue de 50% en el tratamiento fertilizado con respecto al testigo sin fertilizar, en cambio en *Bromus* no hubo diferencias entre tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 18: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por macollo (mg MS/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,2	0,3	0,2122	0,3
<i>S. setigera</i>	0,2	0,3	0,0192	0,2
P.	0,2459	0,8783		0,2171
Promedio de las especies por nivel de N	0,2	0,3	0,0102	

P. = probabilidad

4.3.2. Tasa de senescencia en mg MS/macollo

La senescencia por macollo no presenta diferencias entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización.

Cuadro No. 19: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por macollo (mg MS/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,3	0,3	0,7343	0,3
<i>S. setigera</i>	0,2	0,2	0,8194	0,2
P.	0,9440	0,5315		0,5953
Promedio de las especies por nivel de N	0,2	0,3	0,9206	

P. = probabilidad

La tasa de senescencia entre especies en el promedio de los niveles de fertilización no presentó diferencias al 5%, tampoco existieron diferencias entre niveles de fertilización en el promedio de las especies.

4.3.3. Tasa de crecimiento neto en mg MS/macollo

La tasa de crecimiento neto por macollo no presentó efecto del nivel de nitrógeno en cada una de las especies evaluadas y de la especie según el nivel de fertilización; así como tampoco difirieron los promedios de los niveles por especie y los promedios de especie por nivel de nitrógeno.

Cuadro No. 20: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg MS/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	-0,03	0	0,6724	-0,02
<i>S. setigera</i>	-0,07	0,1	0,2661	-0,01
P.	0,6342	0,5027		0,9361
Promedio de las especies por nivel de N	-0,1	0,03	0,2025	

P. = probabilidad

Cuadro No. 21: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg MS/macollo/día) calculado con el peso promedio de la hoja

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,09	0,15	0,3295	0,12
<i>S. setigera</i>	0,01	0,14	0,1680	0,07
P.	0,3252	0,8318		
Promedio de las especies por nivel de N	0,05	0,15		

P. = probabilidad

En el cuadro No. 21 se tomó en cuenta el valor promedio del peso entre una hoja elongando y una madura, a diferencia del cuadro No. 20 calculado usando el supuesto descrito en el ítem 3.8.5. Como se puede observar en dicho cuadro, al tomar un valor promedio el crecimiento neto pasa a tener

valores positivos dado que las tasas de crecimiento bruto y de senescencia son calculadas a partir de ese valor promedio de peso.

4.3.4. Tasa de consumo en mg MS/ macollo

El consumo por macollo no fue afectado por la aplicación de nitrógeno en ambas especie ni difirió entre ellas en cada tratamiento de fertilización.

En cuanto a los promedios de las especies por nivel de fertilización y de los niveles de fertilización por especie, no mostraron diferencias significativas.

Cuadro No. 22: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por macollo (mg MS/macollo/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,1	0,2	0,6385	0,2
<i>S. setigera</i>	0,3	0,3	0,8436	0,3
P.	0,2641	0,6252		0,3083
Promedio de las especies por nivel de N	0,2	0,2	0,6452	

P. = probabilidad

4.4. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LOS FLUJOS DE TEJIDO POR UNIDAD DE SUPERFICIE

A continuación se presenta el nivel de significancia de las principales fuentes de variación estudiadas y su interacción en los flujos de tejido foliar por unidad de superficie.

Cuadro No. 23: Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por unidad de superficie en función de las fuentes de variación analizadas

Fuente de variación	TCBha	TSha	TCNha	TCONha
Especie	**	*	ns	*
Nivel de N	**	Ns	ns	ns
Especie *Nivel N	Ns	Ns	*	ns

TCBha = tasa de crecimiento bruto en Kg MS/ha/día

TSha = tasa de senescencia en Kg MS/ha/día

TCNha = tasa de crecimiento neto en Kg MS/ha/día

TCONha = tasa de consumo en Kg MS/ha/día

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

La tasa de crecimiento bruto por superficie es afectada por la especie y el nivel de nitrógeno, sin interacción entre dichos factores.

La especie evaluada es el único factor que influye significativamente en las tasas de senescencia y consumo por superficie. En la tasa de crecimiento neto existió interacción especie por nivel de nitrógeno.

4.4.1. Tasa de crecimiento bruto por superficie

La aplicación de nitrógeno no tuvo efecto significativo al 5% en la tasa de crecimiento bruto por superficie para *Bromus*, en cambio para *Stipa* la fertilización significó un aumento de tres veces el valor de la tasa de crecimiento bruto del testigo sin fertilizar.

No hubo diferencias entre las especies para cada nivel de fertilización, aunque en N100 se presentó una tendencia a ser mayor la tasa de crecimiento bruto en Stipa.

Cuadro No. 24: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (Kg MS/ha/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	1,3	3,6	0,4314	2,4
<i>S. setigera</i>	3,8	12,1	0,0410	8,0
P.	0,1911	0,0843		0,0199
Promedio de las especies por nivel de N	2,6	7,9	0,0225	

P. = probabilidad

La especie que presentó mayor TCBha en el promedio de los niveles de fertilización fue Stipa, superando en un 233% a Bromus. Para el promedio de las especies la tasa de crecimiento bruto fue 203 % superior en el tratamiento fertilizado respecto al testigo, difiriendo al 5%.

4.4.2. Tasa de senescencia por superficie

Los tratamientos de fertilización no tuvieron efecto sobre la tasa de senescencia en cada una de las especies, tampoco se vio efecto en el promedio de las especies por nivel de nitrógeno.

Cuadro No. 25: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por superficie (Kg MS/ha/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	1,5	4,1	0,4933	2,8
<i>S. setigera</i>	5,0	10,0	0,1208	7,4
P.	0,0035	0,2518		0,0642
Promedio de las especies por nivel de N	3,3	7,0	0,1076	

P. = probabilidad

Para el nivel N0 se registraron diferencias entre las especies, la tasa de senescencia en *Bromus* fue de 233% respecto a la observada en *Stipa*. En cuanto al promedio de los niveles de nitrógeno por especie hubo una tendencia a una mayor senescencia en *Stipa*.

4.4.3. Tasa de crecimiento neto por superficie

La tasa de crecimiento neto no presentó diferencias entre tratamientos de fertilización para cada especie, ni entre especies dentro de cada tratamiento de fertilización.

Cuadro No. 26: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	-0,2	-0,5	0,7433	-0,3
<i>S. setigera</i>	-1,1	2,2	0,1558	0,5
P.	0,5385	0,1305		0,3673
Promedio de las especies por nivel de N	-0,7	0,8	0,1452	

P. = probabilidad

En el promedio de los niveles de nitrógeno por especie y de las especies por nivel de nitrógeno no se detectaron diferencias significativas.

En el siguiente cuadro se presenta el crecimiento neto por superficie como la diferencia entre el crecimiento bruto y la senescencia, calculados a partir del peso promedio entre una hoja en elongación y una hoja madura. Este cálculo con el peso promedio, como se puede observar en el cuadro, da valores positivos de crecimiento neto.

Cuadro No. 27: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día) calculado con el peso promedio de la hoja

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,55	1,55	0,2325	1,05
<i>S. setigera</i>	0,61	6,11	0,0757	3,36
P.	0,9714	0,0383		
Promedio de las especies por nivel de N	0,58	3,8		

P. = probabilidad

4.4.4. Tasa de consumo por superficie

La tasa de consumo por superficie no presentó diferencias entre niveles de fertilización por especie ni en el promedio de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 28: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por superficie (Kg MS /ha/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,9	2,9	0,4727	1,9
<i>S. setigera</i>	5,5	11,3	0,2978	8,4
P.	0,0998	0,2031		0,0525
Promedio de las especies por nivel de N	3,2	7,1	0,1752	

P. = probabilidad

No se observaron diferencias entre especies según nivel de fertilización, aunque en el tratamiento no fertilizado *Stipa* mostró una tendencia a tener mayor tasa de consumo que *Bromus*; esta misma tendencia se ve en el promedio de los niveles de fertilización por especie.

4.5. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA

4.5.1. Tasa de defoliación

En el cuadro No. 29 se presenta la significancia de las principales fuentes de variación sobre la tasa de defoliación por categoría de edad de hoja.

Cuadro No. 29: Significancia de los análisis de varianza para tasa de defoliación por categoría de hoja en función de las fuentes de variación analizadas

Fuente de variación	Tasa de defoliación		
	H1	H2	H3
Especie	**	ns	ns
Nivel de N	Ns	ns	ns
Especie * Nivel N	Ns	ns	ns

H1, H2, H3= Hoja 1, 2, 3; desde la más nueva a la más vieja
 ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

El nivel de nitrógeno y la interacción entre especie por nivel de fertilización no afectaron la tasa de defoliación por categoría de hoja.

En el promedio de los niveles de fertilización la tasa solo difirió entre especies para la hoja 1.

En el cuadro siguiente se ve que al analizar el efecto de la especie dentro de cada nivel de fertilización no hay efecto de la misma sobre la tasa de defoliación por categoría de hoja.

Cuadro No. 30: Efecto de la especie sobre la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja (hojas/día) en cada nivel de fertilización nitrogenada

	N0		
	H1	H2	H3
<i>Br. A</i>	0,0044	0,0096	0,0092
<i>St. S</i>	0,0120	0,0127	0,0080
P.	0,1057	0,1445	0,7908

	N100		
	H1	H2	H3
<i>Br. A</i>	0,0064	0,0112	0,0112
<i>St. S</i>	0,0080	0,0141	0,0101
P.	0,4768	0,6661	0,8923

P. = probabilidad H1, H2, H3= Hoja 1, 2, 3; desde la más nueva a la más vieja

4.5.2. Intensidad de defoliación

La intensidad por categoría de edad de hoja sólo difirió entre especies para el tratamiento sin fertilizar en la hoja 2, en la cual el porcentaje es casi 10% mayor en *Stipa* en relación a *Bromus*.

Cuadro No. 31: Intensidad de defoliación por categoría de edad de la hoja para cada especie en cada nivel de fertilización nitrogenada (en porcentaje)

	N0		
	H1	H2	H3
<i>Br. a.</i>	65,2	60,1	68,2
<i>St. s.</i>	64,9	69,9	72,4
P.	0,9523	0,0358	0,5461

	N100		
	H1	H2	H3
<i>Br. a.</i>	65,9	57,7	66,6
<i>St. s.</i>	66,7	71,3	74,4
P.	0,9574	0,1948	0,2590

P. = probabilidad

H1, H2, H3= Hoja 1, 2, 3; desde la más nueva a la más vieja

4.5.3. Consumo

En el cuadro siguiente se muestra la significancia de las fuentes de variación y su interacción para el consumo relativo a la categoría de edad de la hoja.

Cuadro No. 32: Significancia de los análisis de varianza para el consumo por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados

Fuente de variación	Consumo		
	H1	H2	H3
Especie	*	***	**
Nivel de N	ns	ns	ns
Especie * Nivel N	ns	ns	**

H1, H2, H3= Hoja 1, 2, 3; desde la más nueva a la más vieja
ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

En la variable consumo en la hoja 3 existió interacción entre especie y nivel de fertilización. En todas las categorías de hojas (1, 2, 3) el consumo fue diferente entre especies.

En el cuadro siguiente puede verse que el efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de hoja es significativo en las hojas para el tratamiento sin fertilizar, no existiendo diferencias para el tratamiento fertilizado.

Cabe aclarar que la sumatoria no da 100 % porque existió consumo de hojas más viejas (hojas 4, 5 y 6) pero no se dio en ambas especies y en ambos tratamientos de fertilización. No obstante, el consumo de estas tres categorías de hojas analizadas representan el 91 % y 76 % en Bromus y el 99 % y 98 % en Stipa, para el tratamiento testigo y fertilizado respectivamente, del consumo total.

Cuadro No. 33: Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en porcentaje del total consumido) en cada nivel de fertilización nitrogenada

	N0		
	H1	H2	H3
<i>Br. A</i>	12,6	36,2	42,2
<i>St. S</i>	26,0	53,1	20,2
P.	0,0516	0,0280	0,0511

	N100		
	H1	H2	H3
<i>Br. A</i>	11,4	32,2	32,8
<i>St. S</i>	20,7	47,7	29,9
P.	0,4411	0,1333	0,5840

H1, H2, H3= Hoja 1, 2, 3; desde la más nueva a la más vieja
P. = probabilidad

Con respecto al tratamiento sin fertilizar, para las hojas 1 y 2 el consumo es mayor en *Stipa* en relación a *Bromus*, de 106% y 47% respectivamente, mientras que para la hoja 3 el consumo en *Bromus* es 109 % superior que en *Stipa*.

4.6. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR MACOLLO

En el cuadro No. 34 se presenta la significancia de los principales factores de variación y la interacción de estos con la tasa, la frecuencia y la intensidad de defoliación.

Cuadro No. 34: Significancia de los análisis de varianza para la tasa, la frecuencia y la intensidad de defoliación

Fuente de variación	Tasa de defoliación	Frecuencia	Intensidad
Especie	ns	ns	ns
Nivel de N	ns	ns	ns
Especie *Nivel N	ns	ns	ns

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

Como se puede ver en el cuadro anterior ninguna de las fuentes de variación analizadas tuvo efecto significativo en la tasa, la frecuencia o la intensidad de defoliación de defoliación por macollo.

4.6.1. Tasa de defoliación

La tasa de defoliación promedio por macollo no fue afectada significativamente ni por la aplicación de nitrógeno en cada especie ni por la especie dentro de cada nivel de fertilización.

Los promedios de los niveles de fertilización por especie y de la especie por nivel de fertilización tampoco difirieron significativamente.

Cuadro No. 35: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por macollo (hojas/día)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,0191	0,0252	0,4134	0,0221
<i>S. setigera</i>	0,0264	0,0218	0,5985	0,0241
P.	0,2133	0,7321		0,7038
Promedio de las especies por nivel de N	0,0228	0,0235	0,8905	

P. = probabilidad

4.6.2. Frecuencia de defoliación

La frecuencia promedio por macollo no presentó diferencias significativas según el tratamiento de fertilización por especie, ni en las especies según nivel de fertilización.

Cuadro No. 36: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la frecuencia de defoliación por macollo (en días)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	55	41	0,4183	48
<i>S. setigera</i>	38	52	0,5121	45
P.	0,2848	0,6223		0,8139
Promedio de las especies por nivel de N	46	46	0,9832	

P. = probabilidad

En los promedios de nivel de fertilización por especie o de las especies por nivel de fertilización tampoco se encontraron diferencias.

4.6.1. Intensidad de defoliación

La aplicación de nitrógeno por especie y la especie según nivel de fertilización no afectaron significativamente la intensidad de defoliación promedio por macollo, tampoco se encontraron diferencias en los promedios de niveles de N por especie o de especies por nivel de N.

