

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**RESPUESTA DE *Stipa Setígera* Presl. A LA FERTILIZACIÓN NP EN
CARACTERES MORFOGENÉTICOS Y ESTRUCTURALES EN EL
PERÍODO INVIERNO-PRIMAVERAL**

por

**Claudio HERNÁNDEZ ALPUIN
Verónica Carolina SALTO OROÑA
María Alejandra VULLIEZ DUTOUR**

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

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2017**

Tesis aprobada por:

Director: -----

Ing. Agr. Pablo Boggiano

Ing. Agr. Ramiro Zanonniani

Ing. Agr. David Silveira

Fecha: 18 de agosto de 2017

Autores: -----

Claudio Hernández Alpuin

Verónica Carolina Salto Oroña

María Alejandra Vulliez Dutour

AGRADECIMIENTOS

A nuestros familiares y amigos por brindarnos su apoyo incondicional y las herramientas necesarias para concretar nuestros objetivos.

Al Ing. Agr. Pablo Boggiano por su constante apoyo y orientación que fueron imprescindibles para la realización de este trabajo.

A la Ing. Agr. Mónica Cadenazzi y al Ing. Agr. Ramiro Zanonniani por responder en tiempo y forma todas nuestras consultas.

Al personal de la Facultad de Agronomía-EEMAC, quienes brindaron su colaboración durante todo el trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE.....	3
2.2 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA.....	4
2.2.1 <u>Características morfológicas</u>	5
2.2.1.1 Tasa de extensión foliar.....	6
2.2.1.2 Tasa de aparición de hojas.....	7
2.2.1.3 Vida media foliar.....	8
2.2.2 <u>Características estructurales</u>	8
2.2.2.1 Tamaño foliar.....	8
2.2.2.2 Densidad de macollos.....	9
2.2.2.3 Número de hojas vivas por macollo.....	9
2.2.3 <u>Índice de Área Foliar (IAF)</u>	10
2.2.3.1 Estructura de la pastura e intercepción de la luz.....	10
2.3 FACTORES DE MANEJO QUE AFECTAN LAS CARACTERÍSTICAS DE LA PASTURA.....	11
2.3.1 <u>Fertilización nitrogenada</u>	11
2.3.1.1 Nitrógeno en la planta.....	11
2.3.1.2 Efectos sobre las variables morfológicas.....	12
2.3.1.3 Efecto sobre las características estructurales.....	14
2.3.1.4 Efectos del nitrógeno en la producción y calidad del forraje.....	15
2.3.2 <u>Fertilización fosfatada</u>	17
2.3.3 <u>Interacción entre nitrógeno y fósforo</u>	18
2.3.4 <u>Efecto del pastoreo</u>	19
2.3.4.1 Efecto del pastoreo sobre variables morfológicas.....	19
2.3.4.2 Efecto del pastoreo sobre las características estructurales.....	21
2.3.4.3 Efecto de la frecuencia e intensidad de pastoreo.....	21
2.3.4.4 Respuesta a la defoliación.....	21
2.4 FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LAS CARACTERÍSTICAS DE LA PASTURA.....	22
2.4.1 <u>Efecto de la temperatura en las variables morfológicas</u>	22
2.4.1.1 Efecto sobre la tasa de aparición foliar.....	22

2.4.1.2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de elongación foliar.....	22
2.4.1.3 Efecto de la temperatura en la vida media foliar.....	23
2.4.2 Efecto de la radiación en la pastura.....	24
2.4.3 Efecto de la disponibilidad hídrica en la pastura.....	25
2.5 CONCEPTUALIZACIÓN.....	26
2.6 HIPÓTESIS.....	27
2.6.1 Hipótesis básica del estudio.....	27
2.6.2 Hipótesis asociadas.....	27
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	28
3.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES.....	28
3.1.1 <u>Ubicación</u>	28
3.1.2 <u>Suelos y caracterización climática</u>	28
3.1.3 <u>Vegetación</u>	28
3.1.4 <u>Antecedentes del área</u>	29
3.2 DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS.....	31
3.3 MARCADO Y MEDICIÓN DE MACOLLOS.....	32
3.4 ESTUDIO DEMOGRÁFICO Y PARTICIÓN DE LA MATERIA SECA.....	32
3.5 DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS..	33
3.5.1 <u>Tasa de elongación foliar</u>	33
3.5.2 <u>Tasa de aparición foliar</u>	33
3.5.3 <u>Vida media foliar y número de hojas vivas por macollo</u>	33
3.6 DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES.....	33
3.6.1 <u>Densidad de macollos</u>	33
3.6.2 <u>Peso de macollos</u>	34
3.7 DETERMINACIÓN DE OTRAS VARIABLES.....	34
3.7.1 <u>Tasa de senescencia foliar</u>	34
3.7.2 <u>Longitud foliar promedio</u>	34
3.7.3 <u>Tasa líquida</u>	34
3.7.4 <u>Tasa de defoliación</u>	34
3.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	35
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	36
4.1 ANÁLISIS CLIMÁTICO.....	36
4.1.1 <u>Evaluación histórica</u>	36
4.1.2 <u>Balance hídrico</u>	37
4.2 VARIABLES MORFOGENÉTICAS.....	37
4.2.1 <u>Tasa de elongación foliar</u>	37
4.2.1.1 Invierno.....	37
4.2.1.2 Primavera.....	38
4.2.2 <u>Tasa de aparición de hojas</u>	39

4.2.2.1 Invierno.....	39
4.2.2.2 Primavera.....	40
4.2.3 <u>Filocrón</u>	41
4.2.3.1 Invierno.....	41
4.2.3.2 Primavera.....	42
4.2.4 <u>Vida media foliar</u>	43
4.2.4.1 Invierno.....	43
4.2.4.2 Primavera.....	44
4.2.5 <u>Tasa de senescencia foliar</u>	45
4.2.5.1 Invierno.....	45
4.2.5.2 Primavera.....	46
4.3 <u>VARIABLES ESTRUCTURALES</u>	47
4.3.1 <u>Densidad de macollos, peso de macollos y rendimiento</u>	47
4.3.1.1 Variabilidad de la información.....	48
4.3.2 <u>Tamaño de hoja</u>	49
4.3.2.1 Invierno.....	49
4.3.2.2 Primavera.....	50
4.3.3 <u>Número de hojas</u>	51
4.3.3.1 Invierno.....	51
4.3.3.2 Primavera.....	51
4.4 <u>OTRAS VARIABLES ANALIZADAS</u>	52
4.4.1 <u>Tasa líquida y crecimiento diario</u>	52
4.4.2 <u>Lamina verde total por unidad de superficie</u>	53
4.4.3 <u>Relación parte aérea/raíz</u>	53
4.4.4 <u>Defoliación</u>	54
4.4.4.1 Invierno.....	54
4.5 <u>CONSIDERACIONES FINALES</u>	56
5. <u>CONCLUSIONES</u>	59
6. <u>RESUMEN</u>	60
7. <u>SUMMARY</u>	61
8. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	62
9. <u>ANEXOS</u>	72

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de elongación para invierno (cm/GD).....	38
2. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de elongación para primavera (cm/GD).....	39
3. Efecto de la fertilización sobre la TAF para invierno (número de hojas/GD).....	40
4. Efecto de la fertilización sobre la TAF para primavera (número de hojas/GD).....	41
5. Efecto de la fertilización para el filocrón en el invierno (GD).....	42
6. Efecto de la fertilización para el filocrón en la primavera (GD).....	43
7. Efecto de la fertilización en la vida media foliar para invierno (días).....	44
8. Efecto de la fertilización en la vida media foliar para primavera (días).....	45
9. Efecto de la fertilización en las variables de la tasa de senescencia para invierno (cm/GD).....	45
10. Efecto de la fertilización en las variables de la tasa de senescencia para primavera (cm/GD).....	46
11. Análisis estadístico de las principales variables estructurales para el período invierno-primavera.....	47
12. Efecto de la fertilización en el promedio de longitud de lámina para invierno (cm).....	50
13. Efecto de la fertilización en el promedio de longitud de lámina para primavera (cm)	50

14. Efecto de la fertilización sobre el número total de hojas durante el invierno (número).....	51
15. Efecto de la fertilización sobre el número total de hojas durante la primavera (número).....	51
16. Efecto de la fertilización sobre la tasa líquida TL (cm/GD) y el crecimiento diario CD (kgMS/ha/día) en el período de evaluación.....	52
17. Efecto de la fertilización sobre lámina verde total / unidad de superficie durante invierno-primavera (metros lineales de hoja / m ²).....	53
18. Efecto de la fertilización sobre la relación parte aérea/raíz para invierno y primavera.....	53
19. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de defoliación para invierno.....	54
20. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de defoliación para primavera.....	55
21. Efecto de la fertilización sobre la relación lámina/vaina para invierno y primavera.....	56

Figura No.

1. Relaciones entre características morfológicas de las plantas y variables estructurales.....	5
2. Detalle por bloque del manejo experimental.....	30
3. Imagen satelital del área experimental potrero 18, indicando los 4 bloques y los correspondientes tratamientos.....	31
4. Temperatura y precipitaciones promedio (2002-2014) y del año en estudio (2015) para Paysandú.....	36
5. Precipitaciones y deficiencias hídricas para el año 2015.....	37

6. Número de macollos por superficie por transectas según dosis de fertilizante.....	48
7. Peso de macollos por transectas según dosis de fertilizante.....	49

1. INTRODUCCIÓN

Las pasturas naturales en el Uruguay constituyen la principal fuente de alimentos en los establecimientos ganaderos, y la única en la gran mayoría de ellos. Según MGAP. DIEA (2011), cubren aproximadamente el 68,5% de la superficie destinada a la explotación agropecuaria, representando 11.201.212 de hectáreas.

La estacionalidad de la producción del campo natural es una característica muy marcada. A pesar de que los momentos críticos de carencia de forraje varían con cada tipo de suelo y el ciclo de las especies que en ellos habitan, el invierno es la época más limitante de las producciones animales en todo el país, debido a las bajas temperaturas que retardan el crecimiento de las pasturas y al sobrepastoreo ejercido por los animales sobre las especies invernales más productivas, que sufren irremediamente una defoliación extenuante en plena crisis invernal. Esta situación se ve agravada debido a los gastos altos de energía de los animales, causados no solo por las condiciones climáticas desfavorables (temporales), sino también por los requerimientos nutritivos mayores, al coincidir dicha época, con los procesos fisiológicos de gestación y lactación.

Si bien en Uruguay podrían prosperar igualmente especies estivales e invernales, las características de crecimiento y el manejo a que son expuestas las diferentes especies, han llevado en la mayoría de los suelos a un neto predominio de las especies de ciclo estival. Esto se debería fundamentalmente al sobrepastoreo ejercido por los animales sobre las especies invernales más productivas. Por el contrario, las especies estivales escapan a dicho efecto nocivo ya que normalmente presentan un rebrote atrasado en primavera y su primer crecimiento se produce en un ambiente muy favorable, en momentos de exceso de forraje. La abundancia de especies tipo C4 (estivales) en las pasturas del país sería provocada por la razón de que estas plantas usan más eficientemente el nitrógeno y el agua que las especies del tipo C3 (invernales) y en consecuencia poseen una mayor adaptación a suelos de baja fertilidad y sequía. El hecho de que los suelos más fértiles y profundos son los que ofrecen una distribución estacional más equilibrada, con una entrega invernal de forraje relativamente superior a la de los suelos pobres, confirma este comportamiento (Carámbula, 1991).

Los mejores pastos invernales, en general se relacionan positivamente con el contenido de arcilla, la CIC y el contenido de calcio; y en menor grado con el pH del horizonte A, el contenido de materia orgánica y la relación magnesio/potasio.

El sobrepastoreo ejercido por los animales sobre las especies invernales más productivas, es uno de los efectos que conduce a pasturas predominantemente primavero-estivo-otoñales con una menor producción en invierno, debido a la disminución y posible desaparición de especies de ciclo invernal productivas, muy apetecidas y perseguidas por el ganado, tales como: *Bromus auleticus*, *Bromus catharticus*, *Poa lanigera*, y *Stipa setígera*.

La presión de selección por pastoreo sobre especies invernales es mayor en pasturas estivales, donde la libre elección de los animales determinará mayor consumo durante el invierno de las pocas especies que mantienen crecimiento. La especie o variedad que más desarrollo tenga durante esa época del año, será la más comida, lo que puede redundar en su decrecimiento o desaparición. El desarrollo vegetativo de las especies cespitosas es más reducido y periférico, estando obligadas a colonizar espacios vacíos solamente por vía reproductiva. Por su hábito erecto una vez pastoreadas, quedan prácticamente sin área foliar rebrotando casi exclusivamente a partir de las reservas acumuladas en las bases de los macollos y raíces. Una periódica remoción de las reservas asociada a pastoreos prematuros, sin lapsos de tiempo suficientes para su almacenamiento tiende a enlentecer los rebrotes, a reducir la tasa de crecimiento foliar y finalmente la persistencia. En pastoreos intensos y prolongados, como pueden ser los continuos con cargas altas pueden provocar la desaparición de especies cespitosas de alta producción invernal, dando lugar a la ocupación de estos nichos por especies rastreras fundamentalmente estivales o por gramíneas anuales. Por el contrario la abundancia de cespitosas aumenta con pastoreos aliviados, que se manejan en forma permanente con mayor disponibilidad de forraje, como en las llamadas “invernadas” sin ovejas, en potreros “aliviados” o en grandes potreros con importantes áreas sub pastoreadas (Milot et al., 1987).

La disponibilidad de formas asimilables de nitrógeno en el suelo es uno de los factores que más limita el crecimiento de gramíneas forrajeras en regiones templado húmedas, situación que se constata por respuestas positivas generalizadas del crecimiento de forraje de pasturas y pastizales al agregado de fertilizantes nitrogenados. El aumento de la oferta de nitrógeno mediante el uso de fertilizante se expresará a través de los componentes del crecimiento y en las estructuras de las cubiertas vegetales. Aumentará la tasa de expansión del área foliar y por consiguiente la proporción de radiación incidente interceptada por el cultivo, lo que se traducirá en incrementos en el crecimiento y la acumulación de forraje (Mazzanti, 1997).

En cuanto a los efectos del nitrógeno en la producción de gramíneas se ha demostrado que es posible elevar la producción de materia seca y alcanzar niveles imposibles de lograr con ningún otro manejo. También se ha demostrado que, si bien por cada incremento en la dosis de nitrógeno se produce un aumento en la producción de materia seca, el mismo es porcentualmente menor a medida que la dosis se eleva; hasta que por encima de 500 kg/ha de nitrógeno, los aumentos alcanzan un nivel máximo y se estabilizan (Ramage et al., citados por Carámbula, 1977).

El objetivo de este trabajo, es evaluar la respuesta morfogenética de la *Stipa setigera* Presl., frente a diferentes dosis de fertilización NP en el período invierno-primavera, bajo condiciones de pastoreo rotativo.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Su nombre científico es *Stipa setigera* Presl; es originaria de América del Sur y tiene un patrón de distribución amplia, que abarca desde el sur de Argentina a Colombia, asociada a la región andina. Esta distribución se aproxima a la distribución del género de *Stipa* en América del Sur (Longhi-Wagner et al., 1998). Es muy frecuente en los campos, pero florece poco en los potreros recargados de ganados (Rosengurtt, 1946).

Tiene un hábito de vida perenne, ciclo productivo invernal, tipo vegetativo cespitoso y en cuanto al tipo productivo es un pasto tierno a fino (Rosengurtt, 1979). Florece desde octubre y sazona desde fines de noviembre hasta principios de enero (Rosengurtt, 1970). Esta especie es conocida por su fruto (flechilla) provisto de un apéndice punzante o callus, que favorece su diseminación (Izaguirre, 1992).

Hay formas glabrescentes y casi lisas, que pueden considerarse tiernas, mientras que otras, densamente vellosas y ásperas pueden considerarse ordinarias; por lo general es una especie muy comida. Es la gramínea perenne invernal del tapiz más abundante, después de los *Piptochaetium* (Rosengurtt, 1946).

Muestra alta resistencia a los factores climáticos y desaparece sólo con pastoreos de exagerada intensidad. Se destaca esta especie por sus hojas largas y anchas. Se mantienen tiernas hasta la antesis, siendo muy comido por los vacunos y lanares hasta la aparición de las panojas, lo que determina que la floración sea poco abundante en los potreros a causa del corte que realizan los animales. Se observa que las plantas de esta especie son menos consumidas al madurar sus frutos (Rosengurtt 1946, Boggiano 1990). Resulta muy útil en las condiciones actuales de regeneración campestre, y el daño que realizan las flechillas es muy reducido por el castigo que los animales infligen en las plantas (Rosengurtt, 1946).

La germinación es tardía (24 días post siembra) y de manera escalonada, demorando en nacer 3 semanas aproximadamente. El crecimiento inicial es brevemente débil y toma vigor desde mediados de invierno (Rosengurtt 1946, Boggiano 1990).

Presenta una buena capacidad de resiembra cuando se permite que semille. May et al. (1990), demostraron en un estudio en comparación con otras gramíneas invernales, que fue la especie que más se resembró, diseminándose por toda el área, donde se encontraron plantas de *Stipa setigera* en el 60% de las parcelas estudiadas.

Su calidad y persistencia mejoran con cortes aliviados (Boggiano, 1990). Pastoreos controlados y fertilización nitrogenada pueden aumentar su macollaje y oferta forrajera (García et al., 2005).

Las espiguillas cleistógenas de las axilas inferiores sazonan a fines de octubre y

principios de noviembre, las de la hoja superior maduran después que la panoja primaria, la cual también tiene flores cleistógamas (Rosengurtt, 1970).

Presenta el pico de producción en el segundo año y en los años siguientes la producción decrece de forma gradual. Mantiene las densidades alcanzadas a mediados del segundo año hasta comienzos del quinto año (Boggiano, 1990).

2.2 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y pérdida de forraje ocurren en forma simultánea, como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia (Hodgson et al., 1981). Por ello, la cuantificación de los procesos de aparición, expansión y senescencia foliar a nivel de macollos de gramíneas (morfogénesis), brinda información básica para comprender la dinámica de la producción y pérdida de forraje (Pirez, 2012).

La producción de tejidos foliares se puede analizar como el resultado de dos procesos interactivos: la producción de asimilados por plantas individuales resultantes de la interceptación de la luz y de la fotosíntesis de hojas y el uso de asimilados por meristemas foliares para la producción de nuevas células en crecimiento y expansión del área foliar (Agnusdei y Lemaire, 1999).

Particularmente las gramíneas muestran un sincronismo entre la aparición de una hoja nueva y el comienzo de la senescencia de la hoja más vieja, lo cual explica que la velocidad de producción de órganos foliares esté en relación directa con el crecimiento neto de la cubierta vegetal (Thomas y Stoddart, 1986).

La producción de tejido foliar es un proceso continuo, el cual es regulado por variables ambientales y por las características estructurales de la pastura. A medida que el tejido se acumula en las plantas, está expuesto a envejecer y a la senescencia, la cual conduce a la acumulación de restos secos y a la descomposición en el suelo (Parsons, 1994).

