

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA

RESPUESTA MORFOGENÉTICA DE *Paspalum notatum* A LA  
FERTILIZACIÓN NITROGENADA

por

María Valentina TRICOT CUÑA

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 Zanoniani

-----  
Ing. Agr. Mónica Cadenazzi

Fecha: 6 de diciembre de 2017

Autor: -----  
María Valentina Tricot Cuña

## AGRADECIMIENTOS

A Dios, por brindarme la posibilidad de hacer la carrera que siempre quise y darme las fuerzas para seguir adelante a pesar de todas las adversidades.

A mi mamá, que este año partió físicamente, pero que fue y sigue siendo mi sostén cada día, quien estuvo en cada paso festejando mis alegrías y apoyándome en cada fracaso. Este trabajo es especialmente dedicado a ella.

A mi papá y hermanos, quienes acompañaron y aconsejaron tanto a lo largo de este camino.

A Martín y a María, por el apoyo incondicional.

A los amigos que estuvieron en cada etapa alentándome, sobre todo en los últimos tiempos.

A Pablo Boggiano, mi tutor de tesis, y a Mónica Cadenazzi, por el apoyo brindado en todo el proceso de este trabajo, por cada consejo y cada aprendizaje.

A la Facultad de Agronomía, por permitirme la posibilidad del conocimiento, especialmente a todos los docentes por su guía y apoyo a lo largo de esta carrera.

## TABLA DE CONTENIDO

Página

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	1
1.1 <u>OBJETIVOS</u> .....	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u> .....	2
2.1 <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	2
2.2 <u>ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA</u> .....	3
2.2.1 <u>Características morfogénéticas de las plantas</u> .....	3
2.2.1.1 <u>Tasa de elongación foliar</u> .....	5
2.2.1.2 <u>Tasa de aparición foliar y macollaje</u> .....	6
2.2.1.3 <u>Vida media foliar</u> .....	7
2.2.2 <u>Características estructurales de la pastura</u> .....	8
2.2.3 <u>Plasticidad fenotípica</u> .....	10
2.3 <u>FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN EL         CRECIMIENTO DEL FORRAJE</u> .....	12
2.3.1 <u>Efecto de la cantidad y calidad de la luz</u> .....	12
2.3.2 <u>Efecto de la temperatura</u> .....	15
2.3.3 <u>Efecto de la disponibilidad de agua</u> .....	17
2.4 <u>FACTORES DE MANEJO QUE MODIFICAN LA         MORFOGÉNESIS Y LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES         DE LA PASTURA</u> .....	18
2.4.1 <u>Efecto del manejo del pastoreo</u> .....	18
2.4.2 <u>Efecto de la fertilización nitrogenada</u> .....	21
2.4.2.1 <u>Efecto sobre la producción de forraje y la distribución                 estacional</u> .....	23
2.4.2.2 <u>Efecto sobre las variables morfogénéticas</u> .....	26
2.4.2.3 <u>Efecto sobre las variables estructurales</u> .....	29
2.5 <u>FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR</u> .....	30
2.5.1 <u>Efecto del pastoreo</u> .....	32
2.5.2 <u>Implicancias del flujo de tejido foliar bajo pastoreo</u> .....	34
2.6 <u>HIPÓTESIS</u> .....	35

3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> .....	36
3.1 LOCALIZACIÓN Y PERÍODO DE EVALUACIÓN.....	36
3.2 CLIMA Y SUELO .....	36
3.3 HISTÓRICO DEL ÁREA .....	37
3.4 DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS .....	37
3.5 PERÍODO EXPERIMENTAL.....	37
3.6 CONDUCCIÓN DEL EXPERIMENTO .....	38
3.6.1 <u>Fertilización</u> .....	38
3.6.2 <u>Control de malezas</u> .....	38
3.6.3 <u>Animales experimentales y sistema de pastoreo</u> .....	38
3.7 DETERMINACIONES EN LA PASTURA.....	39
3.7.1 <u>Medidas en los macollos de <i>Paspalum notatum</i> Fl</u> .....	39
3.7.2 <u>Variables calculadas</u> .....	39
3.7.2.1 Número total de hojas por macollo, en promedio (NTOTH) .....	39
3.7.2.2 Número de hojas totales (senescentes o defoliadas) completamente expandidas por macollo, en promedio (FTCEM) .....	40
3.7.2.3 Número de hojas completamente expandidas, sin defoliación y sin senescencia, por macollo en promedio (FCEM).....	40
3.7.2.4 Número de hojas en extensión por macollo, en promedio (FEM) .....	40
3.7.2.5 Lámina verde total por macollo, en promedio (LVTOTM) .....	40
3.7.2.6 Lámina verde completamente expandida por macollo, en promedio (LVCEM) .....	40
3.7.2.7 Extensión total (EXTTOT) .....	40
3.7.2.8 Tasa de extensión total por macollo, en promedio (TETOTT).....	41
3.7.2.9 Tasa de extensión total promedio del macollo (TETOTM).....	41
3.7.2.10 Senescencia total (SENECTOT).....	41
3.7.2.11 Tasa de senescencia media por macollo (TSMED) .....	41
3.7.2.12 Tasa de senescencia total por macollo, en promedio (TSTOTM) .....	41
3.7.2.13 Defoliación total por macollo, en promedio (DTOTMACM) .....	41
3.8 ANÁLISIS DE DATOS.....	41
4. <u>RESULTADOS</u> .....	43

4.1 CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DEL PERÍODO EN ESTUDIO.....	43
4.1.1 <u>Períodos 1 y 2: verano 1996-1997 y otoño 1997</u> .....	43
4.1.2 <u>Períodos 3 y 4: primavera 1997 y verano 1997</u> .....	44
4.1.3 <u>Período 5: otoño 1998</u> .....	45
4.2 VARIABLES EN ESTUDIO .....	46
4.2.1 <u>Relación entre las variables estudiadas y los tratamientos</u> .....	46
4.2.1.1 Variables de aparición y extensión foliar.....	46
4.2.1.2 Variables de senescencia .....	51
4.2.1.3 Variables de defoliación .....	53
5. <u>DISCUSIÓN</u> .....	54
5.1 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS CARACTERES MORFOGENÉTICOS.....	54
5.2 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS CARACTERES ESTRUCTURALES.....	56
5.3 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS PROCESOS DE SENESCENCIA Y DEFOLIACIÓN.....	56
6. <u>CONCLUSIONES</u> .....	59
7. <u>RESUMEN</u> .....	60
8. <u>SUMMARY</u> .....	62
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> .....	64
10. <u>ANEXOS</u> .....	72

## LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Fechas de aplicación de las dosis de nitrógeno en los años 1 y 2 del experimento.....	39
Figura No.	
1. Relación entre variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura.....	4
2. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período noviembre 1996-abril 1997.....	43
3. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período noviembre 1996-abril 1997.....	43
4. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período agosto-diciembre 1997.....	44
5. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período agosto-diciembre 1997.....	44
6. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período marzo-abril 1998.....	45
7. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período marzo-abril 1998.....	45
8. Número total de hojas por macollo, en promedio.....	46
9. Número de hojas totales (incluyendo senescentes y defoliadas) completamente expandidas, por macollo en promedio.....	47
10. Número de hojas completamente expandidas, sin defoliación y sin senescencia, por macollo, en promedio.....	47
11. Número de hojas en extensión por macollo, en promedio.....	48
12. Lámina verde total por macollo, en promedio (cm).....	49
13. Lámina verde completamente expandida por macollo, en promedio (cm).....	49
14. Extensión total (cm/macollo).....	50
15. Tasa de extensión total por macollo, en promedio (cm/°C día).....	50
16. Tasa de extensión total promedio del macollo (cm/°C día).....	51

17. Senescencia total(cm).....	51
18. Tasa de senescencia media por macollo (cm/°C día).....	52
19. Tasa de senescencia total por macollo en promedio (cm/°C día).....	52
20. Defoliación total por macollo, en promedio (%) para los 3 tratamientos de nitrógeno, en los 5 períodos estudiados.....	53
21. Regresión de FEM.....	55



## 1. INTRODUCCIÓN

El campo natural ha sido el principal sustento de la ganadería de la región sur de América del Sur y ocupa el 71% del total de las áreas destinadas a la pecuaria en el trópico brasileiro (Moraes et al., citados por Boggiano, 2000), especialmente en Rio Grande do Sul, ocupando el 40% del territorio (Nabinger et al., 2000).

La región subtropical brasileña, como pocos lugares en el mundo, presenta una gran diversidad en especies forrajeras nativas, con casi 800 gramíneas y 200 leguminosas. Por otra parte, las condiciones climáticas particulares hacen posible una coexistencia inusual de especies C4 estivales y C3 invernales (Nabinger et al., 2000).

A pesar de que este recurso natural renovable haya posibilitado y sustentado la producción de productos de origen animal comercializables, y que haya participado de la conservación de otros recursos naturales como el suelo, el agua, la fauna y la amplia diversidad florística que caracteriza el ambiente rural, ha sido muy poco valorizado y a la vez muy exigido.

Actualmente existe un nivel de información confiable referente al efecto modificador de la presión y la frecuencia de pastoreo sobre la composición botánica de las pasturas naturales, de las tasas de crecimiento de esas pasturas y de su capacidad de producción animal. Sin embargo, falta información sobre el comportamiento ecofisiológico de las especies responsables de la producción de forraje de las pasturas nativas en relación a la frecuencia e intensidad con que son defoliadas, y su respuesta a condiciones de mejora de la fertilidad del suelo.

Según Nabinger (1997) el conocimiento de la potencialidad de producción de forraje permitida por las condiciones del clima y limitaciones edáficas es un requisito esencial para el desarrollo de cualquier estrategia de producción animal basada en pasturas naturales.

### 1.1 OBJETIVOS

El presente trabajo tiene por objetivo estudiar la dinámica del crecimiento de *Paspalum notatum* a través del análisis de la respuesta morfogénica frente a diferentes dosis de fertilización nitrogenada bajo condiciones de pastoreo continuo.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 INTRODUCCIÓN

Los pasturas naturales de la región presentan una gran diversidad estructural, con predominio de gramíneas y proporciones relativamente bajas de leguminosas (Nabinger et al., 2000). Hay una gran variabilidad en la productividad en tiempo y espacio. Las variaciones temporales están determinadas por la variación climática estacional. La respuesta de una comunidad de plantas se determina esencialmente por la coexistencia de especies C3 y C4 adaptadas a climas subtropicales. El equilibrio de estas especies dentro de una comunidad determina el equilibrio de crecimiento a través de las diferentes estaciones del año y define el balance de la producción anual de forraje. La frecuencia de las especies de invierno puede ser del 17% o más (Gomes, citado por Boggiano, 2000), pero esto es rara vez observado, debido a la mala gestión de la tierra, que incluye la quema y la sobrecarga de invierno. La variación espacial está fuertemente ligada a las características físicas y químicas del suelo, la altitud y la precipitación, factores que determinan importantes variaciones en la productividad relacionadas con la dominancia de las especies.

En el manto de homogeneidad aparente de las pasturas naturales, una observación cuidadosa permite distinguir una serie de comunidades vegetales, heterogéneas en composición y estructura (Rosengurtt et al., citados por Millot et al., 1987). Dicha diversidad puede estar explicada por un conjunto de factores, tales como la estructura física y química del suelo, el pastoreo desuniforme haciendo presión sobre las especies de mejor calidad, y el reciclado de nutrientes.

A través de la expresión de ajustes morfofisiológicos, determinantes de la capacidad de adaptación de las plantas y por la permanente competencia entre las mismas por los recursos del medio, es que estas asociaciones de individuos se modifican, dando lugar a la heterogeneidad espacio-temporal que caracteriza a las pasturas del campo natural, y a los patrones de conducta de consumo de los herbívoros (Coughenour, citado por Boggiano, 2000).

Una comprensión de la autoecología de las plantas y de las relaciones medioambientales es crucial para el éxito de los esfuerzos de restauración. Las interacciones bióticas, tanto planta-planta como planta-animal, operarán en un contexto de restricciones edáficas y climáticas para regular y determinar los patrones de distribución, abundancia y persistencia de las especies en el tiempo. Gran parte del conocimiento generado acerca del resultado de las interacciones bióticas ha venido y continuará procediendo de los intentos de resolver problemas aplicados (Harper, citado por Coughenour, 1991), tales

como los asociados con la reconstrucción de comunidades de vegetación en tierras perturbadas.