Cuadro No. 37: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la intensidad de defoliación por macollo (en porcentaje)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	65,3	68,1	0,4956	66,7
<i>S. setigera</i>	68,1	71,8	0,4971	70,0
P.	0,3626	0,5469		0,3171
Promedio de las especies por nivel de N	66,7	70,0	0,3129	

P. = probabilidad

4.7. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES

En el cuadro No. 38 se muestra la significancia para las variables morfológicas y características estructurales en función de la especie, el nivel de nitrógeno y la interacción entre ambos.

Cuadro No. 38: Significancia de los análisis de varianza para las variables morfológicas y características estructurales en función de los factores considerados

Fuente de variación	Especie	Nivel N	Especie * Nivel N
Intervalo de aparición de hojas	***	*	ns
Tasa de aparición foliar	***	**	ns
Vida media foliar	*	ns	ns
Longitud de hoja promedio	ns	*	ns
Longitud foliar total	***	**	*
Densidad de macollos	**	*	ns
Porcentaje de macollo chico	**	ns	ns
Porcentaje de macollo mediano	*	ns	ns
Porcentaje de macollo grande	**	ns	ns
Peso promedio del macollo	ns	ns	ns
Peso del macollo chico	ns	ns	ns
Peso del macollo mediano	ns	ns	ns
Peso del macollo grande	ns	ns	ns
Peso gravimétrico de hoja elongando	***	ns	**
Peso gravimétrico de hoja madura	***	ns	**
Ancho Foliar	***	ns	ns
Número de hojas verdes	***	***	**

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

Dentro de los factores considerados, el que tiene mayor influencia en las variables morfológicas y características estructurales es la especie, observándose efecto significativo en la mayoría de las características, con la excepción del peso promedio de macollo, el peso según categoría de tamaño y la longitud promedio de hoja. El efecto del nitrógeno fue significativo en la

aparición foliar, la longitud de hoja promedio y total por macollo, la densidad de macollos y el número de hojas verdes por macollo.

4.7.1. Intervalo de aparición de hojas

El intervalo de aparición de hojas tendió a ser afectado por la especie en evaluación. En ambos niveles de fertilización el intervalo fue superior en *Stipa* respecto a *Bromus*, este incremento fue de 85% para el tratamiento sin fertilizar y 64% para el tratamiento fertilizado. Si se toma en cuenta los días se puede ver que en *Stipa* el período de tiempo entre la aparición de hojas sucesivas es 23 días mayor en el tratamiento N0 y 14 días mayor en el tratamiento N100, en relación a *Bromus*.

Cuadro No. 39: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (en días)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	27	22	0,0168	25
<i>S. setigera</i>	50	36	0,2128	43
P.	0,0839	0,0586		0,0096
Promedio de las especies por nivel de N	38	29	0,0688	

P. = probabilidad

En cuanto a los tratamientos de fertilización según especie, solo en *Bromus* las diferencias son significativas, siendo mayor el intervalo de aparición de hojas en N0, en aproximadamente 5 días.

En el promedio de los niveles de nitrógeno por especie, el intervalo fue 72% mayor en *Stipa*, mientras que en el promedio de las especies por nivel de nitrógeno hubo una tendencia a reducción del intervalo de aparición foliar en N100.

4.7.2. Tasa de aparición foliar

La tasa de aparición foliar difiere significativamente entre las especies en estudio. En ambos niveles de fertilización esta tasa es superior en Bromus respecto a Stipa, con valores de superioridad del 80 % en el tratamiento sin fertilizar y de 62 % en el tratamiento fertilizado.

Cuadro No. 40: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/días)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,0368	0,0456	0,0113	0,0412
<i>S. setigera</i>	0,0204	0,0282	0,1901	0,0243
P.	0,0323	0,0245		0,0012
Promedio de las especies por nivel de N	0,0286	0,0369	0,0156	

P. = probabilidad

Al comparar entre tratamientos de fertilización en Stipa no se encontraron diferencias significativas, mientras que en Bromus la tasa de aparición foliar fue 24 % mayor en el tratamiento fertilizado.

La tasa de aparición foliar promedio de los niveles de fertilización por especie y de las especies por nivel de nitrógeno difirió significativamente. En el promedio de los tratamientos por especie Bromus presentó una tasa de aparición foliar 70 % superior a la de Stipa; en el promedio de las especies por nivel de nitrógeno la tasa fue superior en el tratamiento fertilizado en 29 %.

4.7.3. Vida media foliar

La vida media foliar no difirió entre especies en cada nivel de fertilización nitrogenada, observándose en el promedio de los niveles de fertilización por especie una tendencia a que la vida media sea superior en Stipa en relación a Bromus.

Cuadro No. 41: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la vida media foliar (días)

Especie/ Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	94	89	0,0208	92
<i>S. setigera</i>	134	102	0,2594	118
P.	0,1261	0,4546		0,0656
Promedio de las especies por nivel de N	114	95	0,1438	

P. = probabilidad

En cuanto al efecto del tratamiento de fertilización por especie, en *Stipa* este no influye sobre la vida media foliar, a diferencia de lo que sucede en *Bromus*, donde al fertilizar se reduce en 6% la vida media respecto al testigo. En el promedio de las especies el tratamiento no afecta significativamente la vida media foliar.

4.7.4. Longitud de hoja promedio

La longitud de hoja promedio no fue afectada significativamente por los factores estudiados.

Cuadro No. 42: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud de hoja promedio (cm/hoja)

Especie /Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	4,6	5,8	0,1601	5,2
<i>S. setigera</i>	4,4	4,9	0,4174	4,6
P.	0,7128	0,1006		0,1547
Promedio de las especies por nivel de N	4,5	5,3	0,0809	

P. = probabilidad

Se observa una tendencia en el promedio de las especies a una superior longitud de hoja promedio en el tratamiento fertilizado en relación al testigo.

4.7.4.1. Relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica

La relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica tanto en Bromus como en Stipa fue significativa para los dos tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 43: Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica

Especie/ Tratamiento	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	LFP= 12,09+0,152*ST	$r^2=0,99$	<0,0001
N0 <i>S. setigera</i>	LFP= 14,89+0,205*ST	$r^2=0,99$	<0,0001
N100 <i>B. auleticus</i>	LFP= 17,14+0,179*ST	$r^2=0,98$	<0,0001
N100 <i>S. setigera</i>	LFP= 16,06+0,180*ST	$r^2=0,98$	<0,0001

LFT= longitud foliar promedio en cm/hoja

ST= suma térmica en °C

P.= probabilidad

Las ecuaciones de regresión lineal entre la longitud foliar promedio y la suma térmica fueron significativamente diferentes entre tratamientos de fertilización; en Bromus tanto en el intercepto ($p<0,0001$) como en la pendiente ($p=0,0145$) y en Stipa en el intercepto ($p=0,0004$) y en la pendiente ($p=0,0180$).

4.7.5. Longitud foliar total

La longitud foliar total del macollo no difirió entre especies en el tratamiento testigo, mientras que en el tratamiento fertilizado se observó que Bromus tiene aproximadamente 10cm más (74 %) de longitud que Stipa.

Cuadro No. 44: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud foliar total del macollo (cm/macollo)

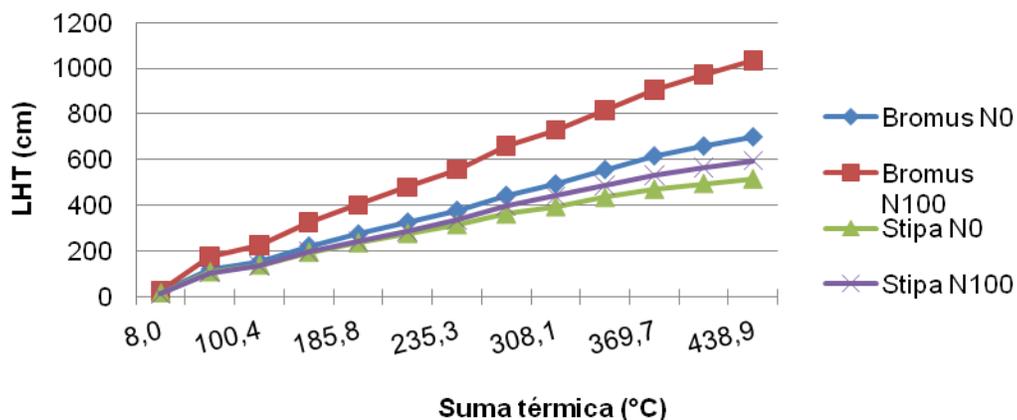
Especie / Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	16,2	23,8	0,0712	20,0
<i>S. setigera</i>	11,8	13,7	0,1514	12,8
P.	0,1649	0,0105		0,0033
Promedio de las especies por nivel de N	14,0	18,8	0,0144	

P. = probabilidad

La longitud foliar total para el promedio de las especies fue significativamente superior (34%) en el tratamiento fertilizado respecto al testigo.

4.7.5.1. Relación entre la longitud foliar total y la suma térmica

La longitud foliar total se relacionó con la suma térmica ($r^2 > 0,95$ con No.=13), los resultados se presentan en el siguiente gráfico. En el mismo se puede apreciar una mayor pendiente en Bromus en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento sin agregado de nitrógeno.



Gráfica No. 6: Relación entre la longitud foliar total y la suma térmica

En ambas especies, la relación entre la longitud foliar total y la suma térmica fue altamente significativa para los dos tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 45: Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre la longitud foliar total y la suma térmica

Especie/ Tratamiento	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	LFT= 39,91+0,341*ST	$r^2=0,97$	<0,0001
N0 <i>S. setigera</i>	LFT= 44,21+0,441*ST	$r^2=0,97$	<0,0001
N100 <i>B. auleticus</i>	LFT= 54,64+0,432*ST	$r^2=0,96$	<0,0001
N100 <i>S. setigera</i>	LFT= 52,66+0,417*ST	$r^2=0,96$	<0,0001

LFT = longitud foliar total en cm/macollo

ST = suma térmica en °C

P. = probabilidad

En *Bromus* las ecuaciones de regresión lineal entre la longitud foliar total y la suma térmica difieren significativamente entre los tratamientos de fertilización, tanto en el intercepto ($p<0,0001$), como también en la pendiente ($p=0,0106$). En *Stipa* no se encontraron diferencias significativas ni en el intercepto ($p=0,7098$) ni en la pendiente ($p=0,4669$).

4.7.6. Densidad de macollos

En cada especie no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, observándose en el promedio de las especies por nivel de fertilización una tendencia a favor del tratamiento fertilizado.

En la comparación entre especies no existieron diferencias significativas en el tratamiento testigo, mientras que en el tratamiento fertilizado existió una tendencia a ser superior la población de macollos en *Stipa*.

Cuadro No. 46: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la población de macollos (número de macollos/m²)

Especie /tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B.auleticus</i>	604	1249	0,4877	926
<i>S.setigera</i>	2219	4344	0,1465	3281
P.	0,1351	0,0894		0,0169
Promedio de las especies por nivel de N	1411	2796	0,0812	

P. = probabilidad

Se presentan diferencias en el promedio de los niveles de nitrógeno por especie, la población de macollos en *Stipa* es tres veces y media superior en comparación a la de *Bromus*.

4.7.7. Porcentaje de macollos según tamaño

En el porcentaje de macollos según categoría de tamaño, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para cada especie.

Cuadro No. 47: Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos según tamaño

	N0		N100		P.		P.	
	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	N0	N100
Ch	41,0	51,8	37,8	59,8	0,6783	0,3268	0,3381	0,0181
Me	39,1	33,0	37,6	28,6	0,7162	0,4151	0,3845	0,0238
Gde	19,7	15,2	24,6	11,5	0,2768	0,2798	0,2668	0,0438

P. = probabilidad

Ch=chico Me=mediano Gde=grande

En el tratamiento fertilizado se encontraron diferencias entre especies, presentando *Stipa* mayor porcentaje de macollos chicos y menor porcentaje de macollos medianos y grandes en relación a *Bromus*. En el tratamiento testigo no se encontraron diferencias significativas entre especies.

4.7.8. Peso promedio del macollo según tamaño del macollo

Para el peso promedio del macollo según tamaño, no se encontraron diferencias según tratamiento de fertilización por especie, tampoco en las especies por nivel de fertilización.

Cuadro No. 48: Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el peso promedio del macollo (gramos) según su tamaño

	N0		N100		P.		P.	
	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	<i>Bromus</i>	<i>Stipa</i>	N0	N100
Ch	0,006	0,007	0,006	0,007	1,00	1,00	0,5528	0,6985
Me	0,012	0,0155	0,0125	0,0145	0,9437	0,8526	0,5839	0,7592
Gde	0,024	0,0295	0,024	0,0305	1,00	0,9095	0,5689	0,6712g

P. = probabilidad

Ch=chico Me=mediano Gde=grande

El peso de un macollo promedio ponderado por cada tipo de macollo fue de 0,0125 gramos.

4.7.9. Peso gravimétrico por unidad lineal de hoja

El peso gravimétrico por cm de hojas elongando y de hojas maduras, tanto en el testigo como en el tratamiento fertilizado, fue significativamente superior en *Stipa*. Esta superioridad de *Stipa* en hojas elongando fue de 71% para el testigo aumentando a 117% en N100; mientras que en hojas maduras la superioridad fue de 42% en N0 y 64% en N100.

Respecto al efecto de los tratamientos (N0 vs N100), sólo se apreció efecto en *Bromus*. Para la hoja madura la diferencia fue significativa a favor del testigo, mientras que para hojas elongando se presenta una cierta tendencia a ser superior en el mismo tratamiento.

Cuadro No. 49: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas elongando y maduras

	N0		N100		P. N0 vs N100	
	H. elong.	H. madura	H. elong.	H. madura	H. elong.	H. madura
<i>B. auleticus</i>	0,7	1,2	0,6	1,1	0,0620	0,0269
<i>S. setigera</i>	1,2	1,7	1,3	1,8	0,1389	0,4975
P.	0,0090	0,0031	0,0049	0,0117		
Promedio	0,9	1,5	1,0	1,4		

H. elong. = hoja elongando

H. madura = hoja madura

P. = probabilidad

4.7.10. Ancho foliar

El ancho foliar difiere significativamente entre especies en el tratamiento sin fertilización, presentando *Stipa* un ancho de lámina 50% superior respecto a *Bromus*. En el promedio de los niveles de nitrógeno por especie el ancho foliar también resulta superior en dicha especie. En el tratamiento N100 existe una tendencia también a ser mayor el ancho en *Stipa*.

Cuadro No. 50: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie en el ancho de lámina (cm)

Especie / Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	0,2	0,3	0,3048	0,2
<i>S. setigera</i>	0,3	0,3	0,4078	0,3
P.	0,0038	0,0771		0,0023
Promedio de las especies por nivel de N	0,3	0,3	0,1627	

P. = probabilidad

La aplicación de nitrógeno no modificó el ancho foliar, respuesta que se manifiesta en cada especie en particular y en el promedio de las mismas.