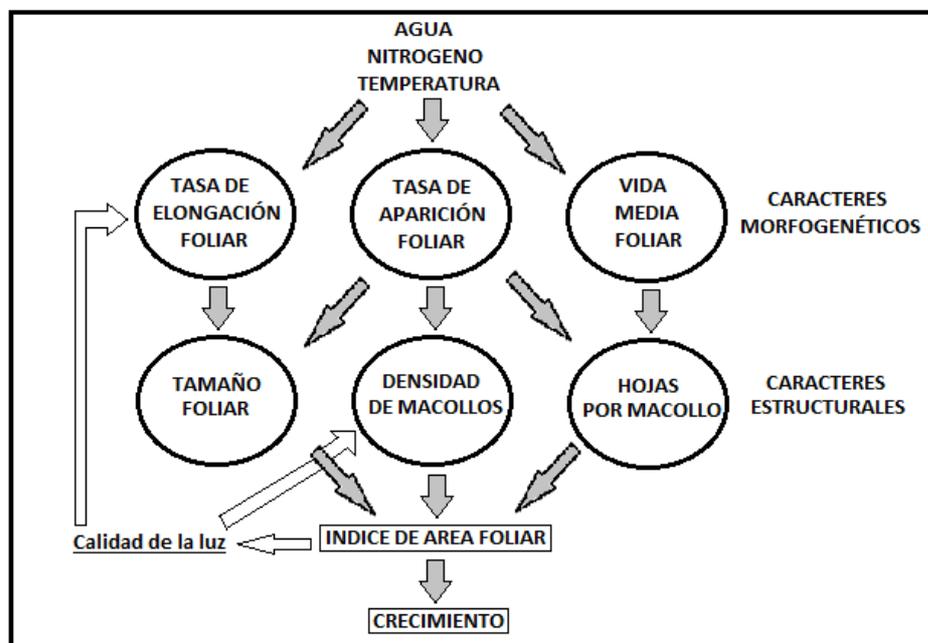


Figura 1. Relaciones entre características morfológicas de las plantas y variables estructurales (Fuente: Chapman y Lemaire 1993, Cruz y Boval 1999).

El esquema conceptual presentado en la figura anterior permite establecer en primera instancia, las variables bajo control genético (morfológicas) y su relación con la estructura de la pastura. En este sentido, puede observarse el rol central de la tasa de aparición de hojas, la cual controla en mayor o menor medida todas las variables estructurales. Además puede observarse que las variables morfológicas se encuentran bajo la influencia de factores ambientales controlables como ser nutrientes, agua, etc y no controlables como la temperatura. Ello determina una incidencia indirecta de los mismos sobre la estructura de las pasturas, y por ende, sobre la expansión del área foliar.

Para comprender el proceso de desarrollo de una planta, se deben conocer las condiciones que regulan el funcionamiento de los tejidos meristemáticos. Los vegetales presentan formas o hábitos de crecimiento diferentes de acuerdo a su genotipo. La morfogénesis se define como la dinámica de generación y expansión de órganos en el espacio (Chapman y Lemaire, 1993). Esta puede ser analizada como la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), su tasa de expansión (crecimiento), y su tasa de senescencia y descomposición.

2.2.1 Características morfológicas

La morfogénesis de las plantas puede definirse como la dinámica de generación y expansión de la planta en el espacio. Incluye la tasa de aparición de nuevos órganos, su

velocidad de expansión y su tasa de senescencia y descomposición (Chapman y Lemaire, 1996). Los flujos de tejidos foliares en el nivel individual de cada macollo se comprenden mejor considerando el eje principal, produciendo secuencialmente una cadena de fitómeros, cada uno de los cuales sigue una serie preprogramada de etapas de desarrollo desde el primordio hasta el órgano maduro y finalmente la senescencia (Chapman y Lemaire, 1996).

Las variables morfogenéticas en un macollo de gramínea se relacionan a los siguientes procesos: la tasa de aparición de hojas, tasa de elongación de hojas y la vida media foliar. Éstas, son las variables que determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo (Davies, 1988).

Dichas características están determinadas genéticamente, pero son influenciadas por variables ambientales como temperatura, suministro de nutrientes y agua (Chapman y Lemaire, 1996). Los únicos factores del medio que no pueden ser modificados (en escala agronómica), son la radiación y la temperatura; todos los demás factores, como nutrientes, agua, etc., es probable que sean manipulados a través de prácticas agronómicas (Nabinger, 1998).

El producto de dichos cambios, determina las características estructurales de las pasturas: número de hojas vivas por individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas. A su vez, estas últimas características definen el índice de área foliar de las pasturas y con ello la capacidad de capturar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento (Figura 1).

El entendimiento de las características morfogenéticas 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).

2.2.1.1 Tasa de extensión foliar

La tasa de elongación foliar hace referencia al incremento en longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo o de suma térmica. La elongación foliar es la principal expresión del crecimiento de una hoja. El ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud (Colabelli et al., 1998a).

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 distinguen tres zonas: multiplicación celular, alargamiento y 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, 1994).

La tasa de elongación foliar varía de acuerdo al genotipo, nivel de inserción de la hoja, disponibilidad de agua, temperatura, estación del año y nutrición mineral. La tasa de aparición de las hojas tiene una influencia mayor sobre el peso de la planta por asociación estrecha con el macollaje. Las tasas de aparición y elongación foliar están negativamente correlacionadas (Gomide, 1997).

La elongación que alcanza una hoja puede ser derivada directamente de la tasa de elongación foliar y la duración del período de elongación. Este último es proporcional al filocrón o intervalo de aparición de dos hojas sucesivas (Agnusdei y Lemaire, 1999).

A medida que la hoja se va haciendo visible se inician en su punta los procesos de fotosíntesis y transpiración. Las hojas comienzan a independizarse y producir sus propios metabolitos. De esta manera, la punta de la hoja está formada por los tejidos más maduros de la misma y en consecuencia, es la parte que presenta siempre los primeros síntomas normales de vejez y la mayor susceptibilidad a factores extremos (Carámbula, 2002).

2.2.1.2 Tasa de aparición de hojas

La tasa en la cual las nuevas hojas son producidas en un macollo en un determinado período de tiempo (expresada en número de hojas por día), es denominada tasa de aparición foliar (TAF); la misma es inversa al filocrón. A nivel de meristema, el tiempo transcurrido entre la iniciación de dos primordios de hojas sucesivas es llamado plastocrón. A nivel de macollo el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas es llamado filocrón (Agnusdei y Lemaire, 1999).

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

El filocrón es calculado usando 0°C como temperatura base (Agnusdei y Lemaire, 1999). En especies de gramíneas C3 es función del genotipo, nivel de inserción de la hoja y está condicionado por factores ambientales tales como la luz, temperatura, humedad del suelo, nutrientes y la intensidad de la defoliación (Gomide, 1997).

La tasa de aparición de hojas constituye un parámetro de gran importancia puesto que al influir directamente sobre el peso del macollo, lo hace también sobre la tasa de macollaje (Carámbula, 2002).

También juega un rol fundamental por su influencia directa sobre cada una de las características estructurales de la pastura. En este sentido, las especies con alta tasa de aparición de hojas tenderán a producir un alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos pequeños, generando una densa y corta estructura de la

pastura. Inversamente, las especies con baja tasa de aparición de hojas tenderán a producir hojas largas por macollo con una baja densidad de macollos grandes, llegando a una alta estructura de la pastura (Agnusdei y Lemaire, 1999).

Durante el desarrollo de una pastura se pueden observar cuatro tipos de hojas: en senescencia, completamente expandidas, emergentes y las que aún no han emergido, insertas en el pseudotallo (Gomide, 1997). Para el caso de las hojas emergentes o elongando (hojas nuevas) una vez que la lígula queda expuesta a la luz, toda la hoja deja de crecer, muy probablemente debido a que la zona de crecimiento intercalar comienza a recibir un tipo de radiación diferente, denominándose adulta a ésta hoja (Carámbula, 2002). Luego se inician los procesos de senescencia, que varían en intensidad de acuerdo a las estaciones del año y los factores ambientales (Gomide, 1997).

2.2.1.3 Vida media foliar

La vida media foliar mide el período de tiempo durante el cual, luego de una completa defoliación, se acumula tejido foliar verde en macollos adultos sin pérdidas por senescencia (Agnusdei y Lemaire, 1999). Después comienza la acumulación de tejidos de hoja muerta, haciendo coincidir la acumulación de nuevo material foliar y conduciendo a un equilibrio entre la aparición y desaparición de los tejidos foliares en un macollo individual.

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

2.2.2 Características estructurales

La combinación de las tres variables morfogenéticas analizadas anteriormente (tasa de aparición foliar, tasa de elongación foliar y vida media foliar), determinan las características estructurales de una pastura como tamaño foliar, densidad de macollos y número máximo de hojas verdes por macollo (Chapman y Lemaire, 1993).

2.2.2.1 Tamaño foliar

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

2.2.2.2 Densidad de macollos

La densidad de macollos está parcialmente relacionada con la tasa de aparición foliar, la cual 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 competición por luz (Lemaire y Chapman, 1996).

En las gramíneas, la iniciación floral indica no solo la finalización del período útil del punto de crecimiento como productor de hojas para transformarse en una inflorescencia, sino que marca la iniciación de un periodo llamado dominancia apical. Durante la primavera, la inflorescencia en desarrollo ejerce un efecto depresivo sobre el proceso de macollaje al inhibir la aparición de nuevas macollas (Carámbula, 1977).

2.2.2.3 Número de hojas vivas por macollo

Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas por macollo y llegado a ese número por cada hoja que se produce muere la hoja más vieja (Davies, 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. 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).

La combinación de estas tres características estructurales determina el índice de área foliar de la pastura, el cual es el principal factor que influye en la intercepción de la

luz y por medio de esto en la dinámica de rebrote de la canopia. Otras características, tales como proporción de lámina/pseudotallo o densidad de las hojas tienen poca influencia sobre el IAF, pero son importantes en el manejo del lugar del pastoreo y las interacciones planta-animal. Por otro lado cambiando la calidad de la luz dentro del forraje, el IAF puede modificar algunas variables morfológicas como la tasa de elongación foliar y el número de macollos; a causa de esto pueden variar algunas características estructurales de la pastura como la densidad y el tamaño del macollo (Deregibus et al., 1983).

2.2.3 Índice de Área Foliar (IAF)

El término índice de área foliar se refiere a la relación existente entre el área de hojas y el área de suelo cubierto por las mismas (Watson, citado por Carámbula, 2002) y precisamente expresa la densidad de hojas de una pastura determinada. A medida que el IAF aumenta, crece la intercepción de luz por parte de las hojas, hasta un valor crítico llamado IAF óptimo, en que el proceso de fotosíntesis y la producción de forraje verde son máximas debido a que la cantidad de follaje es suficiente como para prevenir pérdidas de energía, aunque muchas de las hojas basales cerca del suelo se vuelvan parásitas.

Cuando la pastura alcanza el IAF óptimo, el crecimiento es máximo, para posteriormente decrecer progresivamente hasta que al final es nulo.

2.2.3.1 Estructura de la pastura e intercepción de la luz

A pesar de que el IAF constituye el área foliar disponible para la intercepción de luz y absorción de anhídrido carbónico, las diferencias existentes entre las especies y cultivares forrajeros, podrían estar más estrechamente relacionadas con la forma de intercepción de luz que con el área foliar en sí. Dependiendo entonces no solo de las condiciones ambientales, sino también del hábito de crecimiento, de la forma y orientación de sus hojas, del ángulo de incidencia de luz, así como de la transmisión de la luz a través de su trama de vegetación. Mientras que la intensidad de la luz incidente depende de la ubicación geográfica, la estación del año, y las fluctuaciones diarias. En las gramíneas erectas la transmisión de luz es mayor debido a la falta de continuidad de la trama de hojas, las que a su vez se presentan en distintos ángulos. Ambos caracteres llevan a que la luz penetre en la trama de la vegetación, presentándose progresivamente más difusa desde el nivel superior hacia el nivel del suelo. Es por esto, que la estructura de la canopia tiene gran importancia sobre la eficiencia fotosintética de la pastura (Williams, citado por Carámbula, 2007). Se ha determinado que la estructura de una pastura en estado vegetativo es menos eficiente para utilizar luz que cuando está en estado reproductivo, que las hojas jóvenes son más eficientes que las viejas y que las hojas formadas con más luz son más eficientes que las formadas a la sombra (Carámbula, 2007).

El rol de la calidad de la luz, más precisamente de la calidad del rojo/rojo lejano sobre el macollaje ha sido estudiado por Deregibus (1983). Según este autor, las plantas perciben cambios en la calidad de la luz en el ambiente que las rodean y responden limitando la emergencia de nuevos macollos a medida que la pastura es más alta a un determinado IAF.

2.3 FACTORES DE MANEJO QUE AFECTAN LAS CARACTERÍSTICAS DE LA PASTURA

2.3.1 Fertilización nitrogenada

2.3.1.1 Nitrógeno en la planta

La función principal del nitrógeno (N) 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). En términos generales, para la mayoría de los países se puede afirmar que el nitrógeno es el nutriente más limitante para el crecimiento de las plantas (Morón, 1994).

Las dos entradas de nitrógeno más significativas son la fijación biológica de nitrógeno (FBN) a través de las leguminosas y los fertilizantes nitrogenados. Las salidas de N del sistema son: la volatilización de $N-NH_3$ hacia la atmósfera, lixiviación de $N-NO_3$ a gases, erosión, productos animales (carne, leche, lana) y deyecciones animales fuera del área productiva como salas de ordeño, caminos, etc. (Morón, 1994).

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

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 nitrógeno a las zonas de activo crecimiento para la síntesis de nuevos tejidos (Tisdale y Nelson, 1970). Esta removilización de 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 cuanto a 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 alcanzan menor expansión foliar y crecimiento aéreo en comparación con cultivos no limitados

(Colabelli et al., 1998a).

2.3.1.2 Efectos sobre las variables morfológicas

Dentro de ciertos márgenes de temperaturas invernales y en condiciones no limitantes de otros nutrientes (fósforo principalmente) y de humedad, la fertilización nitrogenada incrementa la tasa de elongación foliar, la tasa de aparición de hoja y de macollos de gramíneas forrajeras bajo sistemas de corte o pastoreo (Wilman y Wright 1983, Anslow 1996, Whitehead, citado por Mazzanti 1997).

Los componentes del crecimiento señalados definen la tasa de expansión del área foliar de las pasturas, que es la variable estructural de mayor relevancia en la determinación de la cantidad de radiación interceptada y del carbono fijado que se destina a las funciones de síntesis de tejido vegetal (Whitehead, citado por Mazzanti, 1997).

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 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). 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 con la tasa de elongación celular (Gastal y Lemaire, 2002).

La disponibilidad de nitrógeno tiene un pronunciado efecto en la TEF, pudiendo resultar en valores tres a cuatro veces menores cuando hay deficiencia severa de este nutriente comparado con un nivel no limitante. Este efecto depende de la acumulación de este nutriente en la zona de elongación de la hoja, más específicamente en la división celular (Gastal et al., 1992).

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

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 incrementan 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).

Efecto sobre la vida media foliar

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 se reduce levemente con deficiencia de nitrógeno (Davies 1979, Gastal y Lemaire 1988) y es afectada por la temperatura de similar manera que la senescencia y la tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

2.3.1.3 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).

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 aumento en el largo de la vaina en que las hojas nuevas aparecen. El largo de las mismas 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

El efecto de la nutrición nitrogenada en la densidad de macollos depende del IAF de la pastura. A bajos niveles de IAF el nitrógeno tiene un efecto positivo a través de la tasa de aparición de macollos mediante la maximización del llenado de sitios de crecimiento, efecto que no persiste al incrementarse el IAF, llevando a altos niveles de extinción de luz con cambios asociados en la calidad de luz, lo que inhibe el desarrollo de las yemas axilares en nuevos macollos. Períodos prolongados de sombreado llevan también a la muerte de los macollos más pequeños y jóvenes llevando a una reducción de la densidad de los macollos (Lemaire, 1997).

Los incrementos observados en la tasa de aparición de macollos en respuesta a la fertilización nitrogenada pueden ser parcialmente explicados por un efecto directo del nitrógeno sobre la activación de meristemas potencialmente productores de nuevos individuos (Whitehead, 1995). Sin embargo también cabe considerar un efecto indirecto, consecuencia del incremento de la tasa de aparición de hojas (Lattanzi et al., citados por Mazzanti et al., 1997), lo cual implica la generación de un mayor número de sitios potencialmente productores de macollos para los cultivos no carenciados de nitrógeno (Mazzanti et al., 1997).

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 está 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).

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). Periodos 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 se encuentra la respuesta máxima de macollaje.

Efecto en el número de hojas vivas por macollo

La fertilización nitrogenada tiene poco efecto en la tasa de producción de hojas por macollo (Wilman y Wright, 1983).

El número de hojas vivas por macollo se incrementa 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).

La fertilización nitrogenada, a través de sus efectos sobre la morfogénesis, modifica el conjunto de variables que caracterizan la estructura de las pasturas (Chapman y Lemaire, citados por Mazzanti et al., 1997). Las variables que se modifican son tamaño final de hojas (largo y ancho medio de la lámina), largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos (Mazzanti et al., 1997).

2.3.1.4 Efectos del nitrógeno en la producción y calidad del forraje

La producción de forraje en la mayoría de los ecosistemas de praderas está limitada por la deficiencia de N (Chapin et al., citados por Bemhaja, 1994) y puede ser

aumentada por encima del 50 % cuando la misma es corregida.

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 contribución de especies, distribución a lo largo del año y producción de forraje.

En un trabajo conducido por Rodríguez Palma y Rodríguez (2010) 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 Árboles, 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 del 29% en gramíneas estivales, 45% en malezas de campo sucio y 38% en malezas menores y leguminosas.

Ayala y Carámbula (1994) 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). La fertilización nitrogenada estacional promovió incrementos importantes en la producción anual del campo natural. Este efecto se ve ampliamente incrementado cuando dicho agregado se hace conjuntamente con fósforo y potasio. El uso de nitrógeno magnificó la estacionalidad del campo natural siendo mayor el crecimiento de forraje en primavera y verano.

Estos autores también concluyeron que el agregado de nitrógeno provocó cambios en la frecuencia de especies del campo natural, estimulando principalmente las gramíneas anuales. Se debe destacar que este comportamiento ha sido alcanzado únicamente en verano (Ayala y Carámbula, 1994).

Diversos autores han estudiado la fertilización de campo natural con N y P. Los resultados muestran que la aplicación de N tiende a mejorar la producción y calidad especialmente de las gramíneas (Ayala et al., citados por Berretta et al., 1998). El agregado de N y P conjuntamente es más eficiente que la aplicación de ambos elementos por separado (Stoddart et al., citados por Berretta et al., 1998).

Berretta et al. (1998) en suelos de la Unidad Queguay Chico, evaluaron la fertilización con N y P en otoño e invierno y como resultado todos los tratamientos fertilizados presentaron 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, de pastos tiernos y finos y una disminución de pastos ordinarios, esto está

asociado al momento de aplicación del fertilizante (Berretta et al., 1998).