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y las pérdidas de forraje ocurren simultáneamente como resultado de los procesos de crecimiento y senescencia (Hodgson et al., 1981). Es por esto, que la cuantificación de la morfogénesis brinda información básica para comprender la dinámica de producción y pérdida de forraje.

## 2.2 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LA PASTURA

Las plantas forrajeras, como todos los seres vivos, nacen, crecen, se reproducen y mueren, en un ciclo definido, variable y dependiente de características individuales de las diversas especies. Su crecimiento es el resultado del balance de dos procesos opuestos: i) fotosíntesis, en el cual se fija CO<sub>2</sub> a partir de compuestos orgánicos, siendo este proceso dependiente de la superficie foliar y de las condiciones ambientales; y ii) respiración, que a través de la oxidación de los carbohidratos, suministra la energía necesaria para las demás funciones vitales, dependiendo este proceso de los niveles de reserva de la planta así como también de las condiciones ambientales (Milot et al., 1987).

Un balance positivo de ambos procesos (Marchegiani, citado por Milot et al., 1987), es el resultado de la acumulación de sustancias que, podrán almacenarse en bases de macollos y raíces o traslocarse a tejidos jóvenes en actividad, aportando a la formación y desarrollo futuro.

Según Gastal et al. (1992), frente a la ausencia de estrés hídrico, la expansión foliar se puede considerar directamente determinada por la temperatura y la nutrición nitrogenada. La tasa de expansión foliar puede verse limitada por la producción ó uso de los asimilados por los meristemas foliares, lo cual, a su vez, es determinado de forma directa por la temperatura, factor que gobierna las tasas de división y expansión celular (Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei, 2000).

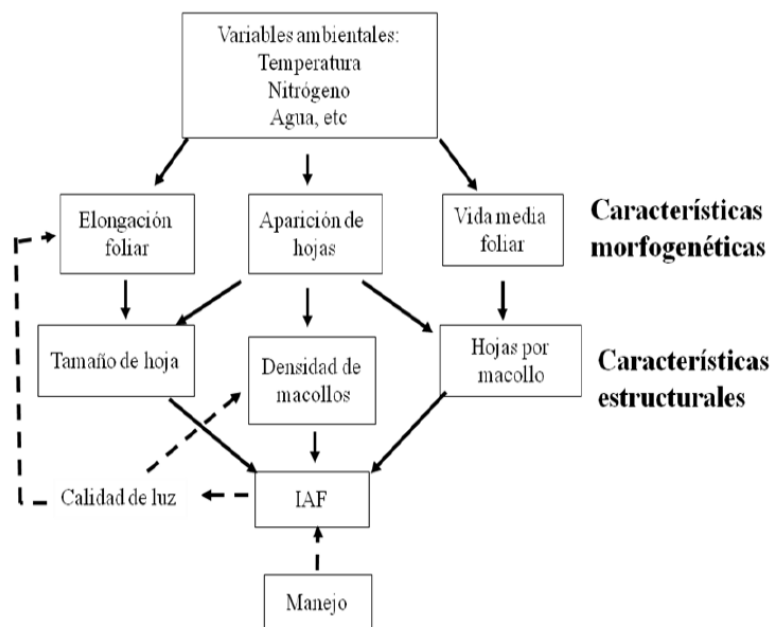
### 2.2.1 Características morfogenéticas de las plantas

La morfología de las especies en una situación dada es el resultado de un proceso denominado morfogénesis. La morfogénesis de las plantas, definida por Chapman y Lemaire (1993), es la dinámica de generación y expansión de la forma vegetal en el espacio. Según Cruz y Boval (2000) el proceso dinámico es el resultado de la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis) y el equilibrio entre su crecimiento y las tasas de senescencia.

En las plantas forrajeras los atributos morfogenéticos determinan la arquitectura de la planta y afectan la accesibilidad de los animales al forraje. La morfología de las plantas individuales, a su vez, incide en la estructura y funcionamiento de las poblaciones y comunidades, determinando el surgimiento de las interacciones competitivas entre especies y entre individuos de una misma especie. Estas relaciones competitivas son alteradas por el pastoreo, al defoliarse diferencialmente a las distintas especies, modificando la expresión de los mecanismos de rebrote, a favor de unas y en detrimento de otras (Lemaire, 2001). En consecuencia, se afecta el desarrollo del área foliar, responsable de la captura de carbono a través de la fotosíntesis, y por tanto de la producción de materia seca.

La morfogénesis de las plantas se expresa como la tasa de aparición y expansión del tamaño de los nuevos órganos de las plantas, así como su tasa de desaparición por senescencia. Para una especie herbácea vegetativa, como *Lolium perenne* o *Festuca arundinacea*, los tejidos foliares se producen secuencialmente como una cadena de fitómeros a nivel del tallo individual, cada uno siguiendo una serie preprogramada de etapas de desarrollo, desde la iniciación del primordio como meristema hasta la madurez y la senescencia ontogénica (Silsbury, citado por Lemaire y Agnusdei, 2000).

Figura No. 1. Relación entre variables morfogenéticas y las características estructurales de la pastura.



Fuente: Chapman y Lemaire (1993).

Como se presenta en la Figura No. 1, los tres parámetros principales de crecimiento foliar son los siguientes:

- La tasa de elongación foliar (TEF), que mide el incremento diario de la longitud de la hoja individual (mm día<sup>-1</sup>).
- La tasa de aparición foliar (TAF), que mide el número de hojas que aparecen por unidad de tiempo.
- La vida media foliar (VMF), que mide el período de tiempo durante el cual una porción dada de tejido foliar de nueva apariencia permanece verde.

#### 2.2.1.1 Tasa de elongación foliar

La regulación del crecimiento de una hoja de gramínea es un proceso complejo en el que interactúan factores intrínsecos de la planta con factores extrínsecos del ambiente (Busqué y Herrero, 1995).

La extensión foliar en las gramíneas está restringida a una zona meristemática en la base de las hojas en expansión y que se encuentra protegida por el pseudotallo formado por las vainas de las hojas que la preceden. En esta área de crecimiento se distingue una zona de multiplicación celular, una zona de alargamiento y una zona de maduración. La tasa de extensión foliar (TEF) es 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 dependiendo del segmento (Skinner y Nelson, 1995).