4.7.11. Número de hojas verdes por macollo

El número de hojas verdes por macollo fue variable entre especies en ambos tratamientos de fertilización, siendo superior en Bromus en 30% y 46% en N0 y N100, respectivamente.

Cuadro No. 51: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el número de hojas verdes por macollo

Especie / Tratamiento	N0	N100	P.	Promedio de los niveles de N por especie
<i>B. auleticus</i>	3,5	4,1	0,0127	3,7
<i>S. setigera</i>	2,7	2,8	0,3584	2,8
P.	0,0133	0,0071		0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	3,1	3,5	0,0060	

P. = probabilidad

El efecto de la aplicación de nitrógeno fue significativo solo en Bromus, donde el tratamiento fertilizado mostró un incremento en el número de hojas verdes de 17%.

4.7.11.1. **Relación entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica**

Tanto para Bromus como para Stipa en ambos niveles de fertilización, la relación entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica es significativa.

Cuadro No. 52: Efecto de la fertilización nitrogenada en la relación entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica

Especie/ Tratamiento	Ecuación lineal	Coefficiente de determinación	P.
N0 <i>B. auleticus</i>	NHV= 2,49+0,092*ST	$r^2=0,99$	<0,0001
N0 <i>S. setigera</i>	NHV= 1,80+0,089*ST	$r^2=0,99$	<0,0001
N100 <i>B. auleticus</i>	NHV= 2,25+0,096*ST	$r^2=0,99$	<0,0001
N100 <i>S. setigera</i>	NHV= 2,62+0,092*ST	$r^2=0,99$	<0,0001

NHV= número de hojas verdes por macollo

ST = suma térmica en °C

P. = probabilidad

Las ecuaciones de regresión lineal entre el número de hojas verdes por macollo y la suma térmica son significativamente diferentes, entre ambos niveles de fertilización nitrogenada en Bromus, tanto en el intercepto ($p=0,0146$) como en la pendiente ($p=0,0106$). En Stipa es diferente en el intercepto ($p=0,0024$) pero no en la pendiente ($p=0,1581$).

4.8. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE

En el cuadro No. 53 se muestra la significancia de los factores de variación y su interacción para la eficiencia de utilización del forraje.

Cuadro No. 53: Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de utilización del forraje potencial y actual en función de los factores considerados

Fuente de variación	EUP	EUA
Especie	ns	*
Nivel de N	ns	ns
Especie *Nivel N	ns	ns

EUP = eficiencia de utilización potencial

EUA = eficiencia de utilización actual

ns= $p > 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 < p < 0,01$ *** = $p < 0,01$

La eficiencia de utilización potencial no es afectada por ninguno de los factores analizados, mientras que en la eficiencia de utilización actual sólo existió efecto de la especie.

Entre tratamientos de fertilización no existieron diferencias significativas para la eficiencia de utilización del forraje, tanto potencial como actual.

Cuadro No. 54: Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de utilización de forraje potencial y actual (%)

	N0		N100		P.		Prom
	EUP	EUA	EUP	EUA	EUP	EUA	EUP
<i>Br. A</i>	-14,0	63,4	1,1	68,7	0,5629	0,8685	-6,5
<i>St. S</i>	-45,0	146,2	18,6	97,7	0,3215	0,3712	-13,2
P.	0,5859	0,0684	0,5237	0,5877			
Prom	-29,5	104,8	9,9	83,2	0,4719	0,2272	-9,820

EUP = eficiencia de utilización potencial

EUA = eficiencia de utilización actual

P. = probabilidad

La eficiencia de utilización potencial no varió entre especies en cada nivel de fertilización. La eficiencia actual tuvo una tendencia a ser mayor en *Stipa* en N0, mientras que en N100 no se detectaron diferencias significativas.

Si se toma en cuenta el peso promedio entre una hoja elongando y una madura, la eficiencia potencial es de 17,3 para el tratamiento testigo y de 41,4 para el fertilizado; mientras que la eficiencia actual es de 82,7 y 67,3 para los tratamientos testigo y fertilizado respectivamente.

4.9. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL

En el siguiente cuadro se presentan las variables de producción animal, medidas en dos períodos dentro del ciclo experimental.

Cuadro No. 55: Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre las variables de producción animal

	N0	N100	P.	Prom
Dotación (animales/ha) 1	0,9	1,1	0,0145	1,0
Dotación (animales/ha) 2	1,2	1,3	0,6732	1,2
Dotación Prom	1,1	1,2	0,6617	1,1
Carga (kg PV/ha) 1	165,1	190,2	0,0287	177,7
Carga (kg PV/ha) 2	208,5	254,3	0,5022	231,4
Carga Prom	184,7	219,2	0,2743	201,9
Ganancia diaria (g/animal/día) 1	-71	165	0,0623	4,7
Ganancia diaria (g/animal/día) 2	870	1022	0,0809	945
Ganancia diaria prom	350	551	0,0703	452
Kg PV/ha 1	-1,8	4,9	0,0541	1,5
Kg PV /ha 2	23,4	31,4	0,4578	27,4
Kg PV /ha prom	11,1	14,8	0,4438	12,9
Kg PV /ha tot	21,6	36,3	0,2369	28,9

1: Período 1, del 17/06/2009 al 15/07/2009

2: Período 2, del 15/07/2009 al 07/08/2009

P. = probabilidad

La dotación que se pudo mantener en las parcelas para cada tratamiento difiere significativamente en el período 1, siendo 14% superior en el tratamiento fertilizado respecto al testigo. A pesar de ser superior la dotación en el tratamiento N100 para dicho período, la dotación promedio de ambos períodos no es estadísticamente diferente. Con respecto a la carga se observa el mismo patrón de variación que con la dotación, siendo significativas solamente las diferencias en el primer período casi en la misma magnitud (15%) a favor del tratamiento fertilizado.

La ganancia media diaria no difirió significativamente entre tratamientos, pero si se registró una tendencia a ser superior en el tratamiento fertilizado. En

el período 1 los animales perdieron peso en el tratamiento testigo y ganaron en el tratamiento fertilizado. Estas ganancias promedio fueron menores respecto al segundo período evaluado (4,7 para el período 1 y 945 para el período 2). La ganancia media diaria promedio de ambos períodos y de ambos tratamientos fue 450 g.

La productividad (kg de PV producidos por unidad de área) fue significativamente diferente en el período 1 entre ambos tratamientos. En el tratamiento sin fertilizar hubo pérdida de 1,844 kg mientras que para el tratamiento N100 los animales produjeron 4,915 kg de carne. En el período 2 no hubo diferencias entre tratamientos y en promedio la productividad fue de 27,428 kg de carne. La productividad total promedio para ambos tratamientos fue de 28,963 kg.

5. DISCUSIÓN

5.1. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA BIOMASA DISPONIBLE DE LA PASTURA

La tasa de crecimiento, medida en jaulas de exclusión en el primer período no presentó diferencias entre tratamientos. En el segundo período de mediciones, tuvo una tendencia a favor del tratamiento fertilizado (29,9 kgMS/ha/día), comparado con el tratamiento sin fertilizar (17,8kgMS/ha/día). Similares resultados fueron obtenidos por Errandonea y Kuchman (2008) con valores de 28,4 y 18,6 kgMS/ha/día para tratamientos con y sin fertilización.

El crecimiento está controlado por las condiciones ambientales, la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes se destacan por ser altamente determinantes de los mencionados procesos (Colabelli et al., 1998). Al respecto en el primer período la tasa de crecimiento pudo estar influenciada por menores temperaturas registradas (respecto al promedio histórico) situación que se revirtió en el segundo período, donde la mayor temperatura y la fertilización nitrogenada podrían afectar dicho crecimiento.

El efecto de la fertilización en el crecimiento de forraje estaría basado en aumentos en la tasa de elongación foliar (Wilman y Wright 1983, Pearse y Wilman 1984, Gastal et al. 1992, Mazzanti et al. 1994) o en la densidad de macollos (Ryle 1964, Davies 1971, Wilman y Pearse 1984, Simon y Lemaire 1987, Gastal y Lemaire 1988, Laidlaw y Steen 1989, Rodríguez Palma 1998, Bahmani et al. 2001).

En todos los tratamientos, la altura de la pastura se logró mantener en un rango aproximado entre 4 y 7cm, debido al ajuste periódico en la carga animal ("put and take"; Mott y Lucas, 1952).

La disponibilidad de biomasa medida fue de 1840 y 2240,5 kg MS/ha para los tratamientos con y sin fertilización respectivamente, manteniéndose una mayor carga animal en los tratamientos fertilizados (190,2 kg PV/ha) respecto a los tratamientos sin fertilizar (165,1 kg PV/ha). Posteriormente en la segunda medición que no se detectaron diferencias entre tratamientos en cuanto a la altura, la biomasa disponible y la carga animal.

Por cada incremento en la altura el forraje disponible aumentó en 344 kg MS/ha. Similares resultados obtuvieron Errandonea y Kuchman (2008) quienes reportan que por cada incremento en la altura la biomasa aumenta 397 kg MS/ha.

5.2. EFECTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS

5.2.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar en ambas especies respondió al agregado de nitrógeno, incrementándose en un 50% respecto al testigo sin fertilizar. Errandonea y Kuchman (2008), Caresani y Juanicotena (2008) obtuvieron una menor respuesta al agregado de nitrógeno de 25% y 12,5% respectivamente.

Los datos obtenidos para *Stipa* (47%) son superiores a los obtenidos por Azanza et al. (2004) quienes reportan incrementos de 28% a similares tasas de aplicación de nitrógeno. Rodríguez Palma (1998) obtuvo incrementos entre 16-19% en promedio de tres gramíneas con 100 unidades de nitrógeno/ha respecto al testigo sin fertilizar. Para *Paspalum notatum* Boggiano (2000) observó un incremento de 25% de la TEF respecto al testigo, a dosis de 100 UN/ha; resultados similares a los obtenidos en el presente trabajo sólo se alcanzaron con dosis elevadas de 200 UN/ha (Boggiano, 2000).

La respuesta al nitrógeno está influenciada por el manejo de la defoliación, defoliaciones frecuentes pueden llevar a falta de respuesta en la tasa de elongación, la cual puede ser de menor importancia en pastoreo continuo, como componente de la respuesta en producción de forraje (Mazzanti et al., 1994).

La tasa de elongación responde inmediatamente a cambios de temperatura (Peacock 1975, Parsons y Robson 1980, Stoddart et al. 1986).

La respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura presentó relaciones lineales, coincidiendo con resultados presentados por Gastal et al. (1992) quienes observaron en *Festuca arundinacea* una respuesta exponencial hasta los 8°C y luego lineal. Lemaire y Chapman (1996), exponen que en un

gran número de gramíneas templadas la respuesta de la tasa de elongación foliar es exponencial en un rango de 0-12°C y lineal por encima de esos valores, hasta alcanzar un óptimo entre 20-25°C. En el período evaluado la temperatura promedio fue de 12,1°C.

En las especies evaluadas la respuesta de la tasa de elongación a la temperatura fue distinta, siendo mayor en *Bromus* en relación a *Stipa*. Estas diferencias de respuesta para ambas especies puede deberse a una capacidad diferencial de las mismas de captación y asimilación del nitrógeno (Frame 1991, Whitehead 1995) o al genotipo (Gomide, 1997).

En el promedio de las especies la tasa de elongación foliar fue de 0,22 cm/macollo/día para el tratamiento N0 y 0,33 cm/macollo/día para el tratamiento N100, estos valores son algo inferiores a los encontrados en otros trabajos de fertilización de tapices nativos (Rodríguez Palma 1998, Peirano y Rodríguez 2004, Errandonea y Kuchman 2008).

5.2.2. Tasa de aparición de hojas

La fertilización nitrogenada tiene un efecto positivo en la tasa de aparición foliar (Ryle 1969, Davies 1971, Davies 1979, Wilman y Mohamed 1980, Thomas 1983, Wilman y Wright 1983, Pearse y Wilman 1984, Marino 1996, Lattanzi et al. 1997). Este efecto positivo también se obtuvo en el experimento en *Bromus*, siendo 24 % superior en el tratamiento fertilizado.

En *Stipa* no hubo diferencias entre tratamientos de fertilización, lo que no coincide con los resultados de Azanza et al. (2004), Errandonea y Kuchman (2008) los que encontraron diferencias entre los tratamientos de fertilización de campo natural en *Stipa* pero no en *Bromus*. Estos resultados concuerdan con algunos autores que señalan que la tasa de aparición foliar estaría más influenciada por la temperatura y poco afectada por la fertilización nitrogenada (Gastal y Lemaire 1988, Lemaire 1988, Cruz y Boval 1999).

Al comparar la tasa de aparición entre especies independientemente de los tratamientos de fertilización los resultados son similares a los obtenidos en otros experimentos de fertilización nitrogenada de campo natural (Peirano y

Rodríguez 2004, Errandonea y Kuchman 2008), donde la tasa de aparición es mayor en Bromus que en Stipa.

5.2.3. Vida media foliar

La vida media foliar en Bromus se redujo con agregado de nitrógeno un 6% respecto al testigo. Al respecto, Rodríguez Palma (1998) obtuvo similares resultados, observando una reducción de la vida media foliar con el agregado de nitrógeno, atribuyéndolo a reducciones en el filocrón y en el número máximo de hojas vivas. En el presente trabajo se observó en esta especie una reducción en el intervalo de aparición foliar por efecto de la aplicación de nitrógeno. En *Paspalum notatum* Boggiano (2000) también reportó disminuciones en la vida media con la fertilización nitrogenada.

En Stipa las diferencias entre tratamientos de fertilización no resultaron significativas, a diferencia de los resultados obtenidos en otros experimentos donde la vida media foliar en esta especie presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización (Azanza et al. 2004, Errandonea y Kuchman 2008).

5.3. EFECTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES

5.3.1. Número de hojas verdes por macollo

El número de hojas verdes por macollo fue significativamente diferente entre tratamientos de fertilización en Bromus y en el promedio de las especies, siendo superior en el tratamiento fertilizado. Diversos autores exponen que el nitrógeno estimula la cantidad de hojas emergidas (Ryle 1964, Pearse y Wilman 1984, Whitehead 1995) aunque contrariamente Davies (1971), Davies (1979), Wilman y Mohamed (1980), Wilman y Wright (1983) han obtenido poco efecto de la fertilización en la producción de hojas.

En cuanto a las diferencias interespecíficas para esta característica, Bromus presentó un mayor número de hojas verdes por macollo que Stipa (3,7 y 2,7 respectivamente), independientemente del tratamiento de fertilización.