Los trabajos reiteran el mayor crecimiento de forraje en campos fertilizados y además una mayor contribución de especies de mejor calidad y de gramíneas invernales, en campos donde están presentes, con fertilizaciones de otoño-invierno. El aumento del contenido de N y P en las plantas mejora la calidad del forraje. Estos cambios positivos en la calidad incrementan la apetecibilidad de las especies, por lo tanto debe fertilizarse todo el potrero para que los animales lo pastoreen uniformemente (Berretta et al., 1998).

La fertilización del campo natural permite incrementar la producción y calidad de vegetaciones sobre suelos cuya profundidad no es adecuada para el desarrollo de especies forrajeras más productivas adaptadas a ellos. El manejo del área fertilizada debe ser cuidadoso para permitir la floración de las plantas nativas, aunque no requiere los períodos sin pastoreo para el establecimiento de las especies introducidas y de cierre o de carga muy reducida para la floración y semillazón de estas (Berretta et al., 1998).

2.3.2 Fertilización fosfatada

El fósforo es uno de los nutrientes principales para las plantas, siendo necesario su adecuado suministro por parte de los suelos para condiciones no limitantes del crecimiento vegetal. Los suelos del Uruguay presentan niveles de suministro de fósforo naturalmente insuficientes para el normal desarrollo de la mayoría de los cultivos y pasturas sembradas, por lo cual es necesario su agregado a través de los fertilizantes fosforados. A nivel productivo, se presenta como el primer limitante desde el punto de vista nutricional para la instalación y persistencia de pasturas con leguminosas (Hernández y Zamalvide, 1998).

La respuesta del campo natural al agregado de fósforo depende fundamentalmente del porcentaje de leguminosas que exista en el suelo (Castells, 1974). La concentración de fósforo en las pasturas depende de muchos factores, entre ellos del estado fisiológico de la planta, presentando mayores concentraciones en plantas jóvenes y parte de la planta considerada, es decir mayores concentraciones en los tejidos en crecimiento (Del Pino y Hernández, 2002).

Las especies de las pasturas naturales de nuestro país están adaptadas a suelos pobres en fósforo. Hernández¹, encontró que el contenido de ese nutriente en la parte aérea de pasturas naturales varía en el rango de 0,8 a 1,5g kg⁻¹ de fósforo para 10 suelos del Uruguay. Se han observado también variaciones estacionales relacionadas a ciclos fisiológicos de las diferentes especies, encontrándose frecuentemente menores

¹ Hernández, J. 2002. Ciclaje de fósforo por animales bajo pastoreo en campo natural y mejoramientos con leguminosas sobre suelos de Basalto (sin publicar).

contenidos de fósforo en las pasturas durante el verano. El aporte de fósforo para el mejoramiento de pasturas con inclusión de leguminosas debe hacerse exclusivamente por fertilización, siendo la abundancia de este elemento imprescindible para el desarrollo de las leguminosas que están en desventaja con respecto a las gramíneas, para absorber fósforo del suelo debido a su menor desarrollo radicular (Del Pino y Hernández, 2002).

El fósforo agregado a los suelos a través de los fertilizantes reacciona rápidamente con diferentes constituyentes del suelo, formando compuestos de muy baja solubilidad con cationes como hierro, aluminio y calcio (Sample et al., citados por Hernández y Zamalvide, 1998). Estos procesos determinan una pérdida de la asimilabilidad para las plantas del fósforo agregado en función del tiempo. La intensidad de dichos procesos presenta variaciones entre suelos, lo cual determina diferencias en su capacidad de retención y en la eficiencia de utilización por la planta del fósforo agregado. De aquí la importancia de caracterizar la intensidad de dichos procesos en diferentes suelos y de identificar características de los suelos asociados con ellos (Hernández y Zamalvide, 1998).

Respecto a la disponibilidad de fósforo, se encontró que períodos cortos de anaerobiosis determinan cambios para las plantas. El retorno de las condiciones de oxidación del suelo luego del período de anegamiento, determinó una disminución de los niveles de fósforo asimilable, por retención de este nutriente en superficies de óxidos de hierro recientemente precipitados. Como consecuencia de este aumento en el grado de retención de fósforo, su absorción por parte de la planta fue menor (Ferrando et al., 2002).

2.3.3 Interacción entre nitrógeno y fósforo

Existe una marcada variación estacional en la producción de forraje del campo natural sin el agregado de fertilizantes (Castells, 1974).

Bottaro y Zavala (1973), analizan esta interacción para cuatro localidades del país: Litosol sobre Basalto, Pradera Negra sobre Basalto, Pradera Arenosa sobre Cretáceo y Pradera Parda sobre Fray Bentos. Se llega a la conclusión que todas ellas mostraron una respuesta anual significativa al agregado de nitrógeno y fósforo, obteniéndose mayores respuestas en el Litosol sobre Basalto y la Pradera Arenosa sobre Cretáceo (suelos de menos nivel inicial de fertilidad).

Una interacción positiva y altamente significativa entre nitrógeno y fósforo fue encontrada en todas las estaciones salvo invierno, demostrando que existe respuesta al P en presencia de nitrógeno. La menor producción de invierno, se debe probablemente a factores de limitación de crecimiento vegetal, el ciclo en las especies, las bajas temperaturas y heladas; donde la fertilización del campo natural no produce un aumento de producción marcado (Bottaro y Zavala, 1973).

La magnitud de la respuesta observada parece depender de la capacidad de crecimiento de la pastura en el período considerado y tiende a ser mayor en los períodos de mayor crecimiento (Bottaro y Zavala, 1973).

Castells (1974), obtuvo resultados que afirman lo anterior y sostienen que los rendimientos de invierno fueron los de menor respuesta y la estación que dio los máximos rendimientos fue primavera para los tratamientos fertilizados.

2.3.4 Efecto del pastoreo

En praderas pastoreadas las plantas están sujetas a defoliaciones secuenciales cuya frecuencia e intensidad mayoritariamente depende del manejo del sistema de pastoreo. La fisiología de las plantas es afectada por el disturbio creado por cualquier evento de defoliación y la frecuencia a la cual se repite (Lemaire, 1997).

Se pueden distinguir dos tipos de respuesta a la defoliación a nivel de planta individual: una respuesta fisiológica vinculada a la reducción del suministro de carbono por planta como resultado de la pérdida de una parte de su área foliar fotosintética; y una respuesta morfológica como resultado de cambios en el patrón de asignación de carbono entre los diferentes órganos en crecimiento, hojas, macollos, raíces, que permite a la planta adaptar su morfología a futuros eventos de defoliación (Lemaire, 1997).

En cuanto al proceso de defoliación a nivel de la pastura, debe considerarse la remoción de tejido foliar de plantas vecinas, ya que induce modificaciones del ambiente físico de plantas individuales, como la intensidad lumínica, temperatura del aire y suelo, humedad, e interactúa con la respuesta de la planta a la remoción de sus propias hojas (Lemaire, 1997).

2.3.4.1 Efecto del pastoreo sobre variables morfogénicas

El pastoreo incide directamente sobre la morfogénesis de las especies integrantes de las comunidades vegetales. Esto dependerá básicamente de la especie animal y de la densidad de carga de la pastura. Las plantas individuales pueden percibir sus propias condiciones ambientales y adaptar su morfogénesis foliar a través de una respuesta plástica (Lemaire y Agnusdei, 1990). La plasticidad fenotípica permite a la planta responder y adaptarse rápidamente a cualquier cambio en el sistema de defoliación, demostrando su propia adaptación genotípica.

Efecto sobre la tasa de aparición de hojas

Los métodos de pastoreo también influyen las características morfogénicas ya que pastoreo continuo resulta en mayor tasa de aparición de hojas (Cauduro et al., 2006).

Por otra parte la tasa de aparición de hojas en pasturas mantenidas con bajo IAF

por defoliaciones frecuentes en pastoreo continuo, puede ser mayor con respecto a lo observado en pastoreo rotativo (Gottschall et al., 1998).

Efecto sobre la tasa de elongación foliar

Defoliaciones frecuentes y severas llevan a las plantas a desarrollar hojas con vainas más cortas cuyas lígulas están posicionadas justo debajo del nivel de corte y cuya lámina se vuelve más horizontal, llevando al tapiz a mantener material de hoja verde debajo del horizonte de pastoreo. Esta respuesta de las plantas es totalmente reversible, cuando cesa la defoliación, o por lo menos cuando se vuelve menos frecuente, el largo de las vainas de las sucesivas hojas aumenta gradualmente y alcanza su valor inicial, esto es acompañado por láminas más largas y más erectas (Lemaire, 1997).

La habilidad de las especies de modificar su largo de vaina en respuesta al régimen de defoliación resulta de gran importancia en determinar el rango de su respuesta plástica y su adaptación a regímenes variables de defoliación (Lemaire, 1997).

Diferentes intensidades de pastoreo determinan diferencias en tasas de elongación de hojas, así intensidades bajas resultan en mayor tasa de elongación y mejores características estructurales (Cauduro et al., 2006).

Efecto sobre la vida media foliar

Cuando el intervalo de defoliación es superior a la vida media foliar, una mayor proporción del material verde producido puede perderse por senescencia y la diferencia entre la producción primaria y la porción cosechable aumenta. Por esto el programa de manejo (frecuencia e intensidad de defoliación) interactúa con la morfogénesis y las características estructurales de la pastura para determinar la fracción cosechable de la misma (Chapman y Lemaire, 1993).

Los métodos de pastoreo también influyen las características morfológicas ya que pastoreo continuo resulta en mayor tiempo de vida de las hojas (Cauduro et al., 2006).

Para el caso de aquellas especies con similar número máximo de hojas vivas por macollo, la vida media de las hojas se relaciona en forma directa con el intervalo de desaparición de las mismas y por ende, la máxima acumulación de hojas vivas por macollo foliar sería alcanzada en un espacio temporal directamente proporcional a las diferencias en los filocronos. Si el número máximo de hojas entre dos especies es similar y si se realiza simultáneamente en ambas una defoliación total, el comienzo de la senescencia, o sea el punto que determina la máxima capacidad de acumulación de hojas vivas por macollo, será más tardío en aquella especie en que las hojas aparecen más lentamente (Agnusdei y Lemaire, 1999).

2.3.4.2 Efecto del pastoreo sobre las características estructurales

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., 1998a).

En un sistema bajo pastoreo, el aumento de la carga animal generará una disminución lineal en la senescencia como resultado del incremento en la probabilidad de defoliación de hojas individuales (Agnusdei y Lemaire, 1999). En este mismo sentido Wade et al., citados por Agnusdei y Lemaire (1999) demostraron que la probabilidad de defoliación de los macollos individuales en una pastura pastoreada, está directamente relacionada con la carga animal a través de una función lineal. O sea que, la proporción de macollos defoliados cada día aumenta proporcionalmente con el aumento de la carga animal.

2.3.4.3 Efecto de la frecuencia e intensidad de pastoreo

La defoliación por pastoreo es la forma más simple de reducir el área foliar lo cual a su vez afecta el nivel de reservas, el proceso de macollaje, la velocidad de aparición de hojas y el crecimiento de las raíces. En general cuanto más frecuente e intensa es la defoliación más se reduce la cantidad producida de forraje, pero más aumenta su valor nutritivo. Asimismo cuanto más severa es la defoliación más largo es el período de recuperación y más se favorecen las especies postradas sobre las erectas (Carámbula, 1997).

Si se mantienen las pasturas con una alta masa de forraje o índice de área foliar así fuera por defoliación menos severa y frecuente o por defoliación continua y menos severa, se afecta adversamente a largo término el desarrollo de la pastura y su utilización. Como consecuencia de esto disminuye la densidad de la pastura y la proporción de hoja verde desciende progresivamente (Hunt, Hunt y Broughman, Tainton, Korte et al., citados por Chapman y Lemaire, 1993).

2.3.4.4 Respuesta a la defoliación

Las diferencias inherentes entre especies o cultivos en rasgos distintivos morfogenéticos claves, tales como la tasa de aparición de hojas puede determinar las características de la pastura. Por otro lado la variación en el fenotipo expresado por genotipos simples en respuesta a la variación ambiental también influyen fuertemente en la estructura de la pastura. Este fenómeno es llamado plasticidad morfológica o fenotípica porque la planta o su forma se ven como “adaptable” o “plástica”; entre estados continuos (Chapman y Lemaire, 1993).

Las respuestas morfológicas le permiten a la planta adaptarse en su arquitectura a la defoliación, por lo tanto, la plasticidad de las plantas al régimen de la defoliación juega un rol central en la regulación de nuevos tejidos y el acceso de estas hojas al

pastoreo de los animales (Agnusdei y Lemaire, 1999).

2.4 FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LAS CARACTERÍSTICAS DE LA PASTURA

2.4.1 Efecto de la temperatura en las variables morfogénicas

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

2.4.1.1 Efecto sobre la tasa de aparición foliar

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).

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 (Agnusdei y Lemaire, 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).

2.4.1.2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de elongación foliar

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).

Las hojas producidas en situaciones de altas temperaturas se extienden más rápidamente, por un período 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).

El uso de asimilados por los meristemas es directamente determinado por la temperatura, la cual gobierna la tasa de división de la célula y la expansión y crea una demanda de carbono y nitrógeno para proveer de energía y material a la expansión del tejido. Cuando el suministro de asimilados es abundante como para superar la demanda de los meristemas, el crecimiento de la hoja puede alcanzar el potencial determinado por la temperatura y los asimilados excedentes pueden ser almacenados como reservas de carbohidratos (Angusdei y Lemaire, 1999).

2.4.1.3 Efecto de la temperatura en la vida media foliar

La senescencia y la vida media foliar son afectados por la temperatura, de igual manera que la tasa de aparición foliar, por esto mismo la vida media foliar permanece relativamente constante cuando es expresada en tiempo térmico y parece estar determinada genéticamente (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1997). 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 (Angusdei y Lemaire, 1999).

En general, las hojas producidas en situaciones de alta temperatura se extienden más rápidamente, por un período más corto de tiempo y tienen un tamaño final mayor que las hojas producidas en situaciones de baja temperatura. Éstas tienden a ser más largas en relación con su ancho, con menor espesor y tienen proporcionalmente más lámina con relación a su vaina (Holmes, citado por García Latasa et al., 2005).

Lemaire y Angusdei (1999) proponen un modelo que además de observaciones empíricas, muestra que la longitud final de la hoja tiende a decrecer desde otoño a invierno por estar relacionado a la tendencia de temperaturas decrecientes y registrándose incrementos progresivos con el aumento de la temperatura durante la primavera. En un período de temperaturas decrecientes como en otoño, la porción de tejidos de hojas que senesce es mayor que la que se está produciendo actualmente, esto conduce a un balance negativo entre el crecimiento y senescencia. Por el contrario, durante un período de temperaturas en aumento, como en primavera se obtiene un balance positivo entre ambos flujos.

Comentado de otra forma, las hojas producidas durante el otoño senescen progresivamente en el invierno y son reemplazadas por hojas más cortas que se producen con temperaturas menores de la estación. El modelo simula los flujos para la población de macollos asumiendo que la aparición de hojas no es sincronizada entre macollos y que la probabilidad de aparición de hojas es distribuida al azar.

En condiciones naturales, cualquier evento que aumente la tasa de elongación foliar y la longitud de la hoja, como incrementos en la temperatura o la aplicación de nitrógeno, aumentarán la tasa de crecimiento de las pasturas sin alterar la senescencia, con esto se modificaría el balance de flujos de tejidos.

2.4.2 Efecto de la radiación en la pastura

Cuando se mantiene un alto índice de área foliar las plantas perciben los cambios en la calidad de luz y responden limitando la emergencia de macollos (Deregibus et al. 1983, Deregibus et al. 1985, Gautier et al. 1999).

Las plantas perciben 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 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).

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 (Chapman y Lemaire, 1993).

La acumulación de biomasa en las pasturas suele verse favorecida en plazos cortos por una baja frecuencia e intensidad de defoliación (Brougham, 1956). Esto se debe a la presencia de más biomasa foliar permitiendo una mayor captación de radiación solar disponible. Sin embargo la tasa de macollaje responde en sentido inverso, aumentando con la severidad de defoliación de la pastura (Brougham 1959, Langer 1963, Grant et al. 1981, Deregibus et al. 1982, Casal et al. 1984).

Al aumentar la densidad del canopeo, la radiación interceptada también aumenta, pero la relación R/RL disminuye en la base de las plantas, por lo tanto a nivel de la pastura es el IAF quien cambia la calidad de luz que llega a la base de las plantas, por eso se reduce la capacidad de producir nuevos macollos aunque las yemas estén disponibles. El IAF además de modificar el macollaje, debido a que modifica la calidad de luz, lo hace también con la tasa de aparición de hoja, como lo demostró Agnusdei y Lemaire (1999). Gautier y Varlet-Grancher (1996), demostraron que el efecto del IAF sobre la tasa de aparición foliar podría ser explicado por una respuesta de las plantas a un cambio en la calidad de luz en el ambiente (luz azul), estos autores encontraron diferentes capacidades de respuesta entre genotipos.

2.4.3 Efecto de la disponibilidad hídrica en la pastura

Según Morales (1998) la presencia de deficiencia hídrica de plantas de *Lotus corniculatus*, en fase de establecimiento, limita la asignación de asimilados para la parte aérea, determinando menor emisión de ramificaciones, menor tamaño de hojas y una modificación del filocrón del tallo principal. Estas estrategias de resistencia a una deficiencia hídrica no se reproducen con la misma intensidad en la presencia de restricción de luz, por esta razón, la deficiencia hídrica aparece como factor de estrés preponderante. A su vez aún sin limitación de luz si el agua es deficiente, el desarrollo de la planta fue limitado de tal forma que el rendimiento por planta fue reducido en un 65%, en comparación al tratamiento en el cual no se encontraban limitaciones de los factores mencionados.

Dentro de los diversos factores que afectan la producción de las pasturas, la composición botánica, su distribución estacional, y persistencia productiva, se destacan las variaciones en el contenido de agua disponible en el suelo. Si bien en el Uruguay existe muy poca variación en las precipitaciones por estación, el clima debe considerarse subtropical subhúmedo ya que durante el verano la evapotranspiración potencial excede a las precipitaciones, ocasionando deficiencias de agua en los suelos.

En cuanto a las respuestas fisiológicas al déficit hídrico, resulta necesario diferenciar la sensibilidad de varios procesos fisiológicos al déficit y determinar la secuencia de eventos que se desencadena con el inicio de la restricción hídrica. En este sentido, está comprobada la mayor sensibilidad de la expansión foliar, seguida por el macollaje y ajuste de la relación raíz/parte aérea, en comparación con el cierre de estomas y fotosíntesis, que responden a situaciones de stress más prolongados (Hsiao y Acevedo, citados por Santiñaque, 1996). Los procesos más sensibles serán primeros en ser afectados cuando comienza a desarrollarse un déficit de agua en el suelo.

A medida que el suelo continúa secándose, los procesos menos sensibles comenzarán a ser afectados sumándose su efecto al de los más sensibles, lo que tiene implicancias directas sobre el crecimiento de las pasturas (Santiñaque, 1996).