A partir del inicio de una nueva hoja, la lámina es la parte que primero se desarrolla dentro del tubo que forma la vaina de la hoja anterior. Cuando la lámina ha crecido hasta cierto punto, fuera de la vaina de la hoja anterior, detiene su crecimiento y comienza la elongación de la vaina (Schnyder et al., citados por Busqué y Herrero, 1995). Se considera que este cambio espacial en el crecimiento de la hoja está regulado por el cambio en la calidad de la radiación incidente en los fotorreceptores de la hoja (Deregibus et al., 1983).

La tasa de extensión de hojas es otro componente de la producción de forraje afectado por la disponibilidad de nitrógeno, y aumenta con el aumento en la fertilización nitrogenada. Mazzanti y Lemaire (1994) verificaron un aumento de 15 a 28 % en la tasa de expansión foliar para un nivel alto de nitrógeno. Wilman y Pearse (1984) citaron mayores respuestas en la TEF a la adición de N acompañado de la reducción en la frecuencia de cortes. Así la magnitud de la respuesta a la adición de N será dependiente de la presión de pastoreo que determina la frecuencia e intensidad de las remociones que sufren los macollos individualmente.

Cruz y Boval (2000) destacan que en las gramíneas estoloníferas el efecto de la nutrición nitrogenada es menor que en las cespitosas, pues existe competencia por los nutrientes entre las dos fuentes de crecimiento activo: el estolón y las hojas.

La participación de la TEF en la producción de MS se asocia al peso específico de las hojas (mg/cm<sup>2</sup>), el cual disminuyó con niveles crecientes de nitrógeno (Wilman y Pearse 1984, Mazzanti y Lemaire 1994).

#### 2.2.1.2 Tasa de aparición foliar y macollaje

La tasa de aparición de las hojas en una planta (número de hojas/tallo en una unidad de tiempo) influye decisivamente sobre todas las características estructurales de la planta, y por ende de la pastura. Su valor puede suministrar una indicación muy precisa de la densidad de la población de los macollos, y conjuntamente con la tasa de elongación y la duración de la vida de la hoja, permiten estimar el tamaño y el número de hojas verdes por macollo (Busqué y Herrero, 1995).

Según Lemaire y Agnusdei (2000), la tasa de aparición foliar (TAF) representa la tasa a la cual son producidas nuevas hojas en un macollo, y dicho coeficiente es inverso al filocrón, siendo este último el tiempo que transcurre entre la iniciación de dos hojas sucesivas.

Nabinger (1996) concluyó que el filocrón puede ser calculado como el inverso del coeficiente angular de regresión lineal entre la acumulación de hojas en un macollo en relación a la suma térmica.

Para una especie dada, el filocrón aparece como un parámetro relativamente constante cuando se expresa en tiempo térmico (grados-día), proporcionando así una base de escala de tiempo para estudiar la morfogénesis de las plantas (Chapman y Lemaire, 1993).

Con la producción de un nuevo primordio foliar, el meristema apical produce un nuevo capullo axilar, que potencialmente puede crecer y dar un nuevo macollo. Cuantas más hojas se producen, mayor será la cantidad de yemas axilares presentes y por lo tanto se registrará un mayor número de macollos (Davies, 1974).

La TAF ocupa un lugar principal en el proceso de producción de materia seca (Anslow, citado por Boggiano, 2000), pues es la variable morfogenética que lidera el desarrollo de las características estructurales de la pastura, determinando la densidad de macollos, e influyendo sobre la longitud y el número de hojas por macollo (Chapman y Lemaire, 1993). La TAF es determinada por la temperatura siendo poco afectada por las demás variables

ambientales. La fertilización nitrogenada presenta poco efecto sobre la TAF, tanto en plantas individuales como en pasturas densas (Whitehead, 1995).

Una especie con alta TAF tiende a producir un alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos, dando lugar a una estructura de vegetación baja y densa. Por el contrario, una especie con una TAF baja tenderá a producir pocas hojas largas por macollo y una menor densidad del perfil, lo que dará lugar a una vegetación de estructura potencialmente más alta (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El macollo representa la unidad estructural básica de las gramíneas. Según Nabinger (1996) las plantas se encuentran constituidas por un conjunto de macollos que provienen a su vez de un macollo principal; la arquitectura de las mismas está determinada por la morfología y disposición de dicha estructura principal.

La densidad de macollos presentes en una pastura, en un momento dado, es el resultado del balance entre la tasa de aparición y la de mortandad de macollos. Según Chapman y Lemaire (1993) la tasa de aparición de macollos es dependiente de la TEF ya que para formarse el brote axilar que puede originar potencialmente el nuevo macollo, es necesaria la existencia previa de la hoja que lo formará. Es por ello que la forma potencial de macollaje de un determinado genotipo va a depender de la velocidad de aparición de hojas, pues cada una de ellas tendrá asignada la generación de una o más yemas axilares (Nabinger, 1996).

Lemaire y Gastal (1997) determinó que en términos generales especies con valores altos de TAF producirán muchos macollos de pequeño tamaño, mientras que con TAF más bajos se producirán menos macollos pero de tamaño mayor.

### 2.2.1.3 Vida media foliar

La VMF determina el número máximo de hojas vivas que un macollo individual puede soportar cuando alcanza su rendimiento máximo (Lemaire y Agnusdei, 2000). Este coeficiente representa el período durante el cual, después de una defoliación completa, los tejidos de hojas verdes se acumulan en macollos adultos individuales sin ninguna pérdida por senescencia. Después de este retraso, comienza la acumulación de tejidos muertos de hoja, haciendo coincidir la acumulación de nuevo material foliar y conduciendo a un equilibrio entre la aparición y desaparición de tejidos foliares en el macollo individual.

Lemaire y Chapman (1996), propusieron que la VMF puede ser utilizada para la caracterización de las aptitudes diferenciales de las especies para acumular tejidos de hoja verde. Para *Festuca arundinacea*, se encontró

que la VMF promedio es de 570 grados-día, lo que corresponde a aproximadamente 2,5 filocronos. En consecuencia, se puede acumular un máximo de 2,5 hojas totalmente expandidas en cada macollo adulto antes de alcanzar el rendimiento máximo (Lemaire, 1988). La VMF junto a la tasa de aparición de hojas define el número de hojas vivas que soporta un macollo promedio de un determinado material genético (Davies, 1988).