5.3.2. Peso gravimétrico de la hoja

El peso por cm de hojas jóvenes en elongación y hojas maduras, no fue significativamente diferente entre tratamientos de fertilización en *Stipa*. En *Bromus* hubo diferencias en hojas maduras, donde el peso fue mayor en el tratamiento sin agregado de nitrógeno; mientras que en hojas elongando se observó una tendencia a mayor peso también en el tratamiento testigo. Sin embargo, Wilman y Wright (1983) reportan aumentos en el peso de lámina de 2,3 mg al comparar el testigo sin fertilizar con el agregado de 100 kg N/ha/año y con dosis de 500 kg N/ha/año ese incremento corresponde a un 59% comparado con el tratamiento sin fertilización.

5.3.3. Tamaño foliar: longitud y ancho

La longitud foliar promedio por hoja no es afectada por la fertilización nitrogenada en ninguna de las especies evaluadas ni en el promedio de las mismas, datos que coinciden con los obtenidos en trabajos de fertilización de campo natural en el período invernal (Caresani y Juanicotena, 2008) y en el período primaveral (Azanza et al., 2004).

La longitud foliar total del macollo para el promedio de las especies fue significativamente superior (34%) en el tratamiento fertilizado respecto al testigo. Este resultado concuerda con varios autores que señalan que la fertilización nitrogenada tiene un amplio efecto en el largo foliar (Ryle 1964, Davies 1979, Wilman y Mohamed 1980, Wilman y Wright 1983, Marino 1996, Cruz y Boval 1999).

En cuanto al ancho foliar, la aplicación de nitrógeno no provocó modificaciones en ambas especies; similares resultados se obtuvieron por Peirano y Rodríguez (2004) y por Caresani y Juanicotena (2008). Wilman y Wright (1983) señalan un efecto positivo del nitrógeno en el ancho foliar, pero indican que el efecto del nutriente es más importante en el largo foliar que en el ancho, mientras en el largo la variación era de 52% el ancho sólo variaba 23% con el agregado de altas tasas de nitrógeno. Marino (1996) reporta también un mayor efecto en el largo que en el ancho foliar. Otros autores señalan también el efecto positivo del nitrógeno en el ancho foliar (Wilman y Mohamed 1980, Pearse y Wilman 1984).

El tamaño foliar en cada especie se compone de diferente manera, independientemente del tratamiento de fertilización. Bromus presenta un mayor número de hojas verdes, de menor ancho, mientras que Stipa presenta menor número de hojas verdes más anchas y con mayor peso gravimétrico. El largo foliar promedio no difiere entre ambas especies. No obstante, Bromus presenta una mayor longitud foliar total, producto de su mayor número de hojas verdes. Bromus presenta una mayor tasa de aparición de hojas, las cuales presentan una menor vida media. Todos estos factores alteran la estructura de la planta, por lo que las diferencias mencionadas entre ambas gramíneas podrían tener efecto sobre la frecuencia de defoliación o la severidad de la misma y por lo tanto en la velocidad de recuperación de las especies (Gao y Wilman, 1994). Al respecto, se ha observado que la frecuencia de defoliación sería mayor en los macollos de mayor largo foliar (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Barthram y Grant 1984). Asimismo, se ha reportado una mayor intensidad de defoliación en especies con estructura más erecta en relación a las postradas, producto de la mayor proporción del área foliar que se encuentra por encima del horizonte de pastoreo (Heitschmidt et al. 1990, Parsons et al. 1991). Estos aspectos serán discutidos más adelante al analizar los patrones de defoliación y el consumo.

5.3.4. Densidad y peso de macollos

La densidad de macollos no difirió entre tratamientos de fertilización en ninguna de las especies ni en el promedio de las mismas aunque en este último existió una tendencia a favor del tratamiento fertilizado. Contrariamente a estos resultados, varios autores señalan que la fertilización nitrogenada aumenta ampliamente la densidad de macollos (Ryle 1964, Davies 1971, Wilman y Pearse 1984, Simon y Lemaire 1987, Gastal y Lemaire 1988, Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994, Bahmani et al. 2001).

La especie que presentó mayor densidad de macollos fue Stipa, la que tiene tres veces y media más macollos que Bromus para el promedio de los tratamientos de fertilización. En relación a la categorización por tamaño del macollo, sólo hubo diferencias entre especies en el tratamiento fertilizado con una mayor proporción de macollos chicos en Stipa comparado con Bromus donde el porcentaje fue mayor para los otros dos tamaños (mediano y grande).

En cuanto al porcentaje de macollos según tamaño, no se detectaron diferencias entre tratamientos de fertilización para ninguna de las especies

evaluadas. Esta falta de efecto de la fertilización sobre el tamaño de macollos coincide con resultados obtenidos por Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008); pero no son consistentes con lo expuesto por Wilman y Wright (1983), quienes señalan que el nitrógeno tiene marcado efecto tanto en el número como en el tamaño de los macollos.

El peso promedio de los macollos según tamaño, no difirió significativamente ni en los tratamientos de fertilización por especie, ni en las especies. Esta respuesta es contraria a la reportada por Wilman y Wright (1983) donde agregados de 500 kgN/ha/año aumentaron el peso seco por macollo. Mazzanti et al. (1994) también reportan variaciones en dicha característica en respuesta a los tratamientos de fertilización.

5.4. EFECTO EN LOS FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR

5.4.1. Crecimiento

La respuesta a la fertilización nitrogenada del crecimiento bruto individual (mg/macollo/día) se da a través de la tasa de elongación foliar de las especies y del peso de las hojas jóvenes en elongación. En el primer componente se encontró una respuesta del 51% para el promedio de las especies con el agregado de nitrógeno, respuesta consistente con diversos autores que reportan el efecto positivo del agregado de nitrógeno en la tasa de elongación (Volenc y Nelson 1983, Wilman y Wright 1983, Pearse y Wilman 1984, Gastal y Lemaire 1988, Laidlaw y Steen 1989, MacAdam 1989, Belanger et al. 1992, Gastal y Nelson 1994, Mazzanti et al. 1994). En el segundo componente no se encontraron diferencias significativas, sólo en *Bromus* se constató una tendencia a mayor peso de hojas elongando sin agregado de nitrógeno; otros autores sí encontraron diferencias significativas para este componente en el mismo sentido (Pearse y Wilman 1984, Mazzanti et al. 1994).

El crecimiento bruto individual promedio de las especies fue 43% superior en el tratamiento fertilizado, dado principalmente por el crecimiento de *Stipa* (63% superior en N100). Este crecimiento se explica por el incremento en la tasa de elongación foliar de esta última especie, ya que en el peso de la hoja en elongación no hubo diferencias entre tratamientos de fertilización. En cuanto a diferencias entre especies independientemente de los niveles de fertilización, éstas no fueron significativamente diferentes.

El crecimiento bruto por superficie tiene dos componentes: por un lado el crecimiento bruto por macollo y por otro la densidad de macollos en la pastura. El primer componente fue anteriormente mencionado. Con respecto al segundo componente no se modificó por el agregado de nitrógeno en ninguna de las especies ni en el promedio de las mismas, aunque en este último existió una tendencia a favor del tratamiento fertilizado. Reportes en la literatura muestran que la fertilización nitrogenada aumenta ampliamente la densidad de macollos (Ryle 1964, Davies 1971, Wilman y Pearse 1984, Simon y Lemaire 1987, Gastal y Lemaire 1988, Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994, Bahmani et al. 2001).

El crecimiento bruto por superficie aumentó 203% con la fertilización nitrogenada en el promedio de las especies, principalmente como consecuencia del incremento en el crecimiento bruto individual, aunque debe remarcarse que si bien la respuesta en la densidad de macollos no fue significativa pasó de 1411 macollos/m² en el tratamiento testigo a 2796 macollos/m² en el fertilizado. En Bromus no hubo diferencias significativas en el crecimiento bruto por superficie entre tratamientos, contrariamente en Stipa estas diferencias fueron producto del mayor crecimiento individual en el tratamiento fertilizado. Con respecto a la comparación entre especies el crecimiento bruto en el promedio de los niveles de fertilización, fue 219% superior en Stipa en relación a Bromus, lo que podría explicarse por una mayor densidad de macollos en Stipa, la que fue significativamente diferente, presentando valores de 3281 macollos/m² con respecto a 926 macollos/m² para Bromus.

La respuesta a la fertilización en el crecimiento bruto por superficie detectada en el presente trabajo es muy superior a la respuesta encontrada por otros autores en diversas especies (Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994, Rodríguez Palma 1998). Esta respuesta está dada principalmente por el aporte del crecimiento de Stipa, el cual representa un 77% y 74% del crecimiento de la sumatoria de las especies, para los tratamientos con y sin agregado de nitrógeno respectivamente.

5.4.2. Senescencia

La tasa de senescencia a nivel foliar no difirió significativamente con el agregado de nitrógeno para ninguna de las dos especies ni para el promedio de ambas. Esto puede deberse a un aumento en la carga animal, para mantener la pastura en un índice de área foliar relativamente estable, que debe realizarse

de manera de consumir el crecimiento adicional de forraje obtenido por efecto del nitrógeno, por lo tanto existe una reducción en las pérdidas por senescencia. Esta misma respuesta se encontró en pastoreo continuo (Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994). Si en cambio esta producción de forraje adicional no se consume puede incrementar la senescencia y acumulación de material muerto en las pasturas (Bircham y Hodgson 1983, Parsons y Penning 1988b, Lemaire y Chapman 1996).

En referencia a las diferencias entre especies, la tasa de senescencia foliar mostró una tendencia a ser mayor en *Bromus* que en *Stipa* en el promedio de los niveles de fertilización, como consecuencia de que esta especie mostró una reducción en la vida media foliar de 6% con el agregado de nitrógeno.

La senescencia foliar y la vida media foliar son afectadas por la temperatura, de similar manera que la tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

La temperatura explicó entre un 95 y un 99% de las variaciones en senescencia. En *Bromus* en el tratamiento fertilizado la senescencia fue levemente superior que en el tratamiento testigo en casi todo el período, mientras que para *Stipa* no ocurren diferencias. Esta misma relación fue descrita por Errandonea y Kuchman (2008).

Al aumentar la velocidad de aparición foliar y la elongación foliar, la vida media de las hojas es más corta, por lo que aumenta la tasa de senescencia foliar y se acelera el recambio de tejido foliar (Colabelli et al., 1998). Por lo tanto, un incremento en la fertilización nitrogenada sin un ajuste apropiado del pastoreo puede incrementar la senescencia y acumulación de material muerto en las pasturas (Lemaire y Chapman, 1996).

La especie que presenta mayores probabilidades de pérdidas por senescencia es *Bromus*, de hecho se constató esta tendencia. Esta especie presenta un menor intervalo de aparición foliar y menor vida media foliar, componentes que determinarían que mayor proporción de tejido foliar senesca y retorne al suelo (Lemaire y Agnusdei, 1999). Adicionalmente, esto se combina con una mayor tasa de elongación foliar y tasa de aparición foliar en relación a *Stipa*. Por lo tanto se hace indispensable un correcto ajuste en el pastoreo para evitar pérdidas de tejido foliar en *Bromus*.

En *Stipa* si bien aumentó la tasa de elongación con el agregado de nitrógeno, la tasa de aparición de hojas es menor, sumado a que presenta una mayor longevidad de sus hojas en comparación a *Bromus*; por lo tanto las pérdidas de material foliar por senescencia pueden ser menores, siempre que el manejo del pastoreo sea el adecuado.

La senescencia medida en mg MS/macollo/día no tuvo diferencias significativas para los tratamientos de fertilización en ninguna de las especies evaluadas. Este resultado se explica por falta de diferencias entre tratamientos en la tasa de senescencia en cm/macollo/día y en el peso gravimétrico de las hojas maduras. Tampoco se detectaron diferencias interespecíficas en el promedio de los tratamientos de fertilización.

La senescencia por unidad de superficie (kg MS/ha/día) no difirió entre tratamientos de fertilización para ninguna de las dos especies ni para el promedio de ambas. Dichos resultados coinciden con los encontrados por Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008). Otros autores señalan el aumento de la senescencia con incrementos en las tasas de fertilización (Rodríguez Palma 1998, Boggiano 2000), mientras que Mazzanti y Lemaire (1994) encontraron menor senescencia a mayor tasa de agregado de nitrógeno.

En *Stipa* existió una tendencia a mayor senescencia por superficie en el promedio de los tratamientos de fertilización en un 164 % en relación a la observada en *Bromus*.

5.4.3. Consumo

La tasa de consumo foliar en cm/macollo/día no presentó diferencias significativas para los diferentes tratamientos de fertilización en ninguna de las especies ni en el promedio de ambas. En cuanto a las diferencias en consumo por especie, independientemente del nivel de fertilización, tampoco fueron significativas.

La tasa de consumo expresada en mg MS/macollo/día no difirió con el agregado de nitrógeno ni en las especies ni en el promedio de las mismas, tampoco comparando las especies en el promedio de los tratamientos.

El consumo por unidad de superficie (kg MS/ha/día) fue similar para ambos tratamientos de fertilización en cada especie y en el promedio de éstas. Los resultados obtenidos son producto de la falta de respuesta a la fertilización en el consumo foliar individual en cm/macollo/día y en mg MS/macollo/día, así como también en la densidad de macollos por unidad de área.

En relación con las diferencias interespecíficas se observó una tendencia a un mayor consumo por área en *Stipa*, para el promedio de los niveles de fertilización y para el tratamiento testigo. Esta diferencia puede deberse a que *Stipa* presenta una densidad de macollos tres veces y media superior a *Bromus*.

La respuesta obtenida en el consumo por unidad de área no coincide con Mazzanti y Lemaire (1994) que encontraron aumentos de 57% en el tratamiento con mayor dosis de nitrógeno, tampoco con Rodríguez Palma (1998) quien reporta aumentos del consumo de 140% en el tratamiento fertilizado con respecto al testigo, Peirano y Rodríguez (2004) reportan aumentos de 334% con agregado de 50 unidades de nitrógeno y, Errandonea y Kuchman (2008) obtuvieron un incremento de 138% con N100 respecto a N0. Sin embargo los resultados del presente trabajo coinciden con Caresani y Juanicotena (2008) donde no se reportaron aumentos en el consumo por la fertilización nitrogenada.

5.4.4. Crecimiento neto

La elongación neta foliar expresada en cm/macollo/día presentó una tendencia a ser mayor con agregado de nitrógeno para el promedio de las especies. Esto puede ser consecuencia de la mayor elongación foliar en los tratamientos fertilizados, y de que la senescencia foliar no presentara diferencias entre tratamientos.