La producción de forraje de una pastura depende de la disponibilidad de volúmenes adecuados de agua en el suelo. Dichos volúmenes de agua son afectados básicamente tanto por factores climáticos como edáficos, siendo fundamentales para que se cumplan eficientemente la mayoría de los procesos biológicos vitales en las células de las plantas, ya que estos deben realizarse en un medio acuoso (Kramer, 1980).

En condiciones de deficiencia hídrica, se ha encontrado además una reducción de la tasa de macollaje y del número de hojas vivas por macollo y un paralelo incremento de los procesos de senescencia de hojas y macollos (Turner y Begg, citados por Carámbula, 2002). Por lo expuesto la vida media foliar tiende a ser más corta y las pasturas menos densas en las condiciones señaladas.

El conjunto de efectos del déficit hídrico sobre las variables morfogenéticas a nivel de macollo y variables estructurales de las pasturas, determina una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Por consiguiente una parte importante de la reducción de la tasa de crecimiento de una pastura, puede ser explicada a partir de la menor cantidad de energía lumínica interceptada por cultivos carenciados en agua, en comparación con cultivos alimentados a niveles no limitantes.

Inversamente a lo que ocurre con el crecimiento de la parte aérea, el crecimiento radical generalmente se incrementa, determinando un aumento de la relación raíz-parte aérea (Gales, citado por Colabelli et al., 1998b). La modificación de la relación raíz-parte aérea se explicaría a partir de que el déficit hídrico reduce el crecimiento aéreo con anticipación a la manifestación de reducciones en la capacidad fotosintética de las hojas (Turner y Begg, citados por Colabelli et al., 1998b). Esto determina un incremento de asimilatos disponibles, que son utilizados en esta situación en mayor proporción para el crecimiento radical (Passioura, citado por Colabelli et al., 1998b).

2.5 CONCEPTUALIZACIÓN

En base a la información obtenida en la revisión bibliográfica y al modelo de funcionamiento que se conoce de la *Stipa setigera*, se espera que la respuesta morfogenética de la especie sea mayor en los tratamientos con nitrógeno y que dicha respuesta sea mayor aún en primavera explicado por mayores temperaturas en dicha estación.

En invierno, dentro de ciertos márgenes de temperaturas y en condiciones no limitantes de otros nutrientes (fósforo principalmente) y de humedad, la fertilización nitrogenada incrementaría significativamente la tasa de elongación foliar y en menor magnitud la tasa de aparición de hojas.

En primavera, el aumento de temperatura generaría un cambio en la respuesta al agregado de nitrógeno en todas las variables morfogenéticas (altas temperaturas incrementan el número de hojas vivas por macollo). Esto provoca que el aumento

significativo sea además de la tasa de elongación foliar, en la tasa de aparición de hoja y haya una disminución en la vida media foliar.

También se espera que el agregado de nitrógeno aumente la tasa de senescencia en términos absolutos, debido a una acumulación de material muerto; por lo que es necesario un ajuste en el manejo del pastoreo para aumentar la eficiencia.

Por lo tanto, la fertilización nitrogenada, a través de sus efectos sobre la morfogénesis, modifica el conjunto de variables que caracterizan la estructura de las pasturas (tamaño final de hojas, largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos principalmente). Esto repercute positivamente en el índice de área foliar y por lo tanto en el crecimiento de la pastura.

2.6 HIPÓTESIS

2.6.1 Hipótesis básica del estudio

En una pastura natural con intensidad de pastoreo similar definida por oferta de forraje, la fertilización nitrogenada en el período otoño invernal, determina una recuperación más rápida del índice de área foliar y por lo tanto llegando antes a la máxima interceptación de luz.

2.6.2 Hipótesis asociadas

La fertilización nitrogenada modifica las variables morfogenéticas; aumenta la tasa de extensión foliar y la tasa de aparición foliar y reduce la tasa de senescencia foliar.

La fertilización nitrogenada modifica las variables estructurales de la pastura; aumenta el número de hojas, la vida media foliar, el tamaño medio y el número de macollos por metro cuadrado.

En consecuencia de lo anterior se llega al IAF óptimo antes en los tratamientos fertilizados frente al testigo.

La máxima radiación interceptada se logra antes en los tratamientos fertilizados frente al tratamiento testigo.

Los tratamientos fertilizados presentan mayor relación parte aérea-raíz en relación al testigo.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1 Ubicación

El área experimental se ubica en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni”, UDELAR, localizada en el Km 363 de la Ruta General Artigas (ruta No. 3), departamento de Paysandú; específicamente en el potrero No. 18, coordenadas 32°23'58,98” S; 58°02'41,43”O. La misma consta de 7 hectáreas. El período experimental se extendió de julio a octubre del año 2015.

3.1.2 Suelos y caracterización climática

Los suelos del área en estudio pueden ser caracterizados como Brunosoles Éutricos Típicos, pertenecientes a la unidad San Manuel, conforme a la clasificación de suelos del Uruguay (Altamirano et al., 1976), desarrollados sobre lodolitas de la formación Fray Bentos (Bossi, 1969).

Con el objetivo de caracterizar la región climatológica del país, se describe el sistema de clasificación de Köppen. El mismo se basa en que la vegetación natural tiene una clara relación con el clima, por lo que los límites entre un clima y otro se establecieron teniendo en cuenta la distribución de la vegetación. Los parámetros para determinar el clima de una zona son las temperaturas y precipitaciones medias anuales y mensuales y la estacionalidad de la precipitación. Según esta clasificación a Uruguay le corresponde la sigla “Cfa”; lo que significa que el clima es templado y húmedo (letra C), hay precipitaciones constantes a lo largo del año (letra “f”) y la temperatura del mes más cálido es superior a 22 °C (letra “a”).

3.1.3 Vegetación

La vegetación dominante es típica de un campo natural de monte de parque, formada por un estrato alto dominado por especies arbóreas como ser *Acacia caven*, *Prosopis affinis* y la invasora *Gleditsia triacanthos*.

En el estrato medio aparecen los renuevos pos-tala de las especies mencionadas anteriormente, además de otras especies subarborescentes como *Baccharis coridifolia*, *Baccharis trimera* y arbustivas como *Eryngium horridum*, *Eupatorium buniifolium* y *Baccharis punctulata*, entre otras.

Conjuntamente, en el estrato bajo aparece un tapiz conformado por una vegetación dominada por gramíneas de diferente valor pastoril, donde se destacan por su frecuencia y participación *Bromus auleticus*, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*, (invernales) y *Botriochloa laguroides*, *Coelorhachis selleana*, *Paspalum dilatatum*,

Paspalum notatum y *Setaria geniculata* (estivales).

Aparecen como leguminosas asociadas *Adesmia bicolor*, *Desmodium incanum* y *Trifolium polymorphum*.

3.1.4 Antecedentes del área

La primera fertilización se realizó el 3 de septiembre de 2014 con 100kg/ha de 7-40-40 más 4% de azufre y mitad de la dosis nitrogenada correspondiente en cada tratamiento, es decir, 30 unidades en el tratamiento de 60kg/ha y 60 unidades en el tratamiento de 120kg/ha. En mayo de 2015 se aplica una dosis de 40kg/ha de P₂O₅ como súper simple y la mitad de la dosis nitrogenada (del mismo modo que la anterior), re fertilizando la otra mitad el 5 de agosto del mismo año.

En cuanto a la limpieza del área, en diciembre de 2014 se pasó rotativa para controlar los rebrotes de arbóreas y arbustivas y se hizo un raleo de árboles. En setiembre de 2015 se aplicó 1,5 l/ha de 2,4D.B (vencweed) y 350cm³ de flumetsulam (preside) para el control de cardos.

Desde setiembre 2014, el área experimental se manejó con pastoreo rotativo de dotación fija (4 animales por parcela), utilizando novillos de la raza Holando, con peso inicial promedio de 220 kg.

El sistema de pastoreo consistió en ciclos que variaron estacionalmente entre 28 y 60 días, con períodos de pastoreo comprendidos entre 7 y 15 días y descansos de 21 y 45 días respectivamente.

En la siguiente figura, se detalla el manejo de cada bloque en cuanto a las fechas del manejo de los animales y de las mediciones realizadas.

Bloque 1										
8/6		15/6		5/7		8/8		10/8		22/8
	Animales		Sin animales		Mediciones		Ingreso de animales		Medición remanente	
			Sin medir							
Sin animales: 56 días										

Bloque 2										
15/6		8/7		11/7		21/8		22/8	02/9	5/9
	Animales		Sin animales		Mediciones		Ingreso de animales		Medición remanente	
			Sin medir							
Sin animales: 45 días										

Bloque 3										
8/7		28/7		1/8		29/8		2/9		15/9
	Animales		Sin animales		Mediciones		Ingreso de animales		Medición remanente	
			Sin medir							
Sin animales: 36 días										

Bloque 4										
28/7		10/8		15/8		14/9		15/9	1/10	3/10
	Animales		Sin animales		Mediciones		Ingreso de animales		Medición remanente	
			Sin medir							
Sin animales: 56 días										

Figura 2. Detalle por bloque del manejo experimental.

3.2 DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

El diseño experimental corresponde a bloques completos al azar con cuatro repeticiones. En la figura siguiente se detalla la descripción del área.

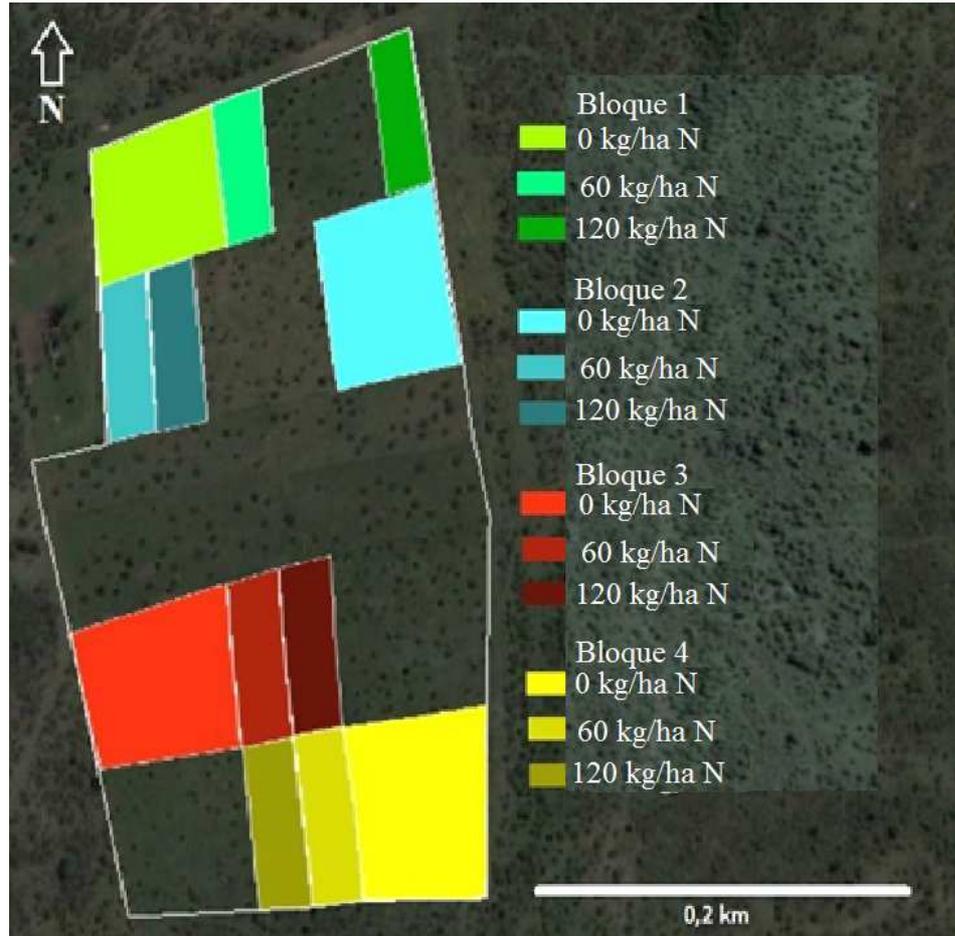


Figura 3. Imagen satelital del área experimental potrero 18, indicando los 4 bloques y los correspondientes tratamientos.

Los tratamientos consisten en: un testigo de campo natural sin fertilizar; campo natural mejorado con siembra en cobertura de *Lotus tenuis* y *Trifolium pratense* más 40 kg/ha de P₂O₅; y 2 niveles de fertilización, correspondiente a 60 kg/ha de nitrógeno más 40 kg/ha de P₂O₅, y 120 kg/ha de nitrógeno más 40 kg/ha de P₂O₅.

Para este estudio solo se tomaron el tratamiento testigo y los tratamientos fertilizados.

Se realizaron mediciones de 3 transectas en cada parcela (unidad experimental). Se analizan los efectos relativos de los tratamientos en cada bloque, sin tener en cuenta los efectos del sub muestreo.

3.3 MARCADO Y MEDICIÓN DE MACOLLOS

Durante el período comprendido entre el 5 de julio y el 3 de octubre de 2015, se realizaron las mediciones detalladas de *Stipa setígera*.

Las mediciones se hacían una vez por semana, realizando las determinaciones en los 3 bloques donde las parcelas no estaban siendo pastoreadas en ese momento.

Las áreas de muestreo dentro de las parcelas corresponden a los suelos de mayor profundidad (Brunosol Eutrítico Típico), instalando en cada parcela 3 transectas de 5 metros de largo cada una. En cada transecta se marcaron 10 macollos de *Stipa setígera*, con cable azul, para tener un seguimiento de los mismos durante el período de estudio.

En cada macollo se registró la longitud de la porción verde de la lámina. Las hojas maduras se medían desde la lígula hasta el ápice y las láminas en expansión como aún no habían expuesto su lígula, se tomaba como referencia la de la hoja anterior.

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

3.4 ESTUDIO DEMOGRÁFICO Y PARTICIÓN DE LA MATERIA SECA

Con el fin de determinar la densidad de macollas se extrajeron 3 panes de tierra de 0,2m por 0,2m por parcela, próximos a las transectas.

Para lograr extraer el material vegetal de cada pan, se procedió a disgregar la tierra utilizando agua a presión. Dicho material fue depositado en bolsas etiquetadas con el número de bloque, parcela y transecta.

De las muestras obtenidas se separaron los macollos de *Stipa setígera*, determinándose la cantidad de macollos por superficie y se separaron en las fracciones lámina, vaina y raíz. El resto de las especies, de forma conjunta se separó en parte aérea y raíz. Las fracciones fueron secadas y pesadas.

Para estudiar la partición de la materia seca aérea se colectaron 30 macollos de *Stipa setígera* por parcela, el 25 de setiembre de 2015.

En el laboratorio cada macollo fue separado en vaina y lámina, las cuales fueron pesadas por separado. A su vez se midió la longitud total de láminas.

Las muestras fueron secadas en estufa de circulación forzada de aire a 60°C por 48 horas y pesadas nuevamente.

Con la información de longitud total de láminas y peso seco de la muestra se determinó la relación mg/mm de las láminas.

3.5 DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS

3.5.1 Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar se calcula a partir de los incrementos en el largo foliar de las láminas en elongación entre dos mediciones sucesivas, medidas en cm/GD.

Dentro de la misma se midieron 3 variables. La tasa de extensión media (TEM), representa el promedio de las tasas de extensiones medias por macollo. La tasa de extensión total (TETT) es la suma de las tasas de extensiones totales por macollo. Por último la tasa de extensión total media (TETM), promedia las tasas de extensiones totales por macollo.

3.5.2 Tasa de aparición foliar

Para estudiar la respuesta al filocrón (1/ TAF), se calcula la regresión lineal para cada tratamiento tomando en cuenta los valores crecientes del número total de hojas promedio por macollo (NTH) ajustados según los grados días acumulados correspondientes a cada bloque.

De este análisis se obtiene el valor “b”, el cual corresponde a la TAF.

3.5.3 Vida media foliar y número de hojas vivas por macollo

La vida media foliar se estima como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número de hojas verdes por macollo, expresada en días, obteniéndose un promedio para cada tratamiento de todo el período experimental.

El número de hojas verdes por macollo se obtiene a partir del registro de hojas vivas en los macollos marcados.

3.6 DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES

3.6.1 Densidad de macollos

En base a las 27 muestras obtenidas a campo, se estimó número de macollos correspondiente a un metro cuadrado.

3.6.2 Peso de macollos

A partir de las mediciones de laboratorio, se estimó el peso de la parte aérea de la especie y tomando en cuenta el número de macollos de la muestra correspondiente a cada transecta, se obtiene el peso por macollo.

3.7 DETERMINACIÓN DE OTRAS VARIABLES

3.7.1 Tasa de senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar se genera a partir de la disminución entre dos medidas sucesivas en el largo de la lámina en hojas maduras, a partir de la pérdida de material verde de la misma, medida en cm/GD. Tomando este dato y la temperatura acumulada (temperatura base 0 °C), se calculó la tasa de senescencia foliar expresada en cm/GD.

Dentro de ésta se calculan 3 variables. La tasa de senescencia media (TSM), representa el promedio de las tasas de senescencias medias por macollo. La tasa de senescencia total (TSTT) es la suma de las tasas de senescencias totales por macollo. Por último, la tasa de senescencia total media (TSTM), promedia las tasas de senescencias totales por macollo.

3.7.2 Longitud foliar promedio

La longitud promedio por macollo se calculó incluyendo todas las hojas que no fueron defoliadas en el período de medición, medida en cm.

3.7.3 Tasa líquida

En base a las tasas de elongación y senescencia obtenidas, se calculó la tasa líquida o tasa neta. Tomando el número y peso de macollos y el área de sus respectivos tratamientos, se estima el crecimiento diario en kg de materia seca por día por hectárea.

3.7.4 Tasa de defoliación

La tasa de defoliación media (TDM) es un promedio entre los porcentajes de desaparición de hoja por macollo. La tasa de defoliación total media (TDTM) es un promedio de la sumatoria de las tasas de defoliaciones totales, en %.

Además se obtuvieron datos de la defoliación total (DTT), calculada como la sumatoria de las defoliaciones, medida en cm; y la defoliación media (DTM), la cual representa un promedio de dichos datos.

3.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Las variables fueron analizadas mediante el análisis de varianza y comparaciones de media según el test de Tukey en todos los modelos ajustados, utilizando un nivel de significancia de 0,1. También se realizaron contrastes de tendencias lineales y cuadráticas dadas las características de los tratamientos estudiados; ya que los mismos constan de agregados de nitrógeno en dosis equidistantes.

Para las variables generales de la pastura el modelo utilizado para cada estación de medición fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \epsilon_{ij}$$

Donde: Y_{ij} = variable estimada, μ = media general, τ_i = efecto del i -ésimo tratamiento, β_j = efecto del j -ésimo bloque y ϵ_{ij} = error experimental.

Fue realizado un análisis integrando las estaciones, correspondiéndose el modelo estadístico a la siguiente función:

$$Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \epsilon_a + \gamma_k + \tau\gamma_{ik} + \epsilon_{ijk}$$

En este caso se agrega a la función anterior el efecto de la k -ésima estación y el efecto de la interacción entre tratamientos y estaciones.