El conocimiento de la duración de vida de las hojas es de suma importancia en el manejo de las pasturas, ya que 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). Conociendo las diferencias entre la VMF de las especies (Lemaire y Chapman, 1996), se puede realizar un manejo más adecuado del pastoreo, haciendo más sustentable la producción de forraje de las pasturas.

### 2.2.2 Características estructurales de la pastura

Un enfoque clásico desarrollado para el modelado de cultivos considera la población de plantas como una entidad global que intercambia energía y masa con el medio ambiente. Según Busqué y Herrero (1995), el funcionamiento de dicho sistema se caracteriza por los flujos de energía (radiación, calor sensible) y masa (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, N, minerales) entre la población total de las plantas y el suelo y la atmósfera. Estos flujos están influenciados por las características estructurales de la población vegetal en términos de tamaño y distribución espacial de las superficies de intercambio, tales como el índice de área foliar (IAF) y su distribución geométrica, la arquitectura de la raíz y la distribución en el suelo. Entre la población de plantas y el medio ambiente externo también se regulan por funciones biológicas como la difusión estomática de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, fotosíntesis, respiración, absorción de nitratos o fijación de nitrógeno.

Según Lemaire (2001), este enfoque proporciona herramientas útiles para modelar el funcionamiento de una población de plantas en equilibrio, cuando las características estructurales de la población de plantas, que determinan la tasa de los diferentes flujos en respuesta al entorno externo, están en estado estacionario. Sin embargo, los parámetros estructurales de la población vegetal, tales como el tamaño relativo de los diferentes órganos para la captura de recursos (superficie de las hojas y de las raíces) o para el almacenamiento de reservas, determinan las propiedades de intercambio del sistema. Estos cambios en la estructura de la población de las plantas son consecuencia de i) las modificaciones del patrón de asignación de asimilados



dentro de plantas individuales entre sus diferentes órganos (hojas, tallos o ramas, raíces) y ii) la modificación en el reparto de recursos entre las diferentes categorías de plantas individuales que componen la población de plantas.

Gosse, citado por Lemaire (2001), demostraron que dentro de una pradera de alfalfa era posible distinguir dos categorías morfológicas de yemas con diferente distribución de altura, lo que condujo a una estructura jerárquica de la población de plantas resultante de la competencia intraespecífica. En una población de plantas pluriespecíficas, la dinámica de la estructura es el resultado de i) los cambios en la demografía de las especies en términos de nacimiento y muerte de los individuos, y ii) los cambios en la estructura de cada especie en respuesta a las interferencias entre individuos (plantas) dentro de la población de plantas. Por lo tanto, la identificación de los mecanismos de competencia entre plantas individuales dentro de una población de plantas es un requisito previo para el análisis de la dinámica de la población de plantas sometida a restricciones ambientales variables y a diversas perturbaciones determinadas por la herbivoría.

Cruz y Boval (2000) estudiaron que durante el crecimiento vegetativo, las variables correspondientes al tamaño de hoja, el número de hojas por macollo y la densidad de macollos, determinan la estructura de la pastura. Estas características estructurales determinan el índice de área foliar (IAF), que regula la dinámica de rebrote de la pastura mediante la intercepción de luz.

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

Davies (1974) concluyó que la densidad de macollos está parcialmente relacionada con la tasa de aparición foliar (TAF), y que ésta determina el número de sitios potenciales para la aparición de macollos. Es por ello que los 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, siendo esta última causada principalmente por la remoción de ápices que genera el pastoreo animal, y también por la falta de carbono que se genera en pasturas muy densas como resultado de la competición por luz (Lemaire y Chapman, 1996).

El equilibrio entre aparición y muerte de macollos es dependiente, en gran parte, del régimen de defoliación de la pastura, que a su vez determina la

evolución del IAF, que parece ser el factor clave que gobierna tanto la aparición como la muerte de macollos. Para regímenes de defoliaciones intermitentes la densidad de macollos aumenta después de la defoliación hasta que se alcanza un IAF de 3-4 y luego declina (Simon y Lemaire, 1987). En situaciones de pastoreo continuo, la densidad de macollos se determina principalmente por el IAF de la pastura en estado estacionario. Las praderas que son severamente pastoreadas tienen una mayor densidad de forraje que los pastos que reciben un pastoreo de tipo laxo (Grant et al., 1983).

Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas por macollo (número bastante constante dentro de cada genotipo), y alcanzado 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 (VMF) y la tasa de aparición de hojas (Lemaire y Chapman, 1996), y llegado al máximo de hojas comienza a disminuir la capacidad fotosintética de la pastura y por ende también la eficiencia de conversión de forraje en ganancia de peso animal (Hunt, Demment y Greenwood, citados por Difante, 2003). Según Lemaire y Chapman (1996) es la duración de vida de la hoja, y no el máximo número de hojas vivas, quien determina el rendimiento techo de una pastura.

La determinación de la tasa de emisión de hojas, de su tamaño, la duración de vida de las mismas y la tasa de macollaje es la base conceptual de los modelos de evolución del IAF (Nabinger, 1997).

### 2.2.3 Plasticidad fenotípica

Cada planta individual (genotipo) dentro de una población heterogénea u homogénea tiene la capacidad de adaptar sus procesos de crecimiento al estrés o a una práctica de gestión para obtener recursos cambiando su morfología resultante; un proceso denominado plasticidad fenotípica. Pero, en contraste con la plasticidad genotípica, el cambio es reversible (Nelson, 2000).

La plasticidad fenotípica se define como la capacidad de la pastura de adaptar su estructura (tamaño, número y orientación espacial de los órganos) al ambiente y al manejo de la defoliación (Davies, 1988).

Las características estructurales de una planta en respuesta al ambiente y/o manejos del pastoreo sufren modificaciones progresivas y reversibles para restablecer el equilibrio entre demanda y suministro de recursos (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). La posibilidad de adaptarse a los cambios es lo que se denomina plasticidad fenotípica, y explica los rendimientos de forraje constantes de especies como *Lolium perenne* (Bircham y Hodgson, Matthew et al., Gastal et al., Agnusdei y Assuero, citados por Saldanha, 2009) frente a diferentes dotaciones o estados de la

pastura que ocurren bajo pastoreo continuo y en condiciones ambientales no limitantes.