Respecto a las especies existió una tendencia a ser mayor la tasa de elongación neta foliar de *Bromus* en relación a *Stipa*, dado porque *Bromus* presentó una mayor tasa de elongación foliar independientemente del agregado de fertilizante, mientras que no hubo diferencias en senescencia entre las especies. Estos datos obtenidos concuerdan con los obtenidos por Errandonea y Kuchman (2008), mientras que Peirano y Rodríguez (2004) indican una mayor tasa de elongación de *Bromus* sólo para el tratamiento fertilizado.

La temperatura explicó entre 41-62% la variación en elongación neta foliar.

La tasa de crecimiento neto individual en mg MS/macollo/día no presentó respuesta significativa al agregado de nitrógeno, para ninguna de las especies evaluadas ni para el promedio de las mismas. A pesar de que se registró un mayor crecimiento bruto individual promedio en el tratamiento fertilizado, esta diferencia parece no haber afectado lo suficiente la tasa de crecimiento neto como para que se obtuvieran diferencias significativas, a pesar de que la tasa de senescencia a nivel del macollo no se modificó por el agregado de nitrógeno.

El crecimiento neto por superficie (kg MS/ha/día) no tuvo variaciones significativas con el agregado de nitrógeno ni en las especies ni en el promedio de las mismas. Las diferencias en crecimiento bruto, a pesar que fueron importantes (203% mayor en N100) no significaron diferencias en el crecimiento neto, mientras que la senescencia se mantuvo invariable ante los tratamientos de fertilización.

5.5. PATRONES DE DEFOLIACIÓN

La utilización del forraje se puede analizar a través de los patrones de defoliación a nivel de macollo y a nivel de categoría de edad de la hoja (Speeding, 1971).

5.5.1. Por categoría de edad de la hoja

La tasa de defoliación por categoría de edad de hoja, fue similar para ambas especies en las hojas más jóvenes (hojas 1, 2 y 3), tanto en el tratamiento fertilizado como en el testigo. Las menores probabilidades de defoliación se registraron en hojas más viejas (hojas 4, 5 y 6), de acuerdo a lo expuesto por Hodgson (1966), Barthram y Grant (1969), Mazzanti y Lemaire (1994).

La intensidad de defoliación por categoría de edad de la hoja en el tratamiento testigo presentó valores entre 65 y 72%, siendo similar entre *Bromus* y *Stipa*, excepto en la hoja 2 donde fue 10% superior en *Stipa*.

En el tratamiento fertilizado la intensidad de defoliación osciló entre 58 y 75%, sin diferencias entre las especies, coincidiendo con Rodríguez Palma (1998), quien reporta que la fertilización nitrogenada no modificó esta variable en las especies estudiadas.

5.5.1.1. Consumo

El consumo foliar por categoría de edad de hoja presentó diferencias significativas entre especies en la hoja 2 del tratamiento testigo, mientras que en el tratamiento fertilizado no se detectaron diferencias en consumo entre especies.

En el tratamiento testigo el consumo en la hoja 1 mostró una tendencia a ser superior en *Stipa*, mientras que el consumo en la hoja 3 mostró una tendencia a ser superior en *Bromus* respecto a *Stipa*.

El consumo en las hojas jóvenes (H1, H2 y H3) para el promedio de las especies fue superior un 95% en los tratamientos fertilizados y un 87% en los tratamientos testigos, respecto a las hojas viejas (H4 y H5).

La probabilidad de defoliación depende de la altura a la cual una hoja presenta su ápice en la canopia (Parsons, 1988a), por lo que las hojas más jóvenes serían las más defoliadas dependiendo también de la arquitectura de la planta y de otros factores como por ejemplo la intensidad de pastoreo (Barthram y Grant, 1984). Varios autores reportan mayor consumo de las hojas jóvenes (Hodgson 1966, Morris 1969, Barthram y Grant 1984, Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998).

5.5.2. Por macollo

5.5.2.1. Frecuencia de defoliación

La frecuencia de defoliación no difirió entre tratamientos de fertilización en cada una de las especies ni en el promedio de las mismas. En promedio la defoliación de un macollo se realizó cada 46 días.

Los resultados obtenidos coinciden con Caresani y Juanicotena (2008) quienes encontraron una frecuencia de 44 días. Otros autores reportan diferencias entre tratamientos de fertilización con reducción en la frecuencia de defoliación (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Curll y Wilkins 1982, Clark et al. 1984, Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004, Errandonea y Kuchman 2008). Estos resultados no se atribuyen directamente a la fertilización nitrogenada sino a la mayor carga animal que puede ser sostenida en parcelas fertilizadas (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998). Cabe destacar que la carga animal promedio que pudo sostener el sistema en este experimento resultó similar en los tratamientos con y sin fertilización, lo que estaría explicando que el intervalo de defoliación no se haya modificado con la fertilización.

5.5.2.2. Intensidad de defoliación

La intensidad no presentó variaciones entre tratamientos de fertilización en las especies ni en el promedio de éstas. Tampoco existieron diferencias interespecíficas para dicha variable, representando un promedio entre tratamientos y especies de 68%.

Varios autores han demostrado que la intensidad de defoliación aparece relativamente constante (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Agnusdei 1999), y que la fertilización nitrogenada no tiene efecto (Mazzanti y Lemaire, 1994) o presenta un efecto pequeño en esta variable (Clark et al., 1984). En la bibliografía se reportan intensidades de defoliación de 50% (Mazzanti y Lemaire, 1994), 50-55% (Agnusdei, 1999), 63% (Peirano y Rodríguez, 2004), 65% (Caresani y Juanicotena, 2008) y de 66% (Rodríguez Palma 1998, Errandonea y Kuchman 2008).

La intensidad de defoliación depende directamente de la carga animal y de la duración del período de pastoreo, las cuales son características del sistema de manejo del pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996). Algunos autores han encontrado un incremento en la intensidad de defoliación al aumentar la carga animal (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Clark et al. 1984, Errandonea y Kuchman 2008); contrariamente otros (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004, Caresani y Juanicotena 2008) no encontraron asociación significativa entre estas variables.

El número de hojas defoliadas por macollo diariamente no presentó variaciones en los tratamientos de fertilización ni en las especies.

La frecuencia e intensidad de defoliación no presentaron variaciones con el agregado de nitrógeno, como consecuencia el consumo como se mencionó en el ítem 5.4.3 se mantuvo inalterado frente a la fertilización.

5.6. EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE

La eficiencia de utilización actual no difirió significativamente entre tratamientos de fertilización para las especies evaluadas, ésta fue de 104,8% para el tratamiento testigo y de 83,19% para el tratamiento fertilizado. Los resultados tanto en el valor de la eficiencia actual como en la falta de efecto de la fertilización son similares a los reportados por Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008). En varios experimentos se reportan eficiencias promedio inferiores a las obtenidas en el presente trabajo (valor promedio de 94%), las cuales fueron de alrededor de 50-70% (Bircham y Hodgson 1983, Grant et al. 1983, Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998). Cabe aclarar que la eficiencia obtenida mayor a 100% muestra que además de haber consumo del crecimiento bruto del forraje, los animales consumieron parte de la biomasa disponible, lo que se refleja en la segunda medición donde la biomasa disponible disminuyó, en el tratamiento testigo, 12% respecto a la primera medición.

En pasturas mantenidas a un índice de área foliar aproximadamente constante, si la producción de forraje se incrementa por algún factor, como por ejemplo aplicación de nitrógeno, se debe incrementar la carga animal para mantener ese IAF, por lo tanto una mayor proporción de tejido foliar es removido por los animales, aumentando la eficiencia de utilización (Lemaire y Agnusdei, 1999). En este caso es probable que la falta de efecto de la fertilización nitrogenada en la eficiencia se deba a que la carga animal entre tratamientos fue similar, porque el mayor crecimiento registrado no fue suficiente como para permitir aumentos significativos en esta variable.

La eficiencia de utilización potencial no varió significativamente entre tratamientos de fertilización, obteniéndose valores de -29,5 para N0 y de 9,86 para N100. Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008),

Caresani y Juanicotena (2008) tampoco encontraron diferencias en dicha variable con el agregado de nitrógeno.

5.7. PRODUCCIÓN ANIMAL

La necesidad de incremento de la carga, que se realiza con el fin de consumir el forraje extra producido por el efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la producción de las pasturas, para mantener una altura relativamente constante, fue reportado por varios autores (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004, Errandonea y Kuchman 2008, Caresani y Juanicotena 2008). Contrariamente a lo expuesto por dichos autores en el presente trabajo si bien en el primer período evaluado la carga animal fue diferente entre tratamientos, en el promedio de los dos períodos no se detectaron diferencias significativas en este parámetro.

Las ganancias medias diarias registraron una tendencia a ser mayores con el agregado de nitrógeno. Esto podría ser consecuencia de que las cargas no difirieron, por lo que el mayor crecimiento de forraje permitió una mayor performance animal.

La productividad secundaria del sistema fue similar en ambos tratamientos debido a que la carga como así también las ganancias diarias no presentaron variaciones de magnitud significativa. Cabe destacar que se manejó una oferta de forraje de 16,2 kg MS/kg PV para el tratamiento sin fertilizar, mientras que para el tratamiento fertilizado el forraje ofrecido por animal fue de 12,8 kg MS/kg PV.

5.8. CONSIDERACIONES FINALES

El crecimiento de forraje evaluado mediante el uso de jaulas de exclusión al pastoreo no presentó diferencias significativas en los tratamientos de fertilización.

La fertilización nitrogenada aumentó la tasa lineal de elongación foliar, no modificando la senescencia ni el consumo foliar, tampoco el crecimiento neto se vio afectado aunque este último presentó una tendencia a ser mayor en el tratamiento fertilizado.

El crecimiento bruto en mg MS/macollo se incrementó con el agregado de nitrógeno, consecuencia del aumento en la tasa de elongación lineal, mientras que la senescencia, el consumo y el crecimiento neto en mg MS/macollo se mantuvieron sin variaciones.

Con respecto a los flujos de tejido por unidad de superficie, se puede decir que el crecimiento bruto aumentó por un efecto de la fertilización sobre el crecimiento en mg MS/macollo dado que la densidad de macollos no tuvo respuesta al nitrógeno. La senescencia, el consumo y el crecimiento neto no difirieron entre tratamientos de fertilización.

Las especies exhibieron diferencias en las tasas lineales de tejido foliar. En *Stipa* el agregado de nitrógeno afectó principalmente la tasa de elongación lineal, mientras que en *Bromus* ésta no fue alterada. En la senescencia la tendencia a ser superior en *Bromus* se dio por reducción en la vida media foliar ante el agregado del nutriente. En las tasas en mg MS/macollo las diferencias interespecíficas no fueron estadísticamente significativas.

En los flujos por unidad de superficie la superioridad del crecimiento de *Stipa*, independientemente del tratamiento de fertilización, estuvo dada principalmente por una mayor densidad de macollos en relación a *Bromus*.

Cuando se compara las especies para el promedio de los tratamientos de fertilización se detecta que en *Bromus* las hojas aparecen más rápidamente (menor filocrón) que en *Stipa* pero duran menos en relación a esta última.

Además Bromus presenta una tasa de elongación foliar más alta y una tasa de aparición foliar mayor.

En las características morfogenéticas existe una respuesta diferente a la fertilización según la especie. La tasa de elongación foliar aumenta con el agregado de nitrógeno en el promedio de las especies, explicado básicamente por un incremento en Stipa, mientras que la tasa de aparición foliar se incrementa en Bromus. La vida media foliar en el promedio de las especies no varía con los tratamientos, sin embargo en Bromus se reduce con la fertilización.

En cuanto al tamaño del macollo, éste se compone diferente según la especie, Bromus presenta hojas más largas y finas, mientras que en Stipa las hojas son más anchas pero de menor longitud y con mayor peso.

La longitud foliar promedio en las especies no es afectada por la fertilización nitrogenada, pero la longitud foliar total es superior en el tratamiento fertilizado. El ancho no es afectado por el agregado de nitrógeno.

El peso gravimétrico, tanto de hojas jóvenes como adultas en Stipa no tuvo diferencias significativas, pero en Bromus el peso fue mayor en los tratamientos sin fertilizar. Mientras que el número de hojas vivas por macollo aumentó en Bromus.

La frecuencia y la intensidad de defoliación por macollo no se modificaron entre tratamientos de fertilización, dado que la carga, que es la principal vía de modificación de los patrones de defoliación, permaneció similar en ambos tratamientos.

La eficiencia actual y la eficiencia potencial de utilización del forraje permanecieron similares con y sin agregado de nitrógeno.

El aumento de la tasa de crecimiento con la fertilización no fue suficiente como para incrementar la carga animal, por lo tanto la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje y los niveles de productividad secundaria no se modificaron. Este resultado pudo deberse a que otros factores como por

ejemplo factores climáticos influyeron en la dinámica de acumulación de forraje, limitando por ende la respuesta a la fertilización nitrogenada.

6. CONCLUSIONES

Ampliamente en la bibliografía consultada se muestra el efecto positivo de la fertilización nitrogenada en el crecimiento del forraje, principalmente por un aumento en la densidad de macollos. Dicho efecto se planteó como hipótesis en el presente trabajo, donde se exponía que este incremento iba a permitir aumentar la carga animal, aumentando así la eficiencia de utilización del crecimiento del forraje y los niveles de productividad secundaria.

El crecimiento y desarrollo de las plantas están controlados por las condiciones ambientales, por lo tanto la respuesta al agregado de nutrientes depende ampliamente de que dichas condiciones sean las adecuadas.

En condiciones de bajas temperaturas y escasas precipitaciones, como las registradas en el presente trabajo, la fertilización nitrogenada no tiene efecto en el crecimiento del forraje.

Es importante destacar que en este trabajo se han obtenido datos, que son escasos a nivel nacional, de las especies evaluadas en cuanto a frecuencia e intensidad de defoliación: *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* fueron defoliadas cada 45 y 48 días respectivamente con una intensidad de 68%, siendo defoliadas con anterioridad a su vida media foliar, la cual determina la frecuencia y la intensidad a la que deben manejarse las especies, así como también la eficiencia de uso potencial del crecimiento en pastoreo continuo.