Para medir la relación entre las tasas de elongación, senescencia, crecimiento neto y tasa de aparición foliar con la suma térmica, se realizaron análisis de regresión.

Se utilizó el programa INFOSTAT, versión estudiantil (Di Rienzo et al., 2016).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 ANÁLISIS CLIMÁTICO

4.1.1 Evaluación histórica

En la siguiente figura se presenta la comparación entre las temperaturas medias del aire y las precipitaciones acumuladas del período de evaluación y el promedio del período 2002-2014 para Paysandú. Los datos utilizados provienen de la Estación Agro meteorológica ubicada en la EEMAC.

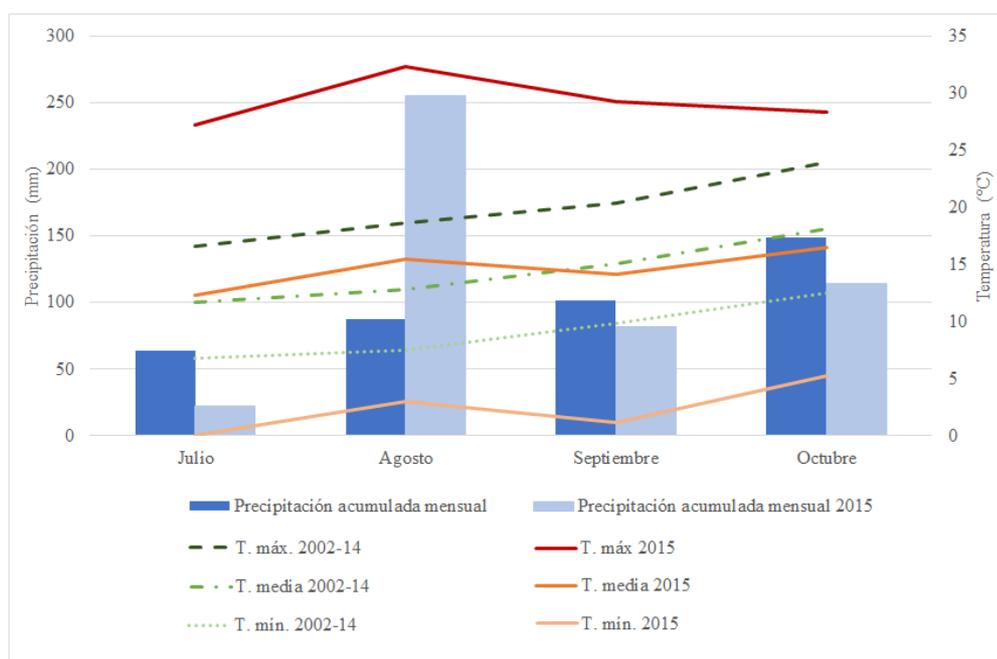


Figura 4. Temperatura y precipitaciones promedio (2002-2014) y del año en estudio (2015) para Paysandú.

Según muestra el gráfico anterior, las temperaturas medias presentan notorias diferencias; en el período evaluado las mismas fueron superiores para los meses de julio y agosto, e inferiores para los meses de setiembre y octubre. Se destaca un amplio rango entre las temperaturas máximas y mínimas registradas durante el período de evaluación.

Respecto a las precipitaciones registradas durante el estudio, las mismas fueron inferiores al promedio, a excepción del mes de agosto, el cual registra valores muy superiores a la media comparada.

4.1.2 Balance hídrico

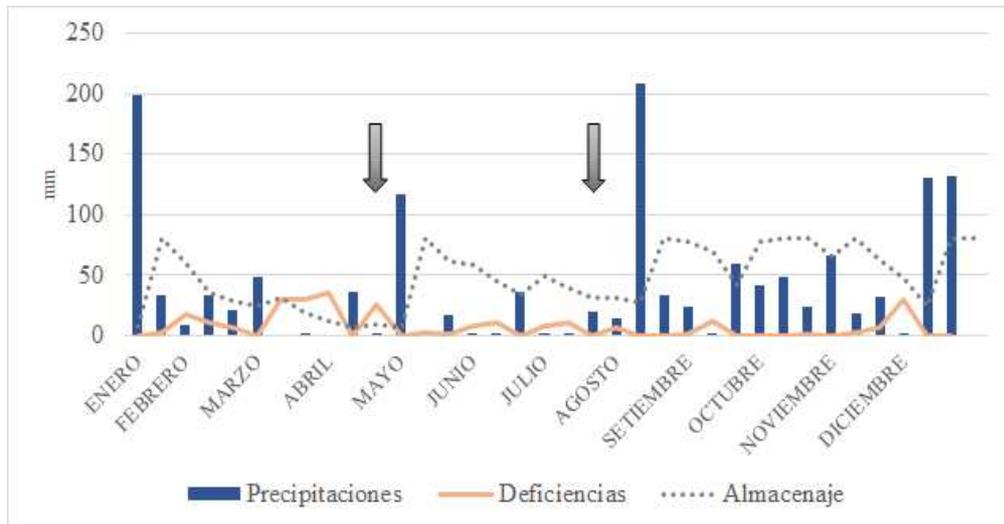


Figura 5. Precipitaciones y deficiencias hídricas para el año 2015. Las flechas indican momento de fertilización.

Como se puede observar en la figura anterior, en el período de evaluación se registraron altas precipitaciones en la segunda década del mes de agosto. Teniendo en cuenta el segundo momento de fertilización del ensayo, pudo haber existido un efecto lavado de nitrógeno que repercuta en los resultados.

Cabe mencionar, que si bien el primer período de fertilización no se encuentra dentro de nuestro período de evaluación, también pudo haber efecto lavado.

La Figura 5 también refleja la variación de almacenaje durante el año 2015; en la misma, se destaca una importante deficiencia hídrica durante el invierno.

4.2 VARIABLES MORFOGENÉTICAS

4.2.1 Tasa de elongación foliar

4.2.1.1 Invierno

No se presentaron diferencias significativas en la elongación foliar para las variables TETT, TETM y TEM durante el invierno, tal como muestra el siguiente cuadro.

Cuadro No. 1. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de elongación para invierno (cm/GD).

	TEM	TETT	TETM
Trat. (p-valor)	0,2500	0,3250	0,5909
CV (%)	16,3	23	37
Media			
T0	0,02	0,10	0,03
T60	0,03	0,13	0,05
T120	0,03	0,16	0,05

Los datos del presente estudio coinciden con los presentados por Errandonea y Kuchman (2008); en el mismo, la pastura también fue sometida a una deficiencia hídrica durante el invierno.

Los resultados no coinciden con los presentados por Rodríguez Palma (1998), el cual muestra significancia en dicha variable. La severa deficiencia hídrica a la que la pastura fue sometida durante el invierno, puede haber impactado en el proceso de expansión celular, determinando entonces, condiciones inadecuadas para una mayor elongación foliar en la medida que se aumenta la dosis de fertilización.

4.2.1.2 Primavera

Respecto a la primavera, se constatan diferencias significativas en la TETT y en la TETM. No presenta diferencias significativas la variable TEM.

Dicha respuesta presenta una tendencia cuadrática. Como se puede observar en el siguiente cuadro, hay diferencias significativas entre tratamientos, siendo los tratamientos con fertilización superiores al tratamiento sin fertilizante independientemente de la dosis.

Cuadro No. 2. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de elongación para primavera (cm/GD).

	TEM	TETT	TETM
Trat. (p-valor)	0,1250	0,0210	0,0227
CV (%)	9,4	3,1	4
Media			
T0	0,02	0,10 b	0,03 b
T60	0,03	0,13 a	0,04 a
T120	0,03	0,13 a	0,04 a
Contraste			
Lineal	0,0667	0,0127	0,0133
Cuadrático	0,5528	0,0570	0,0715

El trabajo de Azanza et al. (2004), muestra una tendencia de aumento en la tasa de elongación con el agregado de nitrógeno frente a una fertilización primaveral; de igual forma, García (2005) no detectó diferencias significativas estudiadas en otoño, invierno y primavera, pero si se visualizó una clara tendencia a aumentar la tasa de elongación con el aumento de la temperatura.

Según Peacock (1975), la relación entre la tasa de elongación y la temperatura es exponencial y según García y Mazzanti (1993), a una misma temperatura y si el nitrógeno no es limitante, la tasa de elongación foliar es mayor en primavera que en otoño. Esto explica que no se hayan detectado diferencias significativas para la TEF en invierno, pero al aumentar la temperatura y teniendo nitrógeno disponible, si se encontraron respuestas durante la primavera.

Si bien las condiciones primaverales favorecieron esta variable al fertilizar, las 60 unidades de N que diferencian ambos tratamientos fertilizados, no fueron aprovechados debido a las condiciones ambientales particulares del período, deficiencia hídrica y temperaturas por debajo del promedio histórico, dos factores que inciden fuertemente en la TEF y que posiblemente limitaron la capacidad de explotarse a altas dosis; por lo que no se evidenciaron diferencias significativas en estos tratamientos.

4.2.2 Tasa de aparición de hojas

4.2.2.1 Invierno

La tasa de aparición foliar presenta diferencias significativas entre tratamientos para dicha estación.

Cuadro No. 3. Efecto de la fertilización sobre la TAF para invierno (número de hojas/GD).

	TAF
Trat. (p-valor)	0,0823
CV (%)	5,22
Media	
T0	0,0019 b
T60	0,0024 a
T120	0,0021 ab
Contraste	
Lineal	0,1848
Cuadrático	0,0504

Tal como muestra cuadro anterior, el tratamiento con 60 N es el que tiene mayor impacto en la TAF (26 %), aumentando la velocidad en que aparece una hoja con una tendencia cuadrática; sin embargo no presenta diferencias significativas al aplicar 120 N.

La fertilización nitrogenada muestra efectos sobre la TAF al aumentar la temperatura (Ryle, 1964), no observándose este efecto cuando la misma es baja (Lemaire 1988, Cruz y Boval 1999), ocurriendo lo contrario en este estudio, o sea aún con temperaturas por debajo del óptimo para las especies C3 se observó respuesta en la TAF.

De la misma forma, Errandonea y Kuchman (2008), presentaron datos donde la tasa de aparición de hojas muestra diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada otoño invernal; la misma aumentó un 18% con la aplicación de fertilizante, mientras que en el presente estudio, el aumento fue de 26%.

Respecto a la disminución de la TAF entre los tratamientos fertilizados, se puede atribuir un efecto sombreado en el de 120N (más MS disponible), que repercute directamente en el período de elongación, aumentando el mismo y consecuentemente disminuyendo la TAF.

4.2.2.2 Primavera

Para el caso de la primavera, no se detectan diferencias significativas para dicha variable. Los datos se presentan a continuación.

Cuadro No. 4. Efecto de la fertilización sobre la TAF para primavera (número de hojas/GD).

TAF	
Trat. (p-valor)	0,3283
CV (%)	4,64
Media	
T0	0,0026
T60	0,0028
T120	0,0026

Estos resultados, no muestran concordancia con el trabajo de Azanza et al. (2004), en el cual se detectaron diferencias significativas en la tasa de aparición foliar en primavera, siendo mayor en el tratamiento con nitrógeno.

En primavera, la *Stipa setigera* se induce a florecer y la partición de carbono cambia. La planta comienza a elongar sus entrenudos, proceso muy demandante de carbono y que relega a la TAF y al macollaje (Carámbula, 2007). Por lo tanto, no se observan diferencias significativas en esta estación para dicha variable debido al cambio fenológico que sufre la planta.

4.2.3 Filocrón

Como se dijo anteriormente, el filocrón es el inverso de la tasa de aparición foliar.

4.2.3.1 Invierno

Como se puede observar el siguiente cuadro, se presenta una diferencia significativa entre tratamientos para el filocrón en invierno. La misma presenta una tendencia cuadrática, siendo el tratamiento con 60 unidades de nitrógeno el que presenta menor filocrón, lo que significa que demora menos tiempo en generar dos hojas sucesivas.

Cuadro No. 5. Efecto de la fertilización para el filocrón en el invierno (GD).

Filocrón	
Trat. (p-valor)	0,0806
CV (%)	5,1
Media	
T0	537,81 a
T60	420,47 b
T120	482,61 ab
Contraste	
Lineal	0,1538
Cuadrático	0,0519

Un aumento en la tasa de elongación se traduce en una mayor tasa de aparición foliar, por lo tanto en un menor filocrón. Para esta estación hubo una tendencia a aumentar la tasa de elongación foliar (sin presentar diferencias significativas), lo cual se tradujo en un aumento en la velocidad de aparición de hojas y una disminución del filocrón.

Si se toma en cuenta que la tasa de elongación foliar es la mayor responsable de la variación del filocrón y que el nitrógeno aumenta la tasa de elongación foliar, tal como afirma Nabinger (1997), es predecible que en el tratamiento fertilizado el filocrón sea menor; tal como ocurre en el presente estudio.

Se atribuye un efecto sombreado a la diferencia entre los tratamientos fertilizados, observándose un aumento en el filocrón en el de 120N, efecto inverso a lo que ocurre en la TAF.

4.2.3.2 Primavera

En dicha estación, no se detectaron diferencias significativas para el filocrón, como presenta el siguiente cuadro.

Cuadro No. 6. Efecto de la fertilización para el filocrón en la primavera (GD).

Filocrón	
Trat. (p-valor)	0,3328
CV (%)	4,5
Media	
T0	391,17
T60	360,22
T120	388,45

Los valores obtenidos son similares a los que se presentan en *Bromus auleticus* en primavera en el trabajo de Servini (2010).

Azanza et al. (2004), presentaron valores de filocrón para *Stipa setigera* en primavera de 434 grados/día sin N y 357 grados/día con 100 unidades de N, los cuales son similares a los resultados obtenidos en el presente trabajo.

En primavera, el filocrón fue menor numéricamente respecto al de invierno, lo cual es esperable por las condiciones ambientales (mayor temperatura) que predisponen a este efecto.

Tal como se ha mencionado, el filocrón es inverso a la TAF y como esta última no presenta significancia por efecto de la dominancia apical, tampoco se esperarían diferencias significativas en dicha variable a causa del mismo proceso fisiológico.

4.2.4 Vida media foliar

4.2.4.1 Invierno

No se detectaron diferencias significativas para la variable en dicha estación. Los datos se presentan a continuación.

Cuadro No. 7. Efecto de la fertilización en la vida media foliar para invierno (días).

VMF	
Trat. (p-valor)	0,129
CV (%)	7,83
Media	
T0	108
T60	81
T120	94

Aunque no se hayan encontrado diferencias significativas para la vida media foliar, los valores obtenidos fueron similares a resultados presentados en trabajos anteriores. En el trabajo de Errandonea y Kuchman (2008), sin aplicación de fertilizante, la VMF registrada fue de 114 días (108 días en el presente trabajo), y, con una aplicación de 100 unidades de nitrógeno, la VMF se redujo a 94 días, mientras que en el presente trabajo, la VMF se redujo a 81 días con 60 unidades de nitrógeno aplicado.

La VMF se estimó a través del producto entre el NTH y el filocrón, en el cual, este último, presentó diferencias significativas en invierno, sin embargo, no ocurrió lo mismo para la variable número total de hojas (NTH). Pudo haber pasado, que ésta última variable haya diluido el resultado de la estimación de VMF, siendo menor el impacto provocado por el filocrón.

4.2.4.2 Primavera

Para el caso de dicha estación, tampoco se encontraron diferencias significativas para la vida media foliar, tal como muestra el siguiente cuadro.

Cuadro No. 8. Efecto de la fertilización en la vida media foliar para primavera (días).

VMF	
Trat. (p-valor)	0,2811
CV (%)	7,39
Media	
T0	83
T60	72
T120	84

Azanza et al. (2004), muestran resultados que reflejan una disminución de la vida media foliar con el agregado de nitrógeno; esto sería consecuencia del aumento en la tasa de recambio foliar para el tratamiento fertilizado. Como se mencionó anteriormente, la estimación de la VMF se realizó a través del producto entre NTH y el filocrón, las cuales, en este período, no resultaron significativas.

Según Rodríguez Palma (1998), la vida media foliar estimada como el promedio en las estaciones otoño, invierno y primavera muestra resultados de 16 % menos en N100 respecto a N0 e intermedio en N50. Esta disminución es la resultante de una reducción del 12 % en el intervalo de aparición de hojas y del 6 % en el número máximo de hojas vivas.

4.2.5 Tasa de senescencia foliar

4.2.5.1 Invierno

Se realizaron análisis de la tasa senescencia foliar, los cuales no presentaron diferencias significativas durante el invierno para las tres variables analizadas; TSM, TSTT y TSTM.

Cuadro No. 9. Efecto de la fertilización en las variables de la tasa de senescencia para invierno (cm/GD).

	TSM	TSTT	TSTM
Trat. (p-valor)	0,5000	0,8600	0,7500
CV (%)	22,3	52	30,3
Media			
T0	0,02	0,06	0,03
T60	0,02	0,05	0,02

T120	0,02	0,05	0,03
------	------	------	------

Estos datos coinciden con los resultados presentados por Rodríguez Palma (1998), Errandonea y Kuchman (2008) para dicho período de evaluación.

La no significancia de la senescencia para esta estación puede deberse a que no hubo un aumento de la TEF ni en el tamaño de hoja, tal como afirman los autores Mazzanti y Lemaire (1994).

4.2.4.2 Primavera

Sin embargo, se presentaron diferencias significativas para la variable TSM durante la primavera, cuya respuesta presenta una tendencia cuadrática y sus datos se presentan en el siguiente cuadro.

Cuadro No. 10. Efecto de la fertilización en las variables de la tasa de senescencia para primavera (cm/GD).

	TSM	TSTT	TSTM
Trat. (p-valor)	0,0714	0,5000	0,1250
CV (%)	9,4	13,2	9
Media			
T0	0,01 ab	0,03	0,02
T60	0,02 a	0,03	0,02
T120	0,01 b	0,03	0,01
Contraste			
Lineal	0,3453	0,4523	0,3453
Cuadrático	0,0385	0,3970	0,0715

El tratamiento de 120 N, muestra un óptimo de utilización reflejado por la disminución de la senescencia, atribuible a un buen manejo de pastoreo observado en el disponible (kg MS/ha, ver Anexo No. 8).

En cambio el tratamiento de 60 N, pudo haber sido sub utilizado ya que el efecto de la fertilización en este tratamiento, al generar mayor TEF sin ser acompañado de un ajuste correcto en el pastoreo, produjo menor aprovechamiento de la luz y sombreado, que derivó en un aumento en la senescencia.

4.3 VARIABLES ESTRUCTURALES

4.3.1 Densidad de macollos, peso de macollos y rendimiento

A continuación se presenta el análisis estadístico de las variables estructurales para la primavera y para el período invierno-primavera en conjunto, ya que no se registraron datos del bloque 2, lo que impidió un análisis estadístico de invierno por falta de repeticiones.

No se presentaron diferencias significativas en ninguna de las variables estructurales para la primavera y para el período invierno-primavera. A su vez, los valores entre ambos análisis no presentaron mayores diferencias entre sí, por lo que se realizará el estudio de las variables de mayor relevancia durante el período invierno-primavera.