La plasticidad fenotípica es un fenómeno que se da en una escala ecológica y sus consecuencias evolutivas pueden ser significativas, al modular la acción de la selección natural (Sultan, citado por Gianoli, 2004).

El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar a escala del individuo, de la población y de la especie. A escala de especie, la hipótesis que es manejada por varios autores (Futuyma y Moreno, van Tienderen, citados por Gianoli, 2004) asume que las especies con un rango de distribución amplia deberían presentar mayor plasticidad fenotípica que las especies de distribución limitada. Sin embargo, otros trabajos con especies congénicas no han encontrado una relación directa entre la magnitud de la plasticidad fenotípica y la amplitud del rango de distribución de las especies (Walters y Field, Larcher et al., Baskauf y Eickmeier, Sala y Nowak, citados por Gianoli, 2004).

Según Nelson (2000), ejemplos de plasticidad fenotípica incluyen cambios en la relación raíz-yema, orientación foliar, tamaño final de la hoja o tasa de macollaje en respuesta al estrés por sequía, alteración de la fertilización nitrogenada o cambio en la altura o frecuencia de defoliación. Después de que el estrés se elimina o altera, el fenotipo básico puede ser parcial o totalmente restaurado.

La defoliación causa efectos directos en el funcionamiento de las plantas y efectos indirectos al modificar el microambiente (Lemaire, 2001). Por ejemplo, la cantidad y calidad de la luz que llega a la base de la pastura es modificada por la herbivoría determinando procesos fisiológicos (Gastal et al., citados por Saldanha, 2009) que provocan cambios en la producción, persistencia, calidad y accesibilidad de la misma.

El medio ambiente es el factor principal en la regulación de la plasticidad fenotípica de un genotipo y hay un lazo de retroalimentación, porque los cambios fenotípicos, como el aumento del crecimiento de las raíces o el ángulo alterado de las hojas, pueden compensar o minimizar algunos que contribuyen aún más a la plasticidad genotípica. Por ejemplo, Glimskär y Ericsson, citados por Nelson (2000), encontraron plasticidad fenotípica en varias plantas para la respuesta del área foliar específica y la proporción de área foliar a las aplicaciones de fertilizantes nitrogenados.

Gibson et al., citados por Nelson (2000) encontraron que las hojas de *Lolium multiflorum* se muestran más verticales a una alta densidad de plantas y más horizontales a baja densidad de plantas, presumiblemente como una estrategia de ayuda a la captura de radiación y a la supervivencia. Por el

contrario, las hojas de *Paspalum* se mantienen horizontalmente a todas las densidades, lo que refleja una menor plasticidad fenotípica para esta especie.

## 2.3 FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN EL CRECIMIENTO DEL FORRAJE

El crecimiento y desarrollo de las plantas están fuertemente controlados por las condiciones ambientales. Dentro del medio abiótico, la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes se caracterizan por ser fuertemente determinantes de dichos procesos. Entre los factores del ambiente, es la temperatura el factor al cual las plantas responden de forma instantánea (Colabelli et al., citados por Pirez, 2012).

### 2.3.1 Efecto de la cantidad y calidad de la luz

El índice de área foliar (IAF) parece ser la principal característica de la siembra que determina la intensidad de la competencia por la luz entre plantas individuales. A medida que el IAF de la pastura alcanza el valor 1, las áreas foliares se solapan y algunas de las hojas quedan sombreadas. El primer efecto del sombreado para una planta individual es una reducción en la tasa de asimilación de C (Lemaire, 2001).

Como demuestran varios experimentos en condiciones controladas, la reducción en el nivel de luz recibida por las hojas conduce a una asignación preferencial de la asimilación de C al crecimiento de la yema a expensas del crecimiento radicular (Ryle y Powell, Gastal y Saugier, citados por Lemaire, 2001). Se ha demostrado que esta disminución en el suministro de C de la planta disminuye la capacidad de captación de la raíz (Gastal y Saugier, citados por Lemaire, 2001), de modo que tal respuesta de las plantas a baja irradiación puede explicar el efecto del sombreado sobre la adquisición de N, P y K.

Según Rhodes y Stern, citados por Millot et al. (1987), en una pastura o comunidad vegetal, la luz incidente no se recibe desde todas las direcciones por cada integrante, sino que ocurre un mutuo sombreado y competencia por dicha fuente de energía, que afectará las posibilidades de crecimiento de la pastura como un todo. Los principales factores involucrados son: el ángulo de elevación solar, el tipo de radiación (sea directa o difusa), la densidad del follaje, la estructura del mismo y las características de absorción de la luz, así como alteraciones de esas relaciones por el clima, nutrición mineral, defoliación, etc.

Por otra parte, la asignación preferencial de C que se asimila para los meristemas del brote puede interpretarse como una respuesta adaptativa de la planta que permite a las plantas sombreadas desarrollar más rápido su área foliar y entrenar los entrenudos para mejorar aún más la captura de luz. Así, las

plantas pueden desarrollar dos estrategias diferentes para la adaptación al sombreado en una comunidad de plantas densas: i) una estrategia de "tolerancia a la sombra" que corresponde a una aclimatación fotosintética en respuesta a una baja irradiación (Pearcy y Sims, 1994), lo que permite a la planta minimizar la reducción de su suministro de C, o ii) una estrategia de "evitación de la sombra" que corresponde a una optimización de la asignación de C para favorecer a los meristemas que optimizan el posicionamiento de nueva área foliar en las capas menos sombreadas del estrato vegetal por medio de un aumento en el alargamiento de los entrenudos, una reducción de la proporción hoja/tallo y un aumento de la relación tallo/raíz (Ballaré et al., citados por Lemaire, 2001).

Muchos estudios han demostrado que la mayoría de las plantas son capaces de cambiar su morfología y su patrón de asignación de C en respuesta a los cambios en el estado de la planta. La calidad de la luz es captada por medio de fotorreceptores sensibles a la relación rojo/rojo lejano (fitocromos) o a la luz azul (criptocromos, Varlet-Grancher et al., citados por Lemaire, 2001).