7. RESUMEN

Las pasturas naturales son la principal base forrajera de los sistemas productivos ganaderos en Uruguay y ocupan el 75% del área total del país. Estos sistemas de producción extensivos se caracterizan por la baja utilización de insumos y tecnologías de producción de forraje, por ende la clave para estas empresas ganaderas es realizar un uso eficiente del recurso pastura, lo cual puede ser logrado con diferentes prácticas como manejo del pastoreo, fertilización, etc. El campo natural tiene una marcada estacionalidad en su producción, la cual es mínima en invierno, dada la baja frecuencia de especies invernales en particular las tiernas y finas. El aumento del nivel trófico ya sea por agregado de nitrógeno y/o fósforo y la introducción de leguminosas son algunas de las prácticas que permiten una mayor y más uniforme producción de forraje. La fertilización nitrogenada a comienzos del otoño puede estimular el rebrote y crecimiento de las especies invernales, incrementando la productividad primaria hacia el período otoño-invernal y conduciendo a los campos hacia un proceso de invernalización. El objetivo del presente trabajo es evaluar la fertilización nitrogenada en el período invernal a través de: a) el estudio en la dinámica de los flujos de tejido foliar, b) la cuantificación de las variables morfogénicas y estructurales de la pastura en dos especies invernales, c) la utilización del forraje producido y la eficiencia de utilización del mismo, d) la producción animal por macollo y unidad de superficie. El experimento se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS) sobre una superficie de 8 ha, dividida en cuatro subparcelas de 2 ha cada una. Los suelos, Brunosoles Éutricos, pertenecen a la Unidad Itapebí-Tres Árboles sobre las formaciones Fray Bentos y Arapey. El diseño del ensayo fue completamente aleatorio con dos repeticiones en el espacio y dos tratamientos (N0= sin agregado de nitrógeno; N100= con 100 kg N/ha/año). La pastura se maneja bajo pastoreo continuo con carga animal variable con el fin de mantener la altura en un cierto nivel relativamente constante. Las mediciones en la pastura se realizaron sobre macollos marcados de dos gramíneas: *Stipa setigera* y *Bromus auleticus*, durante el período invernal (25/06/09 al 06/08/09). En cada macollo se midió el largo de hoja, el estado de la misma (en elongación, madura o senescente) y la aparición de nuevas hojas. También se realizó colecta de macollos al azar de las especies en estudio y extracción de panes de tierra con la respectiva cubierta vegetal. A partir de todos estos registros se pudo determinar los flujos de tejido foliar (crecimiento bruto y neto, senescencia y consumo), los mecanismos de defoliación (frecuencia e intensidad), así como también las variables morfogénicas y estructurales: tasa de elongación foliar, tasa de aparición foliar, vida media foliar, densidad y peso de macollos, peso gravimétrico de hojas elongando y maduras, longitud y ancho foliar, número de hojas vivas por

macollo. Además se realizaron las siguientes determinaciones en los animales: carga animal, ganancias medias diarias y productividad animal por unidad de superficie. El crecimiento de forraje medido en jaulas de exclusión al pastoreo no respondió significativamente a la fertilización nitrogenada. La fertilización nitrogenada aumentó la tasa de elongación foliar, mientras que la senescencia, el consumo y el crecimiento neto foliar no se modificaron. En los flujos de tejido por unidad de superficie, el crecimiento bruto aumentó por un efecto de la fertilización sobre el crecimiento bruto individual. La senescencia, el consumo y el crecimiento neto no difirieron entre tratamientos. Las respuestas fueron diferentes según la especie, en *Stipa* el agregado de nitrógeno afectó principalmente la tasa de elongación foliar, mientras que en *Bromus* hubo solo una tendencia a ser superior la senescencia con agregado de nitrógeno. En las características morfogénicas existe una respuesta diferente a la fertilización según la especie. En *Stipa* aumenta la tasa de elongación foliar, mientras que en *Bromus* se incrementan la tasa de aparición foliar y el número de hojas vivas por macollo, y se reducen la vida media foliar y el peso gravimétrico de la hoja. La longitud foliar promedio y el ancho foliar en las especies no es afectada por la fertilización nitrogenada, pero la longitud foliar total es superior en el tratamiento fertilizado. Otras características estructurales como densidad de macollos y peso de macollos no fueron afectadas por la fertilización nitrogenada. Los patrones de defoliación por macollo (porcentaje de hoja promedio defoliada e intervalo de defoliación) no se modificaron entre tratamientos de fertilización. La fertilización no modificó la eficiencia actual ni la eficiencia potencial de utilización del forraje. En cuanto a la producción secundaria se mantuvo similar entre tratamientos de fertilización, debido a que la carga animal y las ganancias medias diarias no se modificaron con el agregado de nitrógeno. La carga animal, al permanecer relativamente estable entre tratamientos, no modificó: los patrones de defoliación, el consumo de forraje ni la eficiencia de utilización del forraje. Otros factores habrían influenciado la producción de forraje provocando que el crecimiento de forraje fuese insuficiente como para sostener mayores cargas animales y por ende una mayor productividad secundaria.

Palabras clave: Pastura natural; Fertilización nitrogenada; Morfogénesis; Flujos de tejido foliar; Pastoreo continuo; *Bromus auleticus*; *Stipa setigera*.

8. SUMMARY

Natural pastures are the main forage base for livestock production systems in Uruguay and occupy 75% of the total area of the country. These extensive systems are characterized by low use of inputs and technologies of forage production, therefore the key for these livestock enterprises is make an efficient use of pasture resource, this can be achieved with different practices as grazing management and fertilization. The natural area has a marked seasonality in production, which is minimal in winter, given the low frequency of winter species particularly the tender and fine. The trophic level rise either by adding nitrogen and / or phosphorous and the introduction of legumes are some of the practices that enable greater and more uniform forage production. Nitrogen fertilization at the beginning of autumn can stimulate the regrowth and growth of winter species, moving the primary productivity to the period autumn-winter and leading to the fields to invernization process. The objective of this work is to evaluate the nitrogen fertilization in the winter period through the a) the study of the dynamic of tissue fluxes, b) the quantify of morphogenetic and structural variables of the pasture in two winter species, c) the utilization of the forage produced and the efficiency of use of forage produced, d) the individual animal production and per unit area. The experiment was made in the Experimental Station of the Faculty of Agronomy in Salto (EEFAS) on an area of 8 hectares, divided in four subplots with 2 hectares. The soils, Brunosoles Éútricos, belong to the Unit Itapebi-Tres Arboles on Fray Bentos and Arapey formations. The design of this work was completely random with two repetitions in the space and two treatments (N0= without nitrogen, N100= with 100 kg N/hectare/year). The pasture was management under continuous grazing with a variable stocking density to maintain height in a relatively constant level. Measurements in the pasture were made using labeled tillers of two species *Stipa setigera* and *Bromus auleticus*, over winter (from June 25th to August 6th). In each tiller was measured the leaf length, its state (elongation, mature, senescence) and the appearance of new leaves. Collections of random individuals of the species in study were made and extractions of breads with the respective land cover. From these records it was determined leaf tissue fluxes (gross and net growth, senescence and consumption), the mechanisms of defoliation (frequency and intensity), as well as the morphogenetic and structural variables: leaf elongation rate, leaf appearance rate, leaf lifespan, tillers density and weight, gravimetric weight of elongating and mature leaves, leaf length and width, and number of live leaves per tiller. The following findings in animals were made: stocking density, average daily gains and animal productivity per unit area. The forage growth was measured in grazing exclusion cages did not respond significantly to nitrogen fertilization. Nitrogen fertilization increased the leaf elongation rate; while senescence, consumption and net growth did not change. In tissue fluxes

per unit of area, gross growth increased by an effect to nitrogen fertilization on individual gross growth. Senescence, consumption and net growth did not differ between treatments. The response were different depending the specie, in *Stipa* the addition of nitrogen affected mainly the leaf elongation rate, while in *Bromus* was only a tendency to be higher senescence with added nitrogen. In morphogenetic characteristics the response to fertilization is different for each species. In *Stipa* the leaf elongation rate increased, while in *Bromus* the leaf appearance and the number of live leaves per tiller increased, the leaf lifespan and the gravimetric weigh of leaf reduced. The average leaf length and width in the species did not affected by nitrogen fertilization, but total leaf length is higher in the fertilizer treatment. Others structural characteristics such as tillers density and weight did not affected by fertilization. The individual patterns of defoliation (percentage of defoliated average leaf and defoliation interval) were similar between treatments. Fertilization did not affect the actual or potential efficiency of use of forage. The secondary production was similar between treatments, due to the stocking density and average daily gains did not increase with added nitrogen. The stocking density, remaining relatively stable between treatments did not change: defoliation patterns forage intake and efficiency of forage utilization. Other factors have influenced forage production of causing forage growth was insufficient to sustain higher stocking densities and hence higher secondary productivity.

Key words: Natural pasture; Nitrogen fertilization; Morphogenetic; Foliar tissue fluxes; Continuous grazing; *Bromus auleticus*; *Stipa setigera*.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. AGNUSDEI, M.G.; MAZZANTI, A.; COLABELLI, M.R. 1997. Análisis del crecimiento invernal de gramíneas de los pastizales de la Pampa deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal*. 17 (1): 162-163.
2. _____. 1999. Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétale de la Pampa humide (Argentine). Thèse de Doctorat. s.l., France. Institut National Polytechnique de Lorraine. 108 p.
3. _____.; COLABELLI, M.R.; FERNÁNDEZ GRECCO, R.C. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *INTA Balcarce Boletín Técnico* no. 152. 31 p.
4. _____.; ASSUERO, S.G.; LATTANZI, F.A.; MARINO, M.A. 2010. Critical N concentration can vary with growth conditions in forage grasses: implications for plant N status assessment and N deficiency diagnosis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*. 88 (2): 215-230.
5. AYALA, W.; CARÁMBULA, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
6. AZANZA, A.; PANISSA, R.J.; RODRÍGUEZ, H. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período primaveral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 78 p.
7. BAETHGEN, W. 1994. Comentarios generales sobre el seminario. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 61-62 (Serie Técnica no. 51).
8. BAHMANI, I.; THOM, E. R.; MATTHEW, C.; LEMAIRE, G. 2001. Productivity of grazed perennial ryegrass dairy pastures from different ecotypes under nitrogen and irrigation treatments. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 44: 123-133.
9. BARTHURAM, G.T.; GRANT, S.A. 1984. Defoliation of ryegrass-dominated swards by sheep. *Grass and Forage Science*. 39: 211-219.

10. _____. 1986. Experimental techniques. The HFRO sward stick. In: Alcock, M.M. ed. The Hill Farming Research Organization Biennial Report 1984-1985. Haddington. pp. 29-30.
11. BEGG, J.E.; WRIGHT, M.J. 1962. Growth and development of leaves from intercalary meristems of *Phalaris arundinacea* L. *Nature* (London). 194: 1097-1098.
12. BELANGER, G.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science*. 32: 1371-1376.
13. BEMHAJA, M.; BERRETTA, E.J. 1991. Respuesta a la siembra de leguminosas en Basalto profundo. In: Carámbula, M.; Vaz Martins, D.; Indarte, E. eds. Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. Montevideo, INIA. pp. 108-113 (Serie Técnica no.13).
14. _____. 1994. Fertilización nitrogenada en sistemas ganaderos. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 49-56 (Serie Técnica no. 51).
15. _____.; _____.; BRITO, G. 1998. Respuesta a la fertilización nitrogenada de campo natural de Basalto profundo. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical; Grupo Campos (14^a., 1998, Tacuarembó). Anales. Montevideo, INIA. pp. 119-122 (Serie Técnica no. 94).
16. BERRETTA, E.J.; LEVRATO, J.C. 1990. Estudio de la dinámica de una vegetación mejorada con fertilización e introducción de especies. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2^a.,1990, Tacuarembó). Uruguay, Ed. Hemisferio Sur. pp. 197-203.
17. _____. 1998a. Efecto del pastoreo y de la introducción de especies en la evolución de la composición botánica de pasturas naturales. In: Seminario de Actualización Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Montevideo, INIA. pp. 91-97 (Serie Técnica no. 102).
18. _____.; BEMHAJA, M. 1998b. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto de la Unidad Queguay Chico. In: Seminario de Actualización Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Montevideo, INIA. pp. 11-20 (Serie Técnica no. 102).

19. _____.; RISSO, D.; LEVRATTO, J.; ZAMIT, W. 1998c. Mejoramiento de Campo Natural de Basalto fertilizado con Nitrógeno y Fósforo. *In*: Seminario de Actualización Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Montevideo, INIA. pp. 63-73 (Serie Técnica no. 102).
20. _____. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de basalto. *In*: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Treinta y Tres). Montevideo, INIA. pp. 61-73 (Serie Técnica no. 151).
21. BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Science*. 38: 323-331.
22. _____.; _____. 1984. The effects of change in herbage mass on rates of herbage growth and senescence in mixed swards. *Grass and Forage Science*. 39: 111-115.
23. BOGGIANO, P. 2000. Dinâmica da produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e oferta de forragem. Tesis Doctorado. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 179 p.
24. _____. 2003. Informe de consultoría; subcomponente manejo integrado de pradera. Proyecto combinado GEF/IBRD Manejo integrado de ecosistemas y recursos naturales en Uruguay. Componente Manejo y conservación de la diversidad biológica. (en línea). Montevideo, MGAP. 72 p. Consultado mar. 2010. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/UPCT/Diagn%F3sticoManejoIntegradoPasturas.pdf>
25. _____.; ZANONIANI, R; MILLOT, J.C. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. *In*: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Treinta y Tres). Montevideo, INIA. pp. 105-114 (Serie Técnica no.151).
26. _____.; FORMOSO, D; ZANONIANI, R. 2006. Alternativas para la conservación productiva de las pasturas naturales del Uruguay. *In*: Simposio Internacional en Producción Animal (2^a, 2006, Santa María). Trabajos presentados. Santa María, Unipress Disc Records. 1 disco compacto.

27. BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*. 13: 115-155.
28. BRISKE, D.D. 1986. Plant response to defoliation: Morphological considerations and allocation priorities. *In*: Joss, P. J.; Lynchard, P. W.; Williams, O. B. eds. *Rangelands; a resource under siege*. Canberra, Cambridge University. pp. 425-427.
29. CARÁMBULA, M. 1982. Persistencia de pasturas mejoradas. Descripción del problema. *In*: Reunión Técnica sobre Persistencia de Pasturas Mejoradas (1982, La Estanzuela). Trabajos presentados. Colonia, IICA/Cono Sur/BID. pp. 1-6.
30. _____. 1991. Aspectos relevantes para la producción forrajera. Montevideo, INIA. 45 p. (Serie Técnica no. 19).
31. _____. 2002a. Bases técnicas y pautas prácticas para el manejo general de las plantas forrajeras. *In*: Pasturas y forrajes; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Hemisferio Sur. t.3, pp. 1-59.
32. _____. 2002b. El nitrógeno y la producción de forraje. *In*: Pasturas y forrajes; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. t.2, pp. 241-287.
33. _____. 2002c. Principios básicos de la producción de pasturas y forrajes. *In*: Pasturas y forrajes; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. t.1, pp. 41-82.
34. CARBAJAL, C. M.; FERNANDEZ, J.; GABACHUTO, I. R. 1987. Producción y calidad de diferentes especies forrajeras naturales bajo condiciones de campo. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 176 p.
35. CARESANI, D.; JUANICOTENA, M.A. 2008. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la utilización de especies de un campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoñal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 124 p.
36. CASAL, J.J.; DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A. 1985. Variation in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plant as affected by differences in red/far red irradiation. *Annals of Botany*. 56: 553-559.