Cuadro No 11. Análisis estadístico de las principales variables estructurales para el período invierno-primavera.

	No. macollos/m ²	Peso macollo (Mg)	Kg MS/ha
Trat. (p-valor)	0,7808	0,4628	0,2981
CV (%)	36	35	37
Media			
T0	2496	20,99	444,2
T60	2942	23,42	705,6
T120	3075	30,46	785,6

Como se puede observar en el cuadro anterior, no se encontraron diferencias significativas en el número de macollos, lo que puede estar explicado por un efecto de dominancia apical durante la primavera ya que en esta estación la especie empieza a florecer. En este período, la inflorescencia en desarrollo ejerce un efecto depresivo sobre el proceso de macollaje al inhibir la aparición de nuevas macollas (Carámbula, 1977). Estos resultados coinciden con el trabajo presentado por García (2005), donde no se encontraron efectos en términos de densidad de macollos por superficie durante la primavera para el modelo de respuesta.

Para el peso de los macollos en el período invierno-primavera, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos; lo que coincide con el trabajo de Rodríguez Palma (1998), donde tampoco se presentan diferencias significativas entre tratamientos de 0, 50 y 100 kg/ha de nitrógeno en dicho período.

Sabiendo que el peso de macollos es dependiente de la TEF (Nelson y Sleper, citados por Rodríguez Palma, 1998), se hubiese esperado un aumento en esta variable

(sobre todo en primavera); sin embargo, los resultados no lo confirman. Esto podría deberse a la gran variabilidad de los datos, tal como muestra más adelante la Figura 7.

Respecto a los datos de MS/ha obtenidos no se presentaron diferencias significativas entre los tratamiento. Larratea y Soutto (2013) presentaron valores de materia seca presentes en campo natural para dicho período, de 638 kg/ha con aplicaciones de 114 kg/ha de nitrógeno, siendo significativamente diferente de 542 kg/ha con aplicaciones de 60 kg/ha de nitrógeno. Por lo tanto, para tratamientos de similares dosis de nitrógeno aplicado y durante el período invierno-primavera, se puede observar que la *Stipa setigera* presenta valores de kg MS/ha similares a los valores de rendimiento del campo natural analizado por este autor.

4.3.1.1 Variabilidad de la información

Si bien las variables anteriormente mencionadas no expresaron diferencias significativas, se considera relevante mencionar la alta variabilidad de datos registrados entre transectas. Esto puede explicarse por errores de muestreo que no fueron tomados en cuenta en los análisis estadísticos, ya que estos asumen únicamente error experimental.

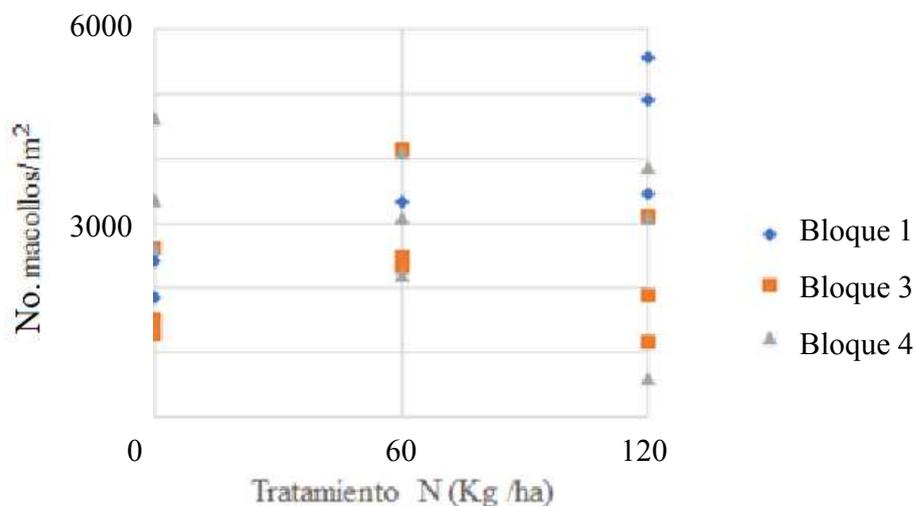


Figura 6. Número de macollos por superficie por transectas según dosis de fertilizante.

En primera instancia, la gráfica refleja la gran variabilidad que presentan todos los tratamientos, destacándose en mayor magnitud el tratamiento de 120 kg/ha de fertilizante, en el cual se detectaron datos de número de macollos inferiores a 1000 contrastando con datos superiores a 5000 macollos/m².

Por otro lado, se puede observar una tendencia a aumentar el número de

macollos por superficie en invierno (Bloque 1), a medida que aumenta la dosis de nitrógeno aplicada. En cambio, en primavera (Bloques 3 y 4) se observa una leve disminución de la variable en el tratamiento con 120 kg/ha de fertilizante, lo que podría deberse a un mayor sombreado, y tal como indica la bibliografía, esto repercute en el número de macollo.

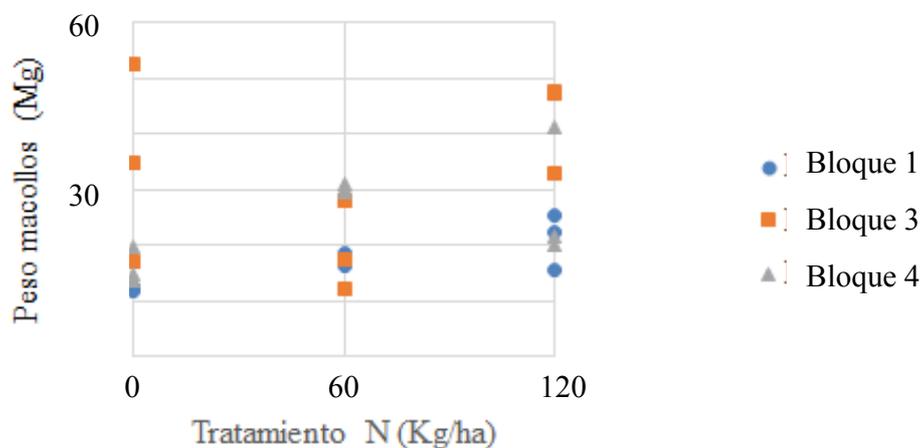


Figura 7. Peso de macollos por transectas según dosis de fertilizante.

De la misma forma, se aprecia nuevamente una gran variabilidad entre las distintas transectas para todos los tratamientos, sin detectar ninguna tendencia concreta relevante para comparar con la información presentada en la revisión bibliográfica.

4.3.2. Tamaño de hoja

Se calculó esta variable estructural a través del promedio de longitud de lámina para ambas estaciones.

4.3.2.1 Invierno

El siguiente cuadro muestra los resultados del análisis de la longitud de lámina para dicha estación. En el mismo se observa que la variable no presenta diferencias significativas.

Cuadro No 12. Efecto de la fertilización en el promedio de longitud de lámina para invierno (cm).

Long. Lámina	
Trat. (p-valor)	0,7657
CV (%)	8
Media	
T0	1,13
T60	0,84
T120	0,99

Como se mencionó anteriormente, la pastura fue sometida a una severa deficiencia hídrica durante el invierno, la cual pudo haber impactado en el proceso de expansión celular, justificando que la tasa de elongación foliar y el tamaño de hoja no hayan presentado diferencias significativas durante el invierno.

4.3.2.2 Primavera

En esta estación, la variable presenta diferencias significativas entre tratamientos fertilizados; donde se observa claramente que el tratamiento de 60 N presenta menor tamaño de hoja. No se detectan diferencias significativas en el tratamiento 0 y 120 N.

Cuadro No. 13. Efecto de la fertilización en el promedio de longitud de lámina para primavera (cm).

Long. Lámina	
Trat. (p-valor)	0,0692
CV (%)	7,8
Media	
T0	8,75 a
T60	6,08 b
T120	8,94 a
Contraste	
Lineal	0,7876
Cuadrático	0,0353

Con un filocrón constante, al aumentar la TEF inducida por la fertilización, se esperaba aumentos en el tamaño foliar. Tal como muestra el cuadro, el tratamiento de 60 N no refleja lo esperado. Esto podría deberse a un menor remanente registrado en el mismo o sea un menor tamaño de pseudotallo que conlleva a un menor tamaño de hoja.

4.3.3 Número de hojas

4.3.3.1 Invierno

No se encontraron diferencias significativas para esta variable durante el invierno. Los resultados se presentan a continuación.

Cuadro No. 14. Efecto de la fertilización sobre el número total de hojas durante el invierno (número).

	NTH
Trat. (p-valor)	0.6825
CV (%)	4
Media	
T0	2.83
T60	2.73
T120	2.74

Durante esta estación, Agnusdei y Lemaire (1999) registraron 2,2 hojas por macollo para *Stipa setigera* y en el trabajo realizado por García (2005) presentó valores de 3,0 hojas por macollo para esta especie durante el invierno.

4.3.3.2 Primavera

Tal como muestra el siguiente cuadro, no se encontraron diferencias significativas para esta variable durante la primavera.

Cuadro No. 15. Efecto de la fertilización sobre el número total de hojas (NTH) durante la primavera.

	NTH
Trat. (p-valor)	0.4771
CV (%)	5
Media	
T0	3.12
T60	2.96
T120	3.18

Agnusdei y Lemaire (1999), registraron 2,4 hojas por macollo durante la primavera, Azanza et al. (2004), García (2005) registraron valores de 3,1 y 2,7 hojas por macollo para dicha estación respectivamente.

No se detectaron diferencias significativas en ninguna de las estaciones

analizadas, lo que coincide con la bibliografía; según Moraes et al. (1995) esta variable es una constante genotípica. El número de hojas vivas por macollo permanece constante ante el agregado de nitrógeno (Whitehead, 1995).

4.4 OTRAS VARIABLES ANALIZADAS

4.4.1 Tasa líquida y crecimiento diario

Se realizaron análisis estadístico para las variables tasa líquida o neta y crecimiento diario en kg/ha y no se detectaron diferencias significativas en ambas tanto en invierno como primavera.

Cuadro No. 16. Efecto de la fertilización sobre la tasa líquida TL (cm/GD) y el crecimiento diario CD (kg MS/ha/día) en el período de evaluación.

	TL		CD
	Invierno	Primavera	Invierno-primavera
Trat. (p-valor)	0,5714	0,1491	0,114
CV (%)	109	20	35,93
Media			
T0	0,01	0,01	4,53
T60	0,03	0,02	11,28
T120	0,02	0,03	9,54

Sabiendo que en pastoreos rotativos, el crecimiento neto es un parámetro poco sensible a diferentes manejos de la defoliación y permanece relativamente constante debido a los mecanismos homeostáticos de la pastura, generados por ajustes internos entre la producción de macollos y su nivel de crecimiento y senescencia foliar, no se esperaba efecto en la tasa líquida al aumentar la fertilización.

En el trabajo de Azanza et al. (2004), tampoco se detectaron diferencias significativas para dicha variable. 0,17 y 0,4 cm/día con 0N y 100N

Respecto al crecimiento diario, se esperaba una respuesta al aumento de fertilización que no se dio. Posiblemente se deba a que las condiciones ambientales particulares de todo el periodo de evaluación, afectaron las variables morfológicas de la especie, que repercutieron en las estructurales y en consecuencia en el crecimiento de la *Stipa setígera*. En el trabajo presentado por Azanza et al. (2004) no se detectaron diferencias significativas para la variable tasa de crecimiento en primavera; tampoco se detectaron diferencias significativas en el trabajo de Errandonea y Kuchman (2008) durante el invierno. En este último, se obtuvieron valores de 2,6 y 5,2 kgMS/ha/día con 0 y 100 N respectivamente. En el presente trabajo, se obtuvieron valores de 4,53 y 9,54

kgMS/ha/día con 0 y 120 N. Estas diferencias se pueden atribuir a que los valores de crecimiento diario medidos en kgMS/ha/día en este estudio fueron obtenidos analizando el invierno y primavera en conjunto.

4.4.2 Lamina verde total por unidad de superficie

Esta variable fue calculada a través del producto entre LVTM que son los centímetros de longitud de lámina verde promedio por macollo, multiplicado por el NTH que es el número total de hojas promedio por macollo por el número de macollos por metro cuadrado con el propósito de representar el IAF.

Cuadro No. 17. Efecto de la fertilización sobre lámina verde total / unidad de superficie durante invierno-primavera (metros lineales de hoja/m²).

	Lámina verde total/unidad de superficie
Trat. (p-valor)	0,4991
CV (%)	29
Media	
T0	139249
T60	163818
T120	194086

Como se puede observar en el cuadro anterior no se detectan diferencias significativas entre tratamientos por lo que la fertilización no presenta efecto sobre la cantidad de lámina verde por unidad de superficie.

4.4.3 Relación parte aérea/raíz

No se detectaron diferencias significativas para esta variable tanto en invierno como en primavera, tal como muestra el siguiente cuadro.

Cuadro No. 18. Efecto de la fertilización sobre la relación parte aérea/raíz para invierno y primavera.

	Rel. PA/R
Trat. (p-valor)	0,6385
CV (%)	22,6
Media	
T0	1,8
T60	1,5
T120	1,68

Si bien era de esperar un aumento en dicha variable en los tratamientos fertilizados, como se dijo anteriormente, las condiciones ambientales particulares no permitieron que se exprese la respuesta de las variables morfogenéticas y estructurales a la fertilización y por lo tanto no evidencian cambios en esta variable.

En el trabajo de Souza y Presno (2011), se evaluó la relación parte aérea/raíz de dos mezclas, una de *Dactylis glomerata* y *Medicago sativa* y otra de *Festuca arundinacea*, *Trifolium repens* y *Lotus corniculatus*, las cuales muestran resultados de 1,2 y 1,4 respectivamente. En dicho trabajo se aplicaron 60 kg/ha de nitrógeno, por lo tanto, se podría comparar con los resultados obtenidos en el tratamiento de 60 N del presente estudio.

4.4.4 Defoliación

Cabe aclarar que la defoliación calculada es una subestimación de la defoliación real, debido a que no se toma en cuenta el crecimiento de la pastura durante el período en que estuvieron los animales.

La defoliación es afectada principalmente por la oferta de forraje y la densidad animal.

Durante el invierno, la oferta de forraje fue similar (20% PV) para todos los tratamientos, pero la dotación animal fue cambiante, siendo de 5 animales/ha para el tratamiento sin fertilizar y 7 animales/ha para los 2 tratamientos fertilizados. En primavera, la oferta de forraje también fue similar (12% PV) para todos los tratamientos, pero la dotación animal fue de 4 animales/ha en el tratamiento sin fertilizar y 12 animales/ha para los restantes tratamientos.

4.4.4.1 Invierno

No se presentaron diferencias significativas para ninguna de las variables que definen la defoliación durante el invierno, tales como la TDM, TXDTM, DTT, DTM, DTMT, DTMM.

Cuadro No. 19. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de defoliación para invierno.

	TDM	TXDTM	DTT	DTM	DTMT	DTMM
	(%)	(%)	(cm)	(cm)	(%)	(%)
Trat (p-valor)	0,9328	0,9164	0,6987	0,7037	0,7226	0,9330
CV (%)	13,8	16	12	19,3	10	19,2
Media						

T0	58,18	122,84	13,85	11,13	53,66	41,18
T60	56,25	115,52	13,76	10,44	57,10	44,26
T120	55,26	116,30	15,16	12,42	52,79	42,47

En esta estación, el crecimiento de la pastura no se encuentra estimulado por las condiciones ambientales que lo promueven, principalmente temperatura. Por lo tanto, la defoliación no presenta respuesta a la fertilización, ya que las variables como TEF, tamaño de hoja y relación lámina/vaina no responden a las condiciones invernales, por lo que el macollo no se encuentra tan expuesto a la defoliación.

4.4.4.2 Primavera

En discrepancia, para la primavera se detectaron diferencias significativas en TXDTM, DTM y DTMM.

Cuadro No. 20. Efecto de la fertilización sobre las variables de tasa de defoliación para primavera.

	TDM (%)	TXDTM (%)	DTT (cm)	DTM (cm)	DTMT (%)	DTMM (%)
Trat. (p-valor)	0,3749	0,0584	0,2274	0,0764	0,2821	0,1069
CV (%)	10,1	5,4	15	10,6	6,6	6,6
Media						
T0	56,71	122,21b	11,91	9,18b	55,63	43,07b
T60	64	139,30ab	13,6	11,04ab	50,7	49,29ab
T120	68,21	165,31a	17,26	15,21a	64,58	56,44 ^a
Contraste						
Lineal	0,2128	0,0300	0,1256	0,0408	0,1534	0,0551
Cuadrático	0,8068	0,5698	0,6408	0,3979	0,8783	0,8838

La menor senescencia y mayor longitud de lámina verde para el tratamiento de 120 N en relación al tratamiento sin fertilizar, determinó una mayor defoliación en este último tratamiento, aumentando la eficiencia de utilización de la pastura. Según Mazzanti y Lemaire (1994), con una mayor frecuencia de defoliación en los tratamientos no carenciados en nitrógeno, se registra una mayor eficiencia de utilización del crecimiento de forraje, resultando en menores pérdidas relativas por senescencia.

Al observar significancia en la tasa de elongación y en el tamaño de hoja para los tratamientos fertilizados en primavera y no ser significativa la relación lámina/vaina (como se puede observar en el siguiente cuadro), se puede asumir que también hubo crecimiento de la vaina, por lo que el macollo queda más accesible a la defoliación por

los animales. Esto justifica la significancia de la misma para el tratamiento de 120 N principalmente.

Cuadro No. 21. Efecto de la fertilización sobre la relación lámina/vaina (L/V) para invierno y primavera.

L/V	
Trat. (p-valor)	0,9181
CV (%)	20
Media	
T0	1,28
T60	1,22
T120	1,19

Como se puede observar en el cuadro, no se registraron diferencias en la relación lámina/vaina en todo el período analizado para ninguno de los tratamientos. Considerando esto y que el promedio de longitud de lámina aumento en primavera, se concluye que la vaina también creció, determinando entonces una hoja más grande durante la primavera para el tratamiento de 120 N.

4.5 CONSIDERACIONES FINALES

Se cuantificó el efecto de la fertilización nitrogenada invierno- primaveral sobre las variables morfogénicas y estructurales de *Stipa setigera* Presl., durante el período de descanso de la pastura y luego del pastoreo.

Si bien la TAF es dependiente de la temperatura y ésta en el período de estudio estuvo entre 10 y 15°C por debajo del óptimo de crecimiento de las especies C3 (entre 20°C y 25°C según Langer, 1972), se constató la respuesta al agregado de las primeras 60 unidades de N. A pesar del estrés hídrico, no se limitó la respuesta de la TAF al agregado de fertilizante.

El agregado de 120 N mostró una respuesta intermedia, pudiendo ser explicado por los mayores remanentes post pastoreo que determinarían alturas de pseudotallo mayores, reduciendo la TAF y consecuentemente incrementado el filocrón. Por otro lado, esos remanentes mayores pueden representar mayor sombreado de la canopia y fotosíntesis neta reducida, por lo tanto una menor asimilación neta de carbono para la construcción de las estructuras carbonadas de las hojas.