Para las especies de gramíneas, la calidad de la luz también tiene un efecto sobre la morfogénesis de las plantas (Casal et al., 1987). Deregibus et al. (1983) mostraron que una disminución de la proporción rojo/rojo lejano dentro de los canopeos provoca una reducción en el crecimiento del tallo de *Lolium spp.* Por su parte, Gautier et al. (1999) demostraron que tanto la reducción del flujo de fotones fotosintéticos (cantidad de luz) y/o la reducción de la proporción rojo/rojo lejano podrían tener un efecto sobre el crecimiento del tallo de *Lolium perenne*, mientras que la reducción de la luz azul no tiene efecto.

La velocidad de macollaje es el resultado de la tasa de aparición foliar (afectada por la intensidad de la luz), que determina la tasa de aparición de un nuevo sitio potencial de macollos y el relleno de sitio (afectado por la relación rojo/rojo lejano), que mide la tasa de desarrollo de una yema dentro de un tallo (Davies, 1974).

La defoliación remueve el área foliar modificando la cantidad y calidad de la luz y aumentando la relación rojo/rojo lejano que llega a la base de la pastura, y esta última responde a las señales lumínicas (Gastal et al., citados por Saldanha, 2009) aumentando la densidad de macollos (Deregibus et al., 1983).

La densidad de macollos bajo pastoreos muy severos también puede disminuir al aumentar la muerte de macollos por una reducción de las reservas de carbohidratos, o por limitado enraizamiento (Fulkerson y Slack, citados por Saldanha, 2009).

Por su parte, la acumulación de biomasa que alcance un IAF mayor a 1, genera que las hojas comiencen a sombrearse. Esto contribuye a una absorción

diferencial de las hojas por un cambio en el espectro, aumentando el rojo lejano y disminuyendo la luz azul; esto es captado por los fotorreceptores de las plantas, provocando cambios en la distribución de C y en la morfología de las plantas (Lemaire, 2001). Al reducirse la relación rojo/rojo lejano que llega a la base de la pastura por sombreado del forraje acumulado verde en pastoreos menos intensos o frecuentes, se reduce el macollaje, lo que puede afectar la persistencia de la pastura (Fulkerson et al., citados por Saldanha, 2009).

Gautier et al. (1999) demostraron que el efecto cuantitativo del sombreado (reducción de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos solos, con una relación constante rojo/rojo lejano) redujo principalmente la tasa de aparición foliar y ligeramente el relleno del sitio, mientras que el efecto cualitativo del sombreado de la proporción rojo/rojo lejano con una densidad de flujo de fotones fotosintéticos constante, tiene efecto principalmente en el relleno del sitio y no afecta la tasa de aparición de las hojas.

En otros experimentos, Gautier y Varlet-Grancher, citados por Lemaire (2001), demostraron que una reducción de la luz azul con el mismo nivel de densidad de flujo de fotones fotosintéticos tiene un efecto sobre la lámina y el tamaño de vaina de *Lolium perenne* y *Festuca arundinacea* mediante una mayor velocidad de elongación de la hoja y/o un aumento en la duración de la elongación de la hoja.

Las investigaciones sobre las respuestas de las gramíneas a los cambios en la calidad de la luz se han llevado a cabo sólo en especies de clima templado como *Lolium spp* o *Festuca arundinacea*. Poco se sabe sobre la respuesta de las especies de tipo estolonífero, pero Cruz y Boval (2000) informaron que en una pastura de *Digitaria decumbens*, la velocidad de alargamiento del estolón aumentó drásticamente a medida que el dosel se cerró con un IAF de 3. Este resultado podría indicar que, como para el Trébol blanco, las especies de tipo estolonífero podrían tener una estrategia de "evitación de la sombra".

Según Lemaire (2001), el efecto del sombreado en el crecimiento de las plantas parece ser una respuesta muy compleja de las mismas a varias señales íntimamente correlacionadas, todas ellas resultantes de los procesos de extinción de la luz dentro del canopy de las plantas: reducción de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos que reduce el número de plantas (efecto trófico), cambio en la calidad de la luz percibida por la planta a través de una reducción en la relación rojo/rojo lejano y reducción de la luz azul (efectos morfogenéticos).

Ballaré et al. (1987) mostraron que las plantas son capaces de percibir los cambios en la calidad de la luz a través de la reflexión horizontal de la misma por sus vecinos antes de que la cantidad de la luz absorbida por la

planta se reduzca significativamente. Por lo tanto, esta percepción de "proximidad" de sus vecinos permite a las plantas hacer respuestas anticipatorias mediante cambios en el patrón de asignación de C antes de que el suministro de C esté demasiado afectado por el sombreado. La inhibición de la ramificación y el macollaje por sombreado observada, respectivamente, en especies de trébol blanco y gramíneas, y la asignación preferencial de C al meristema de la yema principal, corresponden a un cambio en la estrategia de explotación de recursos de luz local mediante colonización horizontal del espacio a través de la proliferación de nuevas unidades vegetativas y exploración de sitios más iluminados por desarrollo vertical (longitud de vaina y pecíolo) u horizontal (estolón).

Más tarde, a medida que se desarrolla la canopia, la densidad de flujo de fotones fotosintéticos se reduce y una disminución en el suministro de C también puede afectar el macollaje y la ramificación. Esta escasez de C puede conducir a la mortalidad de brotes emergentes y de macollos y ramas más jóvenes, mientras que la rápida extensión de las hojas en el tallo principal o de entrenudos en el estolón principal continúa hasta que el suministro de C de la planta es demasiado bajo para el mantenimiento de las raíces y la adquisición de nutrientes. Entonces la planta morirá, conduciendo a la auto-disminución a nivel de población de plantas (Sackville-Hamilton et al., citados por Lemaire, 2001).

Parte de la jerarquía desarrollada entre plantas individuales dentro de una parcela de vegetación para la captura de luz y, por lo tanto, para la adquisición de recursos del suelo, podría ser el resultado de tales respuestas morfogenéticas anticipadas a las señales de calidad de luz desarrolladas durante la fase temprana del desarrollo del canopeo. La sensibilidad en la percepción de la presencia de las plantas vecinas y la eficiencia de la respuesta morfogenética a las señales podrían desempeñar un papel importante en la competitividad de las especies vegetales (Lemaire y Millard, 1999).