37. _____.; SANCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A. 1987. Tillering response of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far red ratio typical of scarce canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38: 1432-1439.
38. CASTELLS, D. 1974. Fertilización de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 81 p.
39. CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *In*: International Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 95-104.
40. CLARK, D.A.; CHAPMAN, D.F.; LAND, C.A.; DYMOCK, N. 1984. Defoliation of *Lolium perenne* and *Agrostis spp.* tillers and *Trifolium repens* stolons in set-stocked and rotationally grazed hill pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 27: 289-301.
41. COLABELLI, M.; AGNUSDEI, M. G.; MAZZANTI, A.; LABREVEUX, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de defoliación. INTA Balcarce Boletín técnico no. 148. 21 p.
42. _____.; ASSUERO, S.; DURAND, J.L. 2004. Water status and leaf elongation of C₃ and C₄ grasses of flooding Pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*. 15: 817-822.
43. CRUZ, P.; BOVAL, M. 1999. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *In*: International Symposium Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology (1999, Curitiba). Proceedings. Wallingford, CABI. pp. 134-150.
44. CURLL, M. L.; WILKINS, R. J. 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Science*. 37: 291-297.
45. DALE, J.E. 1982. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum*. *Annals of Botany*. 50: 851-858.
46. DAVIDSON, J.L.; MILTHORPE, F.L. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany*. 30: 173-184.

47. DAVIES, A. 1971. Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 77: 123-134.
48. _____. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 82: 165-172.
49. _____. 1977. Structure of the grass sward. *In: International Meeting on Animal Production from Temperate Grassland (1977, Dublin)*. An Foras Talundais. Dublin, Irish Grassland and Animal Production Association. pp. 36-44.
50. _____. 1979. Developmental characteristics of grass varieties in relation to herbage production. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 92: 277-287.
51. _____.; EVANS, M.E.; EXLEY, J.K. 1983. Regrowth of perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. *Journal of Agricultural Science Cambridge*. 101: 131-137.
52. _____. 1988. The regrowth of grass swards. *In: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. The grass crops; the physiological basis of production*. New York, Chapman and Hall. pp. 177-208.
53. _____. 1993. Tissue turnover in the sward. *In: Davies, A.; Baker, D.; Grant, A.; Laidlaw, A. eds. Sward measurement handbook*. Hurley, British Grassland Society. pp. 183-216.
54. DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology*. 72: 900-912.
55. _____.; _____.; _____.; TRLICA, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology*. 22: 199-206.
56. DONAGHY, D. J.; FULKERSON, W. J. 2002. The impact of defoliation frequency and nitrogen fertilizer application in spring on summer survival of perennial ryegrass under grazing in subtropical Australia. *Grass and Forage Science*. 57: 351-359.

57. DOS SANTOS DIFANTE, G. 2003. Importância da mofogênese no manejo de gramíneas forrageiras. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 2003. 25 p.
58. DURAN, A. 1991. Los suelos del Uruguay. Montevideo, Hemisferio Sur. 398 p.
59. DURU, M; DUCROCK, H.; FEUILLERAC, E. 1999. Effet du régime de defoliation et de l'azote sur le phyllocrone du dactyle. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. 322: 717-722.
60. ERRANDONEA, M.; KUCHMAN, C. 2008. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural en *Stipa setigera* Presl. y *Bromus auleticus* Trinius bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 145 p.
61. FERNANDEZ GRECCO, R.; AGNUSDEI, M. 2004. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la Pampa deprimida; Acumulación de forraje y composición botánica. Revista Argentina de Producción Animal. 24. (3-4): 199-206.
62. FRAME, J. 1993. Soil fertility and grass production; nitrogen. In: Frame, J. Improved grassland management. Farming Press Books. Ipswich. U.K. pp. 101-118.
63. FULKERSON, W.J., SLACK, K.. 1995. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 2. Effect of defoliation frequency and height. Grass and Forage Science. 50 (1): 16-20.
64. GAO, Y.; WILMAN, D. 1994. Leaf development in eight related grasses. Journal of Agricultural Science (Cambridge). 123: 41-46.
65. GARCÍA, M.A.; GONZALEZ, O.A.; QUEHEILLE, F. 2005. Efectos de la fertilización nitrogenada y la intensidad de pastoreo sobre los componentes de la producción de forraje de *Stipa setigera* Presl. en campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 143 p.
66. GARCÍA, F.; MICUCCI, F.; RUBIO, G.; RUFFO, M.; DAVEREDE, I. 2002. Fertilización de forrajes en la región pampeana. Una revisión de los avances en el manejo de la fertilización de pasturas, pastizales y

verdes. Buenos Aires, Instituto de la Potasa y el Fósforo-INPOFOS Cono Sur. 61 p.

67. GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1988. Study of a tall fescue sward under nitrogen deficiency conditions. *In*: General Meeting of the European Grassland Federation (12th., 1988, Dublin). Proceedings. Dublin, s.e. pp. 323-327.
68. _____; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*. 70: 437-442.
69. _____;_____. 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field-grown tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb) canopies. *Annals of Botany*. 72: 401-408.
70. _____; NELSON, C.J. 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology*. 105: 191-197.
71. _____; LEMAIRE, G. 2002. N uptake and distribution in crops; an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany*. 53 (370): 789-799.
72. GAUTIER, H.; VARLET-GRANCHER, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiologia Plantarum*. 98: 424-430.
73. _____; VARLET-GRANCHER, C.; HAZARD, L.. 1999. Tillering response to the light environment and to defoliation in population of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83: 423-429.
74. GILLET, M.; LEMAIRE, G.; GOSSE, G. 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie*. 4 (1): 75-82.
75. GOMIDE, J.A. 1997. Morphogenesis and Growth Analysis of Tropical Grasses. *In*: International Symposium on Animal Production under Grazing (1997,Viçosa). Proceedings. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. pp. 97-115.
76. GRANT, S.A.; BARTHAM, G.T.; TORVELL, L.. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. *Grass and Forage Science*. 36: 155-168.

77. _____.; _____.; _____.; KING, J.; SMITH, H.K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*. 38: 333-344.
78. HAYDOCK, K.P.; SHAW, N. H. 1975. The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. 15: 663-670.
79. HEITSCHMIDT, R.K.; BRISKE, D.D.; PRICE, D.L. 1990. Pattern of interspecific tiller defoliation in a mixed-grass prairie grazed by cattle. *Grass and Forage Science*. 45: 215-222.
80. HODGSON, J. 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. *Journal of the British Grassland Society*. 21: 258-263.
81. _____.; OLLERENSHAW, J.H. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *Journal of the British Grassland Society*. 49: 226-234.
82. _____.; RODRIGUEZ CAPRILES, J.M.; FENLON, J.S. 1977. The influence of sward characteristics on the herbage intake of grazing calves. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 89: 743-750.
83. _____.; BIRCHAM, J. S.; GRANT, S. A.; KING, J. 1981. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: Wright, C. E.; Nottingham, U.K. eds. *Plant physiology and herbage production*. Nottingham, British Grassland Society. pp. 51-62 (Occasional Symposium no.13).
84. _____. 1985. The significance of sward characteristics in the management of temperature sown pastures. In: International Grassland Congress (15^a, 1985, Kyoto). *Proceedings*. Nagoya, Japanese Society of Grassland Science. pp. 63-66.
85. _____. 1990. *Grazing management; science into practice*. London, U.K, Longman Scientific and Technical. 203 p.
86. KRAMER, P. J. 1980. Drought, stress, and the origin adaptations. In: Turner, N.C.; Kramer, P.J. eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, John Wiley and Sons. pp. 7-20.

87. LAIDLAW, A.S.; STEEN, R.W.J. 1989. Turnover of grass laminae and white clover leaves in mixed swards continuously grazed with steers at a high- and low-N fertilizer level. *Grass and Forage Science*. 44: 249-258.
88. _____.; WATSON, C. J.; MAYNE, C. S. 2000. Implications of nitrogen fertilizer applications and extended grazing for the N economy of grassland. *Grass and Forage Science*. 55: 37-46.
89. LANGER, R.H.M. 1963. Tillering in herbage grasses. *Herbage Abstract*. 33: 141-148.
90. LATTANZI, F.; MARINO, M. A.; MAZZANTI, A. 1997. Fertilizer Nitrogen and morphogenetic responses in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. In: *International Grassland Congress (18th, 1997, Canadá). Proceedings*. Winnipeg, International Grassland Association. pp. 7.3-7.4.
91. _____.; MAZZANTI, A.; WADE, M.H. 2007. Seasonal animal production of temperate and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Australian Journal of Agricultural Research*. 58: 203-213.
92. LEMAIRE, G. 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps - effet des facteurs climatiques. Thèse d'Etat. Caen, France. Université de Caen. 96 p.
93. _____. 1988. Sward dynamics under different management programmes. In: *General Meetings of the European Grassland Federation (12th, 1988, Dublin). Proceedings*. Belclare, Irish Grassland Association. pp. 7-22.
94. _____.; CULLETON, N. 1989. Effects of nitrogen applied after the last cut in autumn on a tall fescue sward. 2. Uptake and recycling of nitrogen in the sward during winter. *Agronomie*. 9: 241-249.
95. _____.; CHAPMAN, D.F. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A.W. eds. *The ecology and management of grazing systems*. Wallingford, U.K, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 3-36.

96. _____. 1997. The physiology of grass growth under grazing; tissue turnover. In: Simpósio Internacional sobre Produção Animal em Pastejo (1997, Viçosa). Anais. Viçosa, Universidad Federal de Viçosa. pp. 117-144.
97. _____.; AGNUSDEI, M.G.1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: Simpósio Internacional Grassland Ecophysiology and Ecology (1999, Curitiba). Anais. Curitiba, Universidade Federal do Paraná. pp. 165-186.
98. _____. 2001. Ecophysiology of grasslands: Dynamics aspects of forage plant populations in grazed swards. In: International Grassland Congress (19th., 2001, São Pedro). Proceedings. Piracicaba, Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. pp.29-37.
99. LEVITT, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. 2nd. ed. New York, Academic Press. v.2, 256 p.
100. MAC ADAM, J.W.; VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J. 1989. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*. 89: 549-556.
101. MARINO, M.A. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento invierno-primaveral, la composición química y calidad del forraje de *Avena sativa* y *Lolium multiflorum* Lam. Tesis Mg. Sc. Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de las Ciencias Agrarias. 104 p.
102. _____.; MAZZANTI, A.; ASSUERO, S.G.; GASTAL, F.; ECHEVERRIA, H.E.; ANDRADE, F.. 2004. Nitrogen dilution curves and nitrogen use efficiency during winter–spring growth of annual ryegrass. *Agronomy Journal*. 96: 601–607.
103. MAZZANTI, A.E.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F. 1994a. 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.
104. _____.; _____. 1994b. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilization. *Grass and Forage Science*. 49: 352-359.

105. MILLOT, J.C.; RISSO, D.; METHOL R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
106. MORÓN, A. 1994. El ciclo del nitrógeno en el sistema suelo-planta-animal. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 1-12 (Serie Técnica no. 51).
107. MORRIS, R.M. 1969. The pattern of grazing in “continuously” grazed swards. *Journal of the British Grassland Society*. 24: 65-70.
108. MOTT, G.O.; LUCAS, H.L. 1952. The design conduct and interpretation of grazing trials on cultivated and improved pastures. In: International Grassland Congress (6th, 1952, Pasadena). Proceedings. Pasadena, s.e. pp. 1380-1385.
109. NABINGER, C. 1996. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. In: Reunião do Grupo técnico em Melhoramento e Utilização de Recursos Forrageiros das Áreas Tropical e Subtropical do Cone Sul, Grupo Campos (16^{a.}, 1996, Porto Alegre). Anais. Porto Alegre, FAO. pp.17 – 62.
110. _____. 1997. Eficiência do uso de pastagens; disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (14^{th.}, 1997, Piracicaba). Fundamentos do pastejo rotacionado; anais. Piracicaba, ESALQ-USP. pp. 213-251.
111. _____.; PONTES, L.S. 2001. Morfogênese de plantas forrageiras e estrutura do pasto. In: Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia (38^{a.}, 2001, Piracicaba). Anais. Piracicaba, FEALQ. pp.755-771.
112. OURRY, A.; KIM, T.H.; BOUCAUD, J. 1994. Nitrogen reserve mobilization during regrowth of *Medicago sativa* L. Relationships between availability and regrowth yield. *Plant Physiology*. 105: 831-837.
113. PARSONS, A.J.; ROBSON, M.J. 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne*. L.).1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany*. 46: 435-444.

114. _____. 1988a. The effects of season and management on the growth of grass swards. In: Jones, M.B.; Lazenby, A. eds. The grass crops; the physiological basis of production. New York, Chapman and Hall. pp. 129-177.
115. _____.; PENNING, P.D. 1988b. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science*. 43: 15-27.
116. _____.; HARVEY, A.; WOLEGDE, J. 1991. Plant/animal interactions in a continuously grazed mixture. 1. Differences in the physiology of leaf expansion and the fate of leaves of grass and clover. *Journal of Applied Ecology*. 28: 619-634.
117. _____. 1994. Exploiting resource capture-grassland. In: Monteith, J.L.; Scott, R.K.; Unsworth, M.H. eds. Resource capture by crops. Nottingham, UK, Nottingham University Press. pp.315-349.
118. PEACOCK, J.M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*. 12: 685-697.
119. PEARSE, J.; WILMAN, D. 1984. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 103: 405-413.
120. PEIRANO, M.A.; RODRIGUEZ, A.D. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 104 p.
121. RICHARDS, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. In: International Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 85-94.
122. ROBSON, M.J. 1967. A comparison of British and North African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*) II. Growth during winter and survival at low temperatures. *Journal of Applied Ecology*. 5: 179-190.
123. RODRIGUEZ PALMA, R. 1998. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la Pampa deprimida; crecimiento y utilización del forraje bajo el pastoreo de vacunos. Tesis Magister Scientiae. Balcarce, Argentina.

INTA/Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 135 p.