A diferencia, la TEF no presenta aumentos al agregado de fertilizante, posiblemente debido a restricciones en los procesos de expansión celular, consecuencia

del déficit hídrico o también a las bajas temperaturas en el período invernal que pudieron limitar la respuesta.

La VMF también es directamente afectada por la temperatura, pero no evidencia cambios significativos; esto se debe a que dicha variable se calcula a través del producto del filocrón por el número total de hojas y esta última no presenta significancia, provocando diluciones en la respuesta de la VMF.

En consecuencia, de lo anterior, la respuesta obtenida en *Stipa setigera* para el período invernal no presentaría ventajas a la fertilización.

Durante la primavera, la TAF y el filocrón no presentaron respuestas significativas a la fertilización. Por otro lado, a diferencia de invierno la elongación foliar y la senescencia presentaron respuesta.

La respuesta de la TEF está asociada al aumento de temperaturas frente al invierno. Respecto a la TAF y al filocrón, la falta de respuesta a la fertilización se atribuye al efecto de dominancia apical de las macollas en floración, que relegan la aparición de nuevas hojas para destinar los fotoasimilados al desarrollo de cañas e inflorescencias.

Se pudo observar un desajuste en el manejo del pastoreo en relación a la tasa de acumulación de forraje y a la frecuencia e intensidad del pastoreo en el tratamiento de 60 N, reflejado en un aumento en la senescencia producto de un mayor disponible. En relación a la población de macollas se esperaba un incremento con el agregado de fertilizante para las dos estaciones evaluadas.

En invierno dado que la fertilización incrementó la tasa de aparición foliar era esperable un aumento en la población de macollas por una mayor producción de hojas, dándose un incremento no significativo de la densidad con la fertilización. La alta variabilidad de la información, consecuencia de agrupar los datos de invierno y primavera, pudieron determinar la falta de significancia en los análisis de las variables estructurales. Un factor que en invierno nos pudo haber restringido la concreción de las yemas formadas, es la deficiencia hídrica

Para el caso del invierno se esperaba más un aumento en el número de macollos que en el peso y lo opuesto para la primavera. La falta de respuesta a la fertilización en la primavera puede ser atribuida a la dominancia apical de las macollas en floración, observándose este efecto en la no significancia de la densidad de macollos como en el número de hojas por macollo.

Para el caso del tamaño foliar en invierno no hubo respuesta, posiblemente por la deficiencia hídrica registrada durante dicha estación. Ocurriendo lo contrario en la primavera, donde se registró un menor tamaño foliar en el tratamiento de 60N debido a un menor remanente registrado, determinando un menor tamaño de pseudotallo.

La defoliación fue creciente al incrementarse la fertilización. Las diferencias estuvieron determinadas principalmente por cambios en la estructura. El tratamiento con 120 N consistió en una pastura de estructura más erecta, con láminas verdes más largas, mientras que el tratamiento con 60 N, presentó mayor senescencia y por lo tanto, más acumulación de material muerto. En consecuencia, en el tratamiento de N120 se provocó una mayor defoliación.

5. CONCLUSIONES

Respecto a la hipótesis básica presentada al comienzo, la fertilización nitrogenada en el período otoño invernal no determinó una recuperación más rápida del índice de área foliar para el período evaluado. Si bien esto es contradictorio con la bibliografía consultada, se puede concluir que la respuesta del nitrógeno se ve claramente limitada por las condiciones ambientales.

Durante el invierno, la única variable que mostró diferencias significativas con distintos tratamientos fue la tasa de aparición foliar y por ende el filocrón. Se puede concluir entonces, que dichas variables presentaron más insensibilidad a las condiciones ambientales particulares del año y respondieron a la fertilización.

Para el caso de la primavera, el aumento en la temperatura y las lluvias registradas ayudaron a explotar el potencial de la fertilización en esta estación, generando diferencias entre tratamientos para las variables tasa de elongación foliar, tasa de senescencia y tamaño de hoja. Por lo tanto, la hipótesis que la fertilización modifica las variables morfogénicas y en consecuencia las estructurales, se ven confirmadas para dichas variables en esta estación.

Según los resultados obtenidos, no se puede concluir que siempre que las condiciones ambientales se tornan más favorables, primavera sobre invierno, todas las variables muestran respuesta al NP.

En primavera, el modelo de las relaciones entre características morfogénicas y estructurales descrito por Chapman y Lemaire (1993), no se expresó en su totalidad, debido al mayor impacto que ejerce la dominancia apical en el proceso de floración.

A modo de concluir el trabajo, se puede mencionar que el efecto año fue mayor al efecto tratamiento, generando una gran inconsistencia en las respuestas obtenidas, en comparación a la base teórica manejada.

6. RESUMEN

El presente trabajo estudió la respuesta morfogénica de *Stipa setigera* Presl., a la fertilización nitrogenada-fosfatada en el período invierno-primavera, bajo condiciones de pastoreo rotativo en campo natural. Esta especie es una gramínea perenne, invernal, cespitosa y tipo productivo tierno a fino. El mismo se desarrolló en la EEMAC-Fagro, coordenadas 32°23'58,98" S; 58°02'41,43" O., sobre suelos Brunosoles Éutricos Típicos, pertenecientes a la unidad San Manuel, desarrollados sobre lodolitas de la formación Fray Bentos, durante el período julio a octubre del año 2015. El diseño experimental fue de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Los tratamientos evaluados fueron dos niveles de fertilización, correspondiente a 60 kg/ha de N más 40 kg/ha de P₂O₅, y 120 kg/ha de N más 40 kg/ha de P₂O₅, comparados con un tratamiento testigo sin fertilizar. Se realizaron mediciones de 10 macollos de *Stipa setigera* en 3 transectas por parcela, realizando un seguimiento semanal de la longitud (porción verde) de la lámina. Además, se extrajeron 3 panes de tierra por parcela para determinar la densidad de macollos y las proporciones vaina, lámina y raíz. Para obtener la partición de materia seca, se colectaron 30 macollos por parcela de la especie en estudio. Se esperaba que la fertilización nitrogenada, a través de sus efectos sobre la morfogénesis, modifique el conjunto de variables que caracterizan la estructura de la pastura; eso repercutiría positivamente sobre el índice de área foliar y por lo tanto en el crecimiento de la pastura. Debido a las condiciones ambientales particulares, correspondientes a un invierno con déficit hídrico severo y temperaturas máximas por encima de la media histórica y una primavera con alta concentración de precipitaciones en periodos cortos de tiempo y temperaturas mínimas inferiores a los registros históricos, se obtuvieron resultados que demuestran que durante el invierno, la pastura no pudo aprovechar el nitrógeno disponible, ya que, a pesar de producir hojas más rápidamente, no hubo una respuesta ni en la elongación foliar ni en la duración de las hojas, y, por lo tanto, la defoliación no varió entre tratamientos. En cambio, en la primavera, las condiciones hídricas y el aumento de temperatura, promovieron a que haya un efecto del fertilizante sobre la estructura de la pastura. Aumentó la senescencia foliar con una dosis media, y, al duplicar la misma, se alteró el tamaño de la hoja, manifestando una mayor defoliación, debido a que la especie presentó una disposición más erecta. En síntesis, la hipótesis que afirma una modificación en las variables morfogénicas en tratamientos fertilizados, en este estudio solo queda evidenciada en un aumento en la TAF y consecuentemente en el filicrón para el invierno y en un aumento en la TEF durante la primavera. Respecto al cambio en la estructura de la pastura, únicamente se observó significancia en el tamaño de hoja en primavera.

Palabras clave: Morfogénesis; Pastura natural; Fertilización nitrogenada; *Stipa setigera*; Flujos de tejido foliar; Densidad de plantas; Densidad de macollos; Macollos por planta; Peso de los macollos.

7. SUMMARY

The present research aims to study the morphogenetic response of *Stipa setigera* Presl., To nitrogen-phosphate fertilization in the winter-spring period, under rotational grazing conditions in the natural pasture. This species is a perennial grass, winter, cespitose and productive type tender to fine. The same one was developed in the EEMAC-Fagro, coordinates 32°23'58,98 "S; 58°02'41,43 "O., On typical Brunosols typical Soils, belonging to the San Manuel unit, developed on lodolites of the Fray Bentos formation, during the period July to October of the year 2015. The experimental design consisted of complete random blocks with four replicates. The treatments evaluated were two levels of fertilization, corresponding to 60 kg / ha of N plus 40 kg / ha of P₂O₅, and 120 kg / ha of N plus 40 kg / ha of P₂O₅, compared to an unfertilized control treatment. Measurements were made on 10 tillers of *Stipa setigera* on 3 transects per plot, with weekly monitoring of the length (green portion) of the leaf. In addition, 3 loaves of soil were extracted per plot to determine the density of the weeds and the pod, leaf and root ratios. In order to obtain the dry matter partition, 30 pots per plot of the species under study were collected. Nitrogen fertilization, through its effects on morphogenesis, was expected to modify the set of variables that characterize the structure of the pasture; That would have a positive effect on the leaf area index and therefore on pasture growth. Due to the particular environmental conditions, corresponding to a winter with severe water deficiencies and maximum temperatures above the historical average and a spring with high concentration of precipitations in short periods of time and minimum temperatures lower than the historical records, results showed that during the winter, pasture was unable to take advantage of the available nitrogen, since, despite producing leaves more quickly, there was no response either to leaf elongation or to leaf length, and therefore, defoliation did not vary between treatments. On the other hand, in the spring, the water conditions and the increase of temperature, promoted an effect of the fertilizer on the structure of the pasture. Foliar senescence increased with a mean dose, and, when duplicated, the leaf size was altered, showing a greater defoliation, because the species presented a more erect arrangement. In summary, the hypothesis that affirms a modification in the morphogenetic variables in fertilized treatments, in this study is only evidenced in an increase in the LAR and consequently in the phyllochron for the winter and in an increase in the LER during the spring. Regarding the change in the structure of the pasture, significance in leaf size was observed in spring.

Key words: Morphogenesis; Natural grassland; Nitrogen fertilization; *Stipa setigera*; Flux of foliar tissue; Density of plants; Density of tillers; Tillers per plant; Weight of the tillers.

8. BIBLIOGRAFÍA

1. Agnusdei, M.; Lemaire, G. 1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: International Symposium Grassland Ecophysiology and Ecology (1999, Curitiba, Paraná, BR). Proceedings. Curitiba, Universidad Federal de Paraná. pp. 165-186
2. Ayala, W.; Carambula, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
3. Azanza, A.; Panissa, R.; 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. 79 p.
4. Begg, J. E.; Wright, M. J. 1962. Growth and development of leaves from intercalary meristems of *Phalaris arundinacea* L. Nature. 194: 1097-1098.
5. Bemhaja, M. 1994. Fertilización nitrogenada en sistemas ganaderos. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 49-56 (Serie Técnica no. 51).
6. Berreta, E.; Risso, D.; Levrato, D.; Zamit, W. 1998. Mejoramiento de campo natural de basalto fertilizado con nitrógeno y fósforo. In: Seminario de Actualización de Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 63-73 (Serie Técnica no. 102)
7. Boggiano, P. 1990. Evaluación de 14 gramíneas perennes bajo pastoreo. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 185-195.
8. _____. 2000. Dinâmica da produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e oferta de forragem. Tesis Doctorado Ing. Agr. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 190 p.
9. Bottaro, C.; Zavala, F. 1973. Efecto de la fertilización mineral NPK en la producción de forraje de algunas pasturas naturales del Uruguay. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 171 p.

10. Broughan, R.W. 1956. Effects of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*. 7: 377-387.
11. _____. 1959. The effects of frequency and intensity of grazing on the productivity of pastures of short-rotation rye grass and red and white clove. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 2: 1232-1243.
12. Castells, D. 1974. Fertilización de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 86 p.
13. Carámbula, M. 1977. Producción y manejo de pasturas sembradas. Montevideo, Hemisferio Sur. 464 p.
14. _____. 1991. Aspectos relevantes para la producción forrajera. Montevideo, INIA. 45 p. (Serie Técnica no. 19).
15. _____. 1996. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 524 p.
16. _____. 2002a. Pasturas y forrajeras; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. t.1, 357 p.
17. _____. 2002b. Pasturas y forrajeras; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Hemisferio Sur. t.3, pp. 7-63.
18. Casal, J. J.; Deregibus, V. A.; Sánchez, R. A. 1984. Influencia de la calidad de luz sobre el macollaje de gramíneas forrajeras. *Revista Argentina de Producción Animal*. 4(supl.3): 279-288.
19. _____.; _____.; _____. 1985. Variation 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.
20. Cauduro, F. G.; Carvalho, P. C. F.; Barbosa, C. M. P. 2006. Variáveis morfológicas e estruturais de azevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) manejado sob diferentes intensidades e métodos de pastejo. *Revista Brasileira Zootecnia*. 35: 1298-1307.
21. Chapman, D.; Lemaire, G. 1993. Morfogenetic and structural determinants of plants regrowth after defoliation. In: *International Grassland Congress (12th., 1993, New Zealand). Proceedings*. Palmerston North, New Zealand. pp. 95-104.

22. _____. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A.W. eds. Ecology and management of grazing systems. Wallingford, UK, CABI. pp. 3-36.
23. Colabelli, M.; Bustos, J.; Agnusdei, M. 1998a. Crecimiento de un pastizal natural de la pampa deprimida bonaerense bajo diferente disponibilidad de agua y nitrógeno. In: Congreso Argentino de Producción Animal (22°, 1998, Río Cuarto, Córdoba). Trabajos presentados. Revista Argentina de Producción Animal. 18 (supl.1): 123-124.
24. _____.; Agnusdei, M. G.; Mazzanti, A.; Labreveux, M. 1998b. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de defoliación. INTA Balcarce Boletín técnico no. 148. 21 p
25. Cruz, P.; Boval, M. 1999. Efect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: Simpósio Internacional Grassland Ecophysiology and Ecology (40°, 1999, Curitiba). Proceedings. Curitiba, Universidad Federal de Parana. pp. 134-150.
26. Davidson, J. L.; Milthorpe, F. L. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany*. 30: 173-184.
27. 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.
28. _____. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 82: 165-172.
29. _____. 1979. Developmental characteristics of grass varieties in relation to herbage production. Effect of nitrogen on the length and longevity of leaf blades in primary growth of *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 92: 277-287.
30. _____.; Thomas, H. 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany*. 57: 591-597.
31. _____. 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.

32. Deregibus V.; Doll, U.; D'angela, E.; Kropfl, A.; Frascine, A. 1982. Aspectos ecofisiológicos de dos forrajeras estivales de los pastizales de la Depresión del Salado. Revista de la UBA. Facultad de Agronomía. 3: 57-74.
33. _____.; Sanchez, R. A.; Casal, J. J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium spp.* Plant Physiology. 72: 900-912.
34. Del Pino, A.; Hernández, J. 2002. Ciclaje de fósforo por animales bajo pastoreo en campo natural y mejoramientos con leguminosas sobre suelos de Basalto. Agrociencia (Montevideo). 6(supl.2): 47-52.
35. Dos Santos Difante, G. 2003. Importância da mofogênese no manejo de gramíneas forrageiras. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. 25 p.
36. Duru, M.; Ducrocq, H.; Feuillerac, E. 1999. Effet du regime de defoliation et de l'azote sur le phyllocrone du dactyle. In: Compte Rendu de l'Academie des Sciences (3éme., 1999, Castanet). Travaux présentée. Sciences de la Vie. 322: 717-722.
37. Errandonea, M.; Kuchman, C. 2008. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural en *Stipa setigera* Presl. y *Bromus auléticus* Ttrinius bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 166 p.
38. Ferrando, M.; Hernández, J.; Mercado, G. 2002. Dinámica del hierro y disponibilidad de fósforo durante periodos cortos de anaerobiosis en los suelos. Agrociencia (Montevideo). 6(supl.1): 1-9.
39. Fulkerson, W.; Slack, K. 1995. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. Effect of defoliation and height. Grass and Forage Science. 50: 16-20.
40. García, M.; González, O.; 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. 168 p.
41. Gastal, F.; Lemaire, G. 1988. Study of a tall fescue grown under nitrogen deficiency conditions. In: General Meeting of the European Grassland Federation (12th., 1998, Dublin). Proceedings. Dublin, Mecke Druck and Verlag. pp. 323-327.

42. _____.; 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.
43. _____.; Lemaire, G. 2002. N uptake and distribution in crops; an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany*. 53 (370): 789-799.
44. Gautier H.; Varlet-Grancher, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiologia Plantarum*. 98: 424-430.
45. _____.; 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.
46. 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.
47. Gomide, J. A. 1997. Morphogenesis and growth analysis of tropical grasses. In: International Symposium on Animal Production under Grazing (1997, Vicosa, MG, Brasil). Proceedings. s.n.t. pp. 97-115.
48. Gottschall, C. S.; Da Silva, J.; Rogrigues, C. 1998. Resúmenes. In: Ciclo de Palestras em Produção e Manejo de Bovinos de Corte (3o., 1998, Canoas, RS, Brasil). Ênfase, manejo e utilização sustentável de pastagens; anais. Canoas, s.e. pp.3-28.
49. Grant, S. A.; Barthram, G. T.; Toruell, L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. *Grass and Forage Science* 36: 155-168.
50. _____.; Barthram, L.; Torvell, L.; King, J.; Smith, H. K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*. 38: 333-344.
51. Hernández, J.; Zamalvide, J. 1998. Procesos de retención de fósforo por los suelos evaluados a través de parámetros de suelo y planta. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical (14ª., 1994, Tacuarembó). Anales. Montevideo, INIA. pp. 97-107 (Serie Técnica no. 94).

52. Hodgson, J.; Bircham, J.; Grant, S.; King, J. 1981. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: Wright, C. E. ed. Plant physiology and herbage production. Nottingham, UK, British Grassland Society. pp. 51-62 (Occasional Symposium no. 13).
53. Izaguirre, P. 1992. Notas en Stipeae. La región de la corona en el antecio de *Stipa*. Facultad de Agronomía (Montevideo). Boletín de Investigación no. 34. 24 p.
54. 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, USA, Wiley. pp. 7-20.
55. Langer, R. H. M. 1963. Tillering in herbage grasses. *Herbage Abstract*. 33: 141-148.
56. _____. 1972. How grasses grow. London, UK, Hodder. 60 p.
57. Larratea, F.; Soutto J. 2013. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la productividad invierno-primaveral en un campo natural del litoral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 174 p.
58. 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.
59. _____.; 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.
60. _____. 1997 The physiology of grass growth under grazing; tissue turnover. In: International Symposium on Animal Production under Grazing (1997, Vicosá, MG, Brasil). Proceedings. Vicosá, MG, Brasil, s.e. pp. 117-144.
61. _____. 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 Estudios Agrários Luiz de Queiroz. pp.29-37.
62. Longhi-Wagner, H.; Zanin, A. 1998. Padrões de distribuição geográfica das espécies de *Stipa L.* (Poaceae-Stipeae) ocorrentes no Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 21(supl.2): 149-159.

63. 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(supl.2): 549-556.
64. May, H.; Di Landro, E.; Álvarez, C. 1990. Avances en la caracterización de sitios en el estudio integrado de pasturas naturales y suelos en la estancia Palleros. *In: Seminario de Campo Natural (2º., 1990, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 11-33.*
65. Mazzanti, A. E.; Lemaire, G.; Gastal, F. 1994. 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.
66. _____; Marino, M. A.; Lattanzi, F.; Echeverría, H. A.; Andrade, F. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad del forraje de avena y raigras anual en el sudeste bonaerense. *INTA. Boletín técnico no. 143. 28 p.*
67. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2011. *Tecnología y producción en el agro uruguayo. Montevideo. 246 p.*
68. Millot, J. C.; Risso, D.; Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
69. Morales, A. 1998. Morfogênese e repartição do carbono em *Lotus corniculatus* L cv. são gabriel sob o efeito de restrições hídricas e luminosas. Tesis Doctorado Ing. Agr. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 74 p.
70. Morón, A. 1994. El ciclo del nitrógeno en el sistema suelo-planta-animal. *In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 1-3 (Serie Técnica no. 51).*
71. 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 (16ª., 1996, Porto Alegre). Anais. Porto Alegre, FAO. pp.17 – 62.*

72. _____. 1998. Princípios de manejo e produtividade de pastagens. In: Ciclo de Palestras em Produção e Manejo de Bovinos de Corte (3o., 1998, Canoas, RS, Brasil). Ênfase, manejo e utilização sustentável de pastagens; anais. Canoas, s.e. pp. 54-107.
73. _____. 1999. Eficiência do uso de pastagens; disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (14º., 1997, Piracicaba). Anais. Piracicaba, Brasil, FEALQ. pp. 213-251
74. _____.; Pontes, L. S. 2001. Morfogênese de plantas forrageiras e estrutura do pasto. In: Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia (38ª., 2001, Piracicaba). Anais. Piracicaba, FEALQ. pp.755-771.
75. 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.
76. Peacock, J. M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*. 12: 685-697.
77. Penning, P.; Parsons, A.; Orr, R.; Hooper, G. 1994. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. *Grass and Forage Science*. 49: 476-486.
78. Pirez, L. 2012. Evaluación de la fertilización nitrogenada del campo natural para *Stipa setigera presl* y *Bromus auleticus trinius* bajo pastoreo vacuno en el período invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 157 p.
79. Rodríguez Palma, R.; Agnusdei, M. G.; Mazzanti, A.; Echeverria, H. E.; Albanese, J. P. 1998. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la pampa deprimida bajo pastoreo 1. Crecimiento y forraje cosechable. In: Congreso Argentino de Producción Animal (22º., 1998, Río Cuarto, Córdoba). Trabajos presentados. *Revista Argentina de Producción Animal*.18 (supl.1): 121-122.
80. _____.; Rodríguez, T. 2010. Fertilización de campo natural; forraje crecido. In: Congreso de la Asociación Uruguaya de Producción Animal (3º., 2010, Montevideo). Memorias. *Agrociencia*. 14 (3): 133.

81. Rosengurtt, B. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay; 5ª. contribución. Gramíneas y leguminosas de Juan Jackson. Comportamiento en el campo y en el cultivo. Montevideo, Hemisferio Sur. 452 p.
82. _____. 1970. Gramíneas uruguayas. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 499 p.
83. _____. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 86 p.
84. Rovira, J. 1996. Manejo nutritivo de los rodeos de cría en pastoreo. Montevideo, Hemisferio Sur. 288 p.
85. 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.
86. 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).
87. 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.
88. Skinner, H. R.; Nelson, J. C. 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Annals of Botany*. 74: 9-15.
89. 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.
90. Stoddart, J. L.; Thomas, H.; Lloyd, E. J.; Pollock, C. J. 1986. The use of a temperature-profield position transducer for the study of low temperature growth in Graminae. *Planta*. 167:359-363.
91. Tisdale, S. L.; Nelson, W. L. 1970. Elementos requeridos en la nutrición de las plantas. *In*: Fertilidad de los suelos y fertilizantes. Barcelona, Montaner y Simón. cap. 3, pp. 78-120.
92. Volenec, J. J.; Nelson, C. J. 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science*. 23: 720-724.

93. Whitehead, D. C. 1995. Grassland nitrogen. Wallingford, UK, CABI. 397 p.
94. Wilman, D.; Wriqth, P. T. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts*. 53 (8): 387-393.

9. ANEXOS

1. Temperaturas y precipitaciones promedio (2002-2014) y del año 2015 para Paysandú.

Mes	Valores climáticos de referencia 2002-2014				Valores climáticos 2015			
	Temperatura media mensual			Precipitación acumulada mensual	Temperatura media mensual 2015			Precipitación acumulada mensual
	mín.	med.	máx.		mín.	med.	máx.	
Julio	6,8	11,6	16,6	63,6	0	12,3	27,2	22,4
Agosto	7,5	12,8	18,6	87,1	3	15,5	32,3	255,3
Septiembre	9,9	15,0	20,3	101,3	1,2	14,1	29,3	82
Octubre	12,5	18,1	24,0	148,7	5,3	16,5	28,3	114,6

2. Balance hídrico

								CAAD	80
Mes	Década	Precipitaciones	ETP	P-ETP	Alm.	Var. Alm.	ETR	Def.	Exc.
					1				
E	1era.	55,5	48,33	7,17	8	7	48	0	0
	2da.	198,7	43,73	154,97	80	72	44	0	83
	3era.	33,8	57,44	-23,64	60	-20	54	3	0
F	1era.	8,4	49,72	-41,32	36	-24	32	17	0
	2da.	32,8	51,1	-18,3	28	-7	40	11	0
	3era.	20,4	30,59	-10,19	25	-3	24	7	0
M	1era.	47,9	40,82	7,08	32	7	41	0	0
	2da.	0	43,79	-43,79	18	-13	13	30	0
	3era.	0,6	37,25	-36,65	12	-7	7	30	0
A	1era.	0	40,72	-40,72	7	-5	5	36	0
	2da.	36,1	33,99	2,11	9	2	34	0	0
	3era.	1	30,07	-29,07	6	-3	4	26	0
M	1era.	116,9	22,32	94,58	80	74	22	0	21
	2da.	1,1	21,6	-20,5	62	-18	19	2	0
	3era.	16,3	20,99	-4,69	58	-4	20	1	0
J	1era.	0,8	22,32	-21,52	45	-14	15	8	0
	2da.	1,1	21,6	-20,5	35	-10	11	10	0
	3era.	35,6	20,99	14,61	49	15	21	0	0
J	1era.	1,8	20,01	-18,21	39	-10	12	8	0

	2da.	1,6	20,07	-18,47	31	-8	10	10	0
	3era.	19,5	19,08	0,42	31	0	19	0	0
A	1era.	14,1	24,28	-10,18	28	-4	18	6	0
	2da.	208,7	11,24	197,46	80	52	11	0	145
	3era.	32,9	35,1	-2,2	78	-2	35	0	0
S	1era.	23,2	31,99	-8,79	70	-8	31	1	0
	2da.	0,3	40,28	-39,98	42	-27	28	13	0
	3era.	58,8	23,2	35,6	78	36	23	0	0
O	1era.	41,7	26,1	15,6	80	2	26	0	14
	2da.	48,7	37,93	10,77	80	0	38	0	11
	3era.	24,4	40,12	-15,72	66	-14	39	1	0
N	1era.	66	44,76	21,24	80	14	45	0	7
	2da.	18,3	37,91	-19,61	63	-17	36	2	0
	3era.	31,7	53,01	-21,31	48	-15	46	7	0
D	1era.	2,3	55,79	-53,49	25	-23	26	30	0
	2da.	130,7	51,51	79,19	80	55	52	0	24
	3era.	131,8	45,41	86,39	80	0	45	0	86

3. Análisis de la varianza para las variables morfogenéticas estudiadas en invierno y primavera. Datos extraídos de las mediciones semanales de Stipa.

	TEM	TETT	TETM	TSM	TSTT	TSTM	LVTM	FTCEM	FVCEM	FCEM	FEM	LVCEM	CFCEM	NTH	TMH
Trat. (p-valor) inv.	0,2500	0,3250	0,5909	0,5000	0,8600	0,7500	0,5556	0,7065	0,6709	0,3250	0,5000	0,4197	0,3550	0,6825	0,7034
Trat. (p-valor) prim.	0,1250	0,0210	0,0227	0,0714	0,5000	0,1250	0,4054	0,2581	0,9854	0,4173	0,5052	0,9854	0,5113	0,4771	0,3956
CV (%) inv.	16,3	22,7	36,8	22,3	51,8	30,3	11	6,4	8	6	0,4	10,2	7	4	13
CV (%) prim.	9,4	3,1	3,7	9,4	13,2	8,8	10,2	3,2	6	5	13	14,4	10,3	5	10
DMS (Tukey 10%) inv.	0,0166	0,1193	0,0597	0,0166	0,1085	0,0287	9,9410	0,4643	0,4312	0,3157	0,0166	5,571	2,708	0,439	4,377
DMS (Tukey 10%) prim.	0,0110	0,0146	0,0055	0,0055	0,0146	0,0055	8,0612	0,268	0,3924	0,3924	0,538	7,222	4,435	0,619	2,582
T0 (media) inv.	0,02	0,10	0,03	0,02	0,06	0,03	22,94	1,86	1,39	1,37	1,01	12,86	9,69	2,83	8,3
T60 (media) inv.	0,03	0,13	0,05	0,02	0,05	0,02	21,05	1,76	1,33	1,22	1	12,75	10,11	2,73	7,85
T120 (media) inv.	0,03	0,16	0,05	0,02	0,05	0,03	24,13	1,77	1,44	1,34	1,01	14,78	10,94	2,74	8,84
T0 (media) prim.	0,02	0,10 b	0,03 b	0,01 ab	0,03	0,02	18,32	2,12	1,66	1,09	1,01	11,04	9,88	3,12	5,89
T60 (media) prim.	0,03	0,13 a	0,04 a	0,02 a	0,03	0,02	18,63	1,96	1,65	1,15	1,01	12,37	10,75	2,96	6,26
T120 (media) prim.	0,03	0,13 a	0,04 a	0,01 b	0,03	0,01	21,41	2,05	1,67	1,18	1,17	13,67	11,39	3,18	6,99
Contraste lineal inv.	0,3453	0,1784	0,4154	0,3453	0,7446	>0,9999	0,6767	0,5353	0,7134	0,7372	>0,9999	0,2963	0,2022	0,5145	0,6639
Contraste lineal prim.	0,0667	0,0127	0,0133	0,3453	0,4523	0,3453	0,2603	0,3827	0,9392	0,2444	0,3552	0,2770	0,3024	0,7392	0,2278
Contraste cuadrático inv.	0,1679	>0,9999	0,6159	0,5528	0,7083	0,5000	0,3629	0,6495	0,4650	0,1833	0,2929	0,4645	0,7514	0,6318	0,5231
Contraste cuadrático prim.	0,5528	0,0570	0,0715	0,0385	0,3970	0,0715	0,5470	0,1674	0,8952	0,7519	0,5402	0,9939	0,9120	0,2889	0,7801

4. Análisis de la varianza para las variables estructurales estudiadas en primavera. Datos extraídos del trabajo con panes de tierra.

Prim.	Num mac./m ²	L S (kg/ha)	V S (kg/ha)	R S (kg/ha)	PA S (kg/ha)	Total S (Kg/ha)	P mac. PA S (Mg)	P mac. Total S (Mg)	L/V S	PA/R S	PA R (kg/ha)	RR (kg/ha)	TOT R (kg/ha)	PA/R R
Trat. (p-valor)	0,5414	0,4622	0,7052	0,4157	0,6270	0,4839	0,6631	0,6299	0,1401	0,2277	0,4459	0,976	0,9060	0,3966
CV (%)	22,0	27	35	42,5	31	33,2	41	45,4	8	13,8	25	39	33,8	30,6
DMS (Tuckey 10%)	2387	378	468	802	845	1540	46	87,47	0,3506	0,9571	1586	8332	9462	0,42
T0 (media)	2675	287	270	275	557	833	25,43	37,94	1,09	2,06	1232	5071	6304	0,25
T60 (media)	3054	426	357	585	783	1368	24,69	44,22	1,21	1,51	1799	5522	7321	0,36
T120 (media)	2287	329	365	534	695	1229	35,11	60,59	0,91	1,55	1728	5352	7079	0,43

5. Análisis de la varianza para las variables estructurales estudiadas en invierno-primavera. Datos extraídos del trabajo con panes de tierra

Inv.-Prim.	Num. Mac./m ²	L S (kg/ha)	V S (kg/ha)	R S (kg/ha)	PA S (kg/ha)	TOT S (Kg/ha)	P mac. PA S (Mg)	P mac. total S (Mg)	L/V S	PA/R S	PA R (kg/ha)	R R (kg/ha)	Total R (kg/ha)	PA/R R
Trat. (p-valor)	0,7808	0,3884	0,2423	0,1416	0,2981	0,1809	0,4628	0,4589	0,9181	0,6385	0,5305	0,8069	0,9570	0,6941
CV (%)	36	45	32	35	37	32	35	38	20	22	24	33	28	43
DMS (Tuckey 10%)	2349	355	222	346	550	812	20	37	0,5694	0,8614	853	4102	4515	0,349
T0 (media)	2495	235	208	248	444	692	20	32	1,28	1,8	1365	5387	6752	0,3
T60 (media)	2941	383	321	515	705	1221	23	41	1,22	1,5	1734	4963	6697	0,41
T120 (media)	3075	422	363	529	785	1315	30,46	51	1,19	1,68	1581	5942	7523	0,35
Contraste lineal	0,5265	0,2149	0,1212	0,0844	0,1562	0,0973	0,2573	0,2404	0,7019	0,7054	0,5158	0,7231	0,6563	0,6958
Contraste cuadrático	0,8397	0,5431	0,6281	0,3003	0,6211	0,4337	0,7298	0,9367	0,9454	0,4111	0,3772	0,6082	0,7672	0,4737

6. Análisis de la varianza para las variables estructurales en invierno y primavera.

	Peso/mac. (BF)	Prom. Long. Lam.	Peso láminas (BS)	Peso vainas	Peso del macollo PA (BS)	Gramos/cm (BS)
Trat. (p-valor) inv.	0,0741	0,7657	0,1375	0,3669	0,1485	0,3612
Trat. (p-valor) prim.	0,6138	0,0692	0,1838	0,7888	0,3707	0,1926
CV (%) inv.	5,8	10	8	33,1	11	7,5
CV (%) prim.	38	7,8	21	54,4	29,3	10
DMS (Tukey 10%) inv.	0,0361	3,3390	0,3322	0,4589	0,0200	0,0004
DMS (Tukey 10%) prim.	0,1996	2,5014	0,7452	0,7313	0,0480	0,0006
T0 (media) inv.	0,17 a	8,43	1,13	0,45	0,05	0,00150
T60 (media) inv.	0,13 b	7,88	0,84	0,24	0,04	0,00130
T120 (media) inv.	0,16 ab	8,45	0,99	0,34	0,04	0,00150
T0 (media) prim.	0,15	8,75 a	1,13	0,35	0,05	0,00160
T60 (media) prim.	0,1	6,08 b	0,59	0,26	0,03	0,00120
T120 (media) prim.	0,14	8,94 a	0,94	0,39	0,04	0,00140
Contraste lineal inv.	0,1881	0,9826	0,2413	0,4166	0,2325	0,7597
Contraste lineal prim.	0,9047	0,7876	0,4100	0,8263	0,7225	0,3317
Contraste cuadrático inv.	0,0442	0,5162	0,0885	0,2601	0,0993	0,2059
Contraste cuadrático prim.	0,3813	0,0353	0,1077	0,5625	0,3142	0,1214

7. Análisis de la varianza para tasa líquida y crecimiento diario en invierno y primavera.

	Tasa líquida	Crec./ día (kg)
Trat. (p-valor) inv.	0,5714	Sd
Trat. (p-valor) prim.	0,1491	0,2416
CV (%) inv.	108,87	Sd
CV (%) prim.	19,92	25,08
DMS (Tuckey 10%) inv.	0,0662	Sd
DMS (Tuckey 10%) prim.	0,01686	10,5393
T0 (media) inv.	0,01	Sd
T60 (media) inv.	0,03	Sd
T120 (media) inv.	0,02	Sd
T0 (media) prim.	0,01	6,65
T60 (media) prim.	0,02	11,71
T120 (media) prim.	0,03	12,74

8. Análisis de la varianza para el filocrón en invierno y primavera.

	Filocrón
Trat. (p-valor) inv.	0,0806
Trat. (p-valor) prim.	0,3328
CV (%) inv.	5,1
CV (%) prim.	4,5
DMS (Tukey 10%) inv.	99,6130
DMS (Tukey 10%) prim.	69,380

T0 (media) inv.	537,81a
T60 (media) inv.	420,47b
T120 (media) inv.	482,61ab
T0 (media) prim.	391,17
T60 (media) prim.	360,22
T120 (media) prim.	388,45
Contraste lineal inv.	0,1538
Contraste lineal prim.	0,8884
Contraste cuadrático inv.	0,0519
Contraste cuadrático prim.	0,1841

9. Disponible, remanente, dotación y ofrecido animal para invierno y primavera.

Tratamiento	Disponible (kg MS/ha)	Remanente (kg MS/ha)	Dotación (animales/ha)	OF % PV
Invierno				
0	2763	1734	5	26
60	2564	1658	7	18
120	2886	2004	7	20
Primavera				
0	1639	1288	4	13
60	2517	1299	12	8
120	2407	1736	12	8

10. Análisis de la varianza para las variables de defoliación en invierno y primavera.

	TDM	TXDTM	DTT	DTM	DTMT	DTMM
Trat. (p-valor) inv.	0,9328	0,9164	0,6987	0,7037	0,7226	0,9330
Trat. (p-valor) prim.	0,3749	0,0584	0,2274	0,0764	0,2821	0,1069
CV (%) inv.	13,8	16	12	19,3	10	19,2
CV (%) prim.	10,1	5,4	15	10,6	6,6	7
DMS (Tukey 10%) inv.	31,7072	75,6534	6,9107	8,8792	21,1117	33,1401
DMS (Tukey 10%) prim.	25,827	30,9729	8,5056	5,0878	16,1316	13,2766
T0 (media) inv.	58,18	122,84	13,85	11,13	53,66	41,18
T60 (media) inv.	56,25	115,52	13,76	10,44	57,1	44,26
T120 (media) inv.	55,26	116,3	15,16	12,42	52,79	42,47
T0 (media) prim.	56,71	122,21	11,91	9,18	55,63	43,07
T60 (media) prim.	64	139,3	13,6	11,04	50,7	49,29
T120 (media) prim.	68,21	165,31	17,26	15,21	64,58	56,44
Contraste lineal inv.	0,7448	0,7597	0,5226	0,6156	0,8827	0,8887
Contraste lineal prim.	0,2128	0,0300	0,1256	0,0408	0,1534	0,0551
Contraste cuadrático inv.	0,9515	0,8295	0,6540	0,5545	0,4803	0,7635
Contraste cuadrático prim.	0,8068	0,5698	0,6408	0,3979	0,8783	0,8838