124. _____.; RODRIGUEZ, T. 2010a. Fertilización de campo natural: forraje crecido. In: Congreso de la Asociación Uruguaya de Producción Animal (3º., 2010, Montevideo). Memorias. Agrociencia. 14 (3): 133.
125. _____.; _____. 2010b. Fertilización de campo natural: productividad animal. In: Congreso de la Asociación Uruguaya de Producción Animal (3ª., 2010, Montevideo). Memorias. Agrociencia. 14 (3): 134.
126. ROSENGURTT, B. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones y Ediciones. 86 p.
127. RYLE, G.J.A. 1964. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *Journal of the British Grassland Society*. 19: 281-290.
128. SANTIÑAQUE, F. 1996. Relaciones agua-planta en pasturas. In: Morón, A.; Martino, D.; Sawchik, J. eds. Manejo y fertilidad de suelos. Montevideo, INIA. pp. 125-128 (Serie Técnica no. 76).
129. SAS INSTITUTE. 1999. Software user's guide; versión 8. Cary, N.C. 1 disco compacto, USA.
130. SBRISSIA, F.A.; CARNEIRO DA SILVA, S.; NASCIMENTO JUNIOR, D. 2007. Ecofisiología de plantas forrageiras e o manejo do pastejo. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (24ª., 2007, Piracicaba). Trabalhos apresentados. Piracicaba, FEALQ. pp. 153-176.
131. SILVA, S.C., FARIA, V.P., CORSI, M. 1996. Sistema intensivo de produção de leite em pastagens de capim-elefante do Departamento de Zootecnia da Esalq. In: Congresso Brasileiro de Gado Leiteiro (2º., 1995, Piracicaba). Anais. Piracicaba, FEALQ. pp. 97-122.
132. SIMON, J.C.; LEMAIRE, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*. 42: 373-380.
133. SINGER, J. W. 2002. Species and nitrogen effect on growth rate, tiller density, and botanical composition in grass high production. *Crop Science*. 42: 208-214.

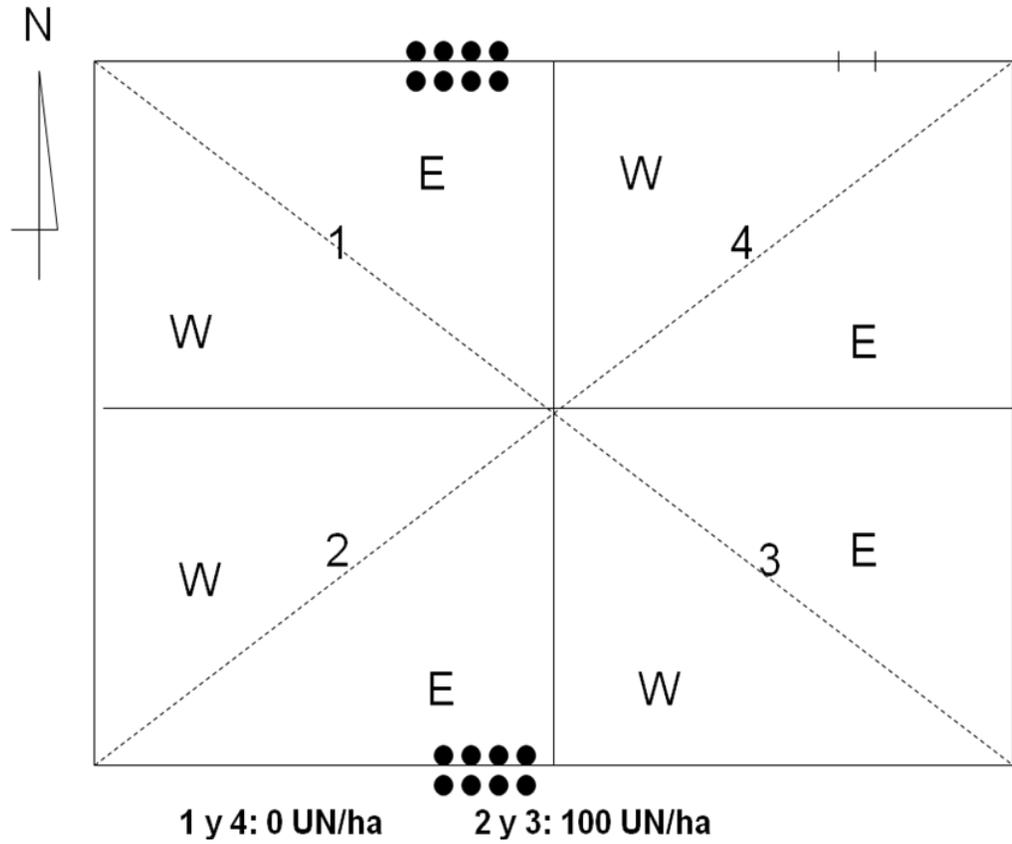
134. _____.; MOORE, K. J. 2003. Nitrogen removal by orchardgrass and smooth bromegrass and residual soil nitrate. *Crop Science*. 43: 1420-1426.
135. SMITH, H. 1981. Function, evolution and action of plant photosensors. *In*: Smith, H. ed. *Plants and daylight spectrum*. New York, Academic Press. cap. 2. pp. 499-508.
136. SPEEDING, C. R. W. 1971. Factors affecting the efficiency of utilization. *In*: *Grassland ecology*. Oxford, U.K, Oxford Clarendon Press. cap. 14, pp. 120-127.
137. STODDART, J. L.; THOMAS, H.; LLOYD, E. J.; POLLOCK, C.J. 1986. The use of a temperature-profiled position transducer for the study of low temperature growth in Graminae. *Planta*. 167:359-363.
138. STUTH, J. W.; KIRBY, D. R.; CHMIELEWSKI, R. E. 1981. Effect of herbage allowance on the efficiency of defoliation by the grazing animal. *Grass and Forage Science*. 36: 9-15.
139. SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35: 4-10.
140. TISDALE, S.L.; NELSON, W.L. 1970a. Fertilidad de los suelos y fertilizantes. Barcelona, Montaner y Simón. cap. 3. pp. 78-120. Elementos requeridos en la nutrición de las plantas.
141. _____.;_____. 1970b. Fertilidad de los suelos y fertilizantes. Barcelona, Montaner y Simón. cap. 5. pp. 138-211. El suelo y los fertilizantes nitrogenados.
142. _____.;_____.1970c. Fertilidad de los suelos y fertilizantes. Barcelona, Montaner y Simón. cap. 16. pp. 683-737. Los fertilizantes y el empleo eficaz del agua.
143. THOMAS, H.; NORRIS, I. B. 1981. The influence of light and temperature during winter on growth and death in simulated swards of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science*. 36: 107-116.
144. _____. 1983. Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temuletum* seedlings. *Annals of Botany*. 51: 363-371.

145. URUGUAY. MINISTERIO DE DEFENSA NACIONAL. DIRECCIÓN NACIONAL DE METEOROLOGÍA. 1996. Normales climatológicas período 1961-1990. Montevideo. s.p.
146. _____. MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCIÓN DE INVESTIGACIONES ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS. Anuario estadístico agropecuario 2008. Montevideo. s.p. Consultado set. 2010. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/portal/hgxpp001.aspx?7,5,41,O,S,0,MNU;E:27;1;MNU;>
147. _____. _____. DIRECCIÓN GENERAL DE SERVICIOS GANADEROS. DIVISION CONTRALOR DE SEMOVIENTES. 2010. Declaración Jurada anual de existencias de ganado y frutos del país. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado nov. 2010. Disponible en http://www.mgap.gub.uy/DGSG/DICOSE/Informe2010/DJ_Total2010.pdf.
148. VOLENEC, J. J.; NELSON, C. J. 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science*. 23: 720-724.
149. _____.; _____. 1995. Forage Crop Management Application of Emerging Technologies. *In:* Barnes, R.F.; Miller, D.A.; Nelson C.J. eds. *Forages; the science of grassland agriculture*. Ames, IA, Iowa State University. v.2, pp. 3-20.
150. WHITEHEAD, D.C. 1995. *Grassland nitrogen*. Center for agriculture and biosciences international. Wallingford, UK, CABI. 397 p.
151. WILMAN, D.; MOHAMED, A.A. 1980. Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. leaf development. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 94: 443-453.
152. _____.; WRIGTH, P.T. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts*. 53 (8): 387-393.
153. _____.; PEARSE, P. J. 1984. Effects of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in field swards. *Journal of Agricultural Science*. 103: 201-211.

154. WOODWARD, S.J.R. 1998. Quantifying different causes of leaf and tiller death in grazed perennial ryegrass swards. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 41: 149-159.

10. ANEXOS

Anexo No. 1:



Anexo No. 2:

Potrero 46- Año 2002

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 1er año: 24 unidades P/ha y 104 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 19/04/02 y 22/08/02

Se comienza a tomar registros (instalación de jaulas) a partir del 07/05

Potrero 46- Año 2003

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 2do año: 40 unidades P/ha y 92 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 05/05/03 y 12/09/03

Potrero 46- Año 2004

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 3er año: 35 unidades P/ha y 106 unidades N/ha + 7 unidades de S/ha

Fechas de fertilización: 11/05/04 y 22/11/04

Potrero 46- Año 2005

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 4to año: 46 unidades P/ha y 96 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 02/05/05 y 08/09/05

Potrero 46- Año 2006

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 5to año: 40 unidades P/ha y 99 unidades N/ha + 5 unidades de S/ha

Fechas de fertilización: 25/05/06 y 10/10/06

Potrero 46- Año 2007

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 6to año: 30 unidades P/ha y 98 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 19/04/2007 y 28/08/2007

Potrero 46- Año 2008

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 7mo año: 25 unidades P/ha y 97 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 09/05/2008 y 02/09/2008

Potrero 46- Año 2009

CN fertilizado con nitrógeno y fósforo de 8vo año: 40 unidades P/ha y 103 unidades N/ha

Fechas de fertilización: 21/04/2009 y 17/08/2009

Rotativa el 28/04/09

Anexo No. 3:

Año 2009	Temp. min (°C)	Temp. media (°C)	Temp. mínima sobre césped	Precipitación (mm)
25-jun	0,6	8,0	-5,5	
26-jun	1,9	8,9	-3,0	
27-jun	3,3	11,3	-1,6	
28-jun	7,1	15,3	0,1	26,2
29-jun	13,0	10,8	10,3	
30-jun	7,0	12,4	2,4	
01-jul	4,4	11,5	-0,9	
02-jul	4,0	10,5	-2,0	
03-jul	3,0	11,8	-2,5	
04-jul	5,2	12,8	-1,2	
05-jul	5,4	13,4	-1,0	
06-jul	12	17,3	10,4	
07-jul	13,1	17,6	9,8	
08-jul	8,9	11,3	7,8	
09-jul	-0,8	6,1	s/dato	
10-jul	0,6	7,1	-4,2	
11-jul	4,0	8,3	-1,5	
12-jul	1,2	8,3	-4,0	
13-jul	6,2	11,9	3,0	
14-jul	0,0	6,5	-2,4	
15-jul	5,0	7,8	-1,0	
16-jul	1,0	6,8	-1,4	
17-jul	5,0	11,1	-0,2	
18-jul	4,3	11,0	-1,2	
19-jul	4,0	10,4	-1,5	
20-jul	4,8	12,2	1,2	
21-jul	12,0	15,1	11,5	27,8

22-jul	6,0	8,7	3,1
23-jul	-0,1	4,4	-0,1
24-jul	-2,6	4,4	-7,5
25-jul	-0,3	6,6	-6,5
26-jul	1,2	9,0	-5,0
27-jul	1,8	9,8	-5,0
28-jul	3,0	9,9	-3,5

Año 2009	Temp. min (°C)	Temp. media (°C)	Temp. mínima sobre césped	Precipitación (mm)
29-jul	0,0	7,0	-2,9	
30-jul	-0,3	7,2	-6,5	
31-jul	1,3	7,9	-2,0	
01-ago	2,6	8,7	0,2	
02-ago	2,0	8,8	0,0	
03-ago	3,8	10,7	-1,6	
04-ago	6,1	14,3	3,5	
05-ago	12,7	14,4	11,8	1,4
06-ago	6,5	12,5	5,5	

Anexo No. 4:

Régimen agroclimático de Heladas de EEFAS 1999-2008

Heladas meteorológicas

	1era helada	Ultima helada	No. heladas	Intensidad max.
1999	05-jun	04-oct	6	-1,1
2000	21-jun	28-ago	9	-2
2001	21-jun	28-jul	3	-1,6
2002	12-jun	02-set	11	-2,4
2003	11-jul	26-ago	4	-1,1
2004	13-jun	20-ago	16	-3,5
2005	19-jul	08-ago	3	-1,1
2006	30-jul	05-set	12	-3,1
2007	29-may	11-ago	12	-4,6
2008	15-abr	15-ago	3	-2,2

Heladas agrometeorológicas

	1era helada	Ultima helada	No. heladas	Intensidad max.
2000	02-jun	26-set	31	-5,4
2001	04-may	17-set	22	-6,4
2002	10-jun	07-set	26	-6,3
2003	14-abr	02-nov	45	-8
2004	20-abr	28-oct	43	-6,1
2005	04-abr	01-nov	66	-9,2
2006	16-abr	09-oct	62	-12,5
2007	27-abr	26-set	77	-14
2008	14-abr	30-jul	18	-5,8

Anexo No. 5:

Período	Potrero	No. animales			Carga promedio (animales/ha)
		fijos	volantes	total	
17-jun al	1	2	0	2	0,95
	2	2	0	2	1,07
15-jul	3	2	0	2	1,06
	4	2	0	2	0,92
15-jul al 07-ago	1	2	0	2	0,95
	2	2	0	2	1,07
	3	2	1	3	1,59
	4	2	1	3	1,38

Período	Potrero	Carga prom. (kg PV/ha)	kg de PV animales fijos	
			total	por ha
17-jun al	1	168,33	-1	-0,48
	2	193,18	7,5	4,01
15-jul	3	187,3	11	5,82
	4	161,93	-7	-3,21
15-jul al 07-ago	1	177,26	38,5	18,33
	2	207,35	45,5	24,33
	3	301,32	48,5	25,66
	4	239,79	41,5	19,04

GD prom. en fijos (kg/animal/d)	kg carne/ha (fijos+volantes)	produc. por nivel de N (kg de carne/ha)	kg de PV total		
			fijos	volantes	total
0,02	0,48	N0	353,5	0	353,5
0,13	4,01	7,13	361,25	0	361,25
0,20	5,82	N100	354	0	354
0,13	3,21	13,7	353	0	353
0,84	18,33	N0	372,25	0	372,25
0,99	24,33	30,57	387,75	0	387,75
1,05	38,49	N100	383,75	185,75	569,5
0,90	28,55	45,11	370,25	152,5	522,75

Anexo No. 6

Tratamiento sanitario y otros datos

20/01/09	Ivermectina 3,15 %. Vacunación contra queratoconjuntivitis. Se inicia suplementación con afrechillo de arroz al 0,3 % del peso vivo (fase de acostumbramiento)
09/02/09	Aplicación de prostaglandina 2 cc/animal (abortivo). Suplementación al 0,5 % del peso vivo
03/03/09	Vacunación contra fiebre aftosa
06/03/09	Finaliza la suplementación con afrechillo de arroz
	Se pasó una rotativa el 28/04/2009 con altura de corte de aprox. 10 cm
15/07/09	Ivermectina 3,15 % y Closantel 15,0 %