### 2.3.2 Efecto de la temperatura

La temperatura es considerado el factor determinante de la tasa de crecimiento de la biomasa aérea (Anslow y Green, Gillet et al., citados por Azanza et al., 2004).

Según Gillet, citado por Lemaire y Agnusdei (2000), puede considerarse que las plantas tienen una morfogénesis programada genéticamente, cuya tasa de realización es dependiente de la temperatura.

El uso de asimilados por los meristemas de las hojas está directamente determinado por la temperatura, que gobierna las tasas de división celular y expansión (Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei, 2000) y

crea una demanda de C y N para proporcionar energía y material para la expansión del tejido de la hoja. Cuando el suministro de asimilados es lo suficientemente grande para satisfacer las demandas de los meristemas, el crecimiento foliar puede alcanzar el potencial determinado por la temperatura y el exceso de asimilados puede almacenarse como reservas de carbohidratos.

Con una mirada simplificada acerca de una planta en crecimiento, en ausencia de estrés hídrico, la expansión del tejido foliar puede considerarse como directamente determinada por la temperatura y por la nutrición nitrogenada (Gastal et al., 1992).

Para la mayoría de las especies C3, la respuesta de la TAF a la temperatura es lineal, con una temperatura umbral aparente entre 3 y 5 °C. Para las especies C4, la temperatura umbral es mucho mayor (8-9 °C). Según estudios realizados en varias gramíneas nativas de la pampa húmeda Argentina, Lemaire y Agnusdei (2000) mostraron que en el rango de temperaturas diarias promedio entre 5 y 17 °C para las especies C3, y 12 y 20 °C para las especies C4, la respuesta de la TEF a la temperatura parece ser aproximadamente exponencial. Es por esta diferencia en respuestas a la temperatura, que la longitud final de las hojas aumenta a medida que aumenta este factor (Lemaire, citado por Simon y Lemaire, 1987).

Según Agnusdei et al. (1997) las tasas de crecimiento de forraje en las pasturas resultan hasta cinco veces inferiores en invierno respecto a los períodos de primavera y verano, habiendo además diferencias interespecíficas a nivel de los procesos morfogenéticos que definen el desarrollo del área foliar.

El tiempo que se mantiene verde una porción nueva de hoja medido en grados día y con una temperatura base de 0 °C mostró variaciones a lo largo de las estaciones para algunas especies templadas de la pampa húmeda, y se atribuyó a la dificultad de determinar con precisión el proceso de senescencia. Es por ello que ante cualquier factor, como la temperatura o la fertilización con N, que modifique la TEF y el tamaño final de la hoja, aumentará la tasa de crecimiento de la pastura pero la tasa de senescencia no se modificará, lo que modifica el flujo neto de tejido (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Langer, citado por García et al. (2005), en un experimento realizado en trigo, estudió que el IAF de dicho cultivo aumentaba acompañando el aumento de temperaturas hasta los 20 °C, y comenzaba a declinar al alcanzar temperaturas de más de 25 °C. Además, mediante dicho experimento, se observaron tendencias marcadas referentes a hojas más cortas y anchas en condiciones de temperaturas bajas, y hojas largas y angostas en condiciones de climas más cálidos.

Gastal et al. (1992) para *F. arundinacea*, encontraron dos tipos de relación entre las tasas de elongación y la temperatura; una referente al



crecimiento vegetativo y otro para el reproductivo. Dichas relaciones fueron de tipo exponencial con temperaturas menores a 8 °C y lineales para valores por encima de esa temperatura. Estos autores observaron además que la tasa de extensión foliar estuvo estrechamente ligada a la temperatura cuando el N no fue limitante del crecimiento de la planta. Para esta especie, se registraron respuestas a la temperatura en la tasa de elongación para todos los niveles de fertilización y en las dos estaciones en las que se hicieron las mediciones: primavera (6 a 13 °C) y verano (17 a 23 °C).

Por su parte, Mazzanti et al. (1994) obtuvieron resultados similares en sus trabajos, pero en ellos la tasa de extensión foliar se vio disminuida a altas temperaturas, llegando a reducciones de 30 a 10 mm/día en primavera. Para pasturas defoliadas en forma continua, esto se explicaría por la progresiva muerte de macollos reproductivos debido a la remoción de su ápice y la continua aparición de macollos vegetativos que no llegan al proceso de vernalización, comparando esta situación a la de pasturas no defoliadas y con predominancia de macollos reproductivos.

### 2.3.3 Efecto de la disponibilidad de agua

El agua y su disponibilidad se relaciona directamente con el clima y el tipo de suelo, siendo de gran importancia la textura y profundidad de este último (Carámbula, 1998).

El déficit hídrico provoca una reducción del crecimiento del área foliar, y esto determina una disminución en la cantidad de energía interceptada. De este modo, la eficiencia de conversión de la energía se ve reducida debido a una disminución de la fotosíntesis de las hojas y al aumento de los fotoasimilados destinados a las raíces (Durand et al., citados por Azanza et al., 2004).

Según Colabelli et al. (1998), los efectos del déficit hídrico sobre las variables morfológicas a nivel de macollo y variables estructurales de las pasturas, incide de forma muy importante 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 carentes de agua respecto a cultivos desarrollados bajo situaciones hídricas no limitantes.

Kramer, citado por Pirez (2012), señala que un déficit hídrico reduce la turgencia, causando cierre de estomas y reducción de la elongación celular; con esto se produce a su vez una reducción del área foliar y de la tasa de fotosíntesis por unidad de área.

En términos generales, Turner y Begg (1978) concluyeron que la elongación celular es más afectada por el déficit hídrico que la división celular,

provocando a su vez una reducción de la TEF y por ende un menor tamaño de hoja de las plantas creciendo con algún grado de déficit hídrico. En estas condiciones de deficiencia se genera también una reducción en la tasa de macollaje y en el número de hojas vivas por macollo, mientras simultáneamente se produce un incremento en las tasas de senescencia de hojas y macollos.

Según Rodrigues et al., citados por Difante (2003), la reducción en el índice de área foliar repercute positivamente sobre el desarrollo de los macollos basales, lo que desencadena una eliminación de los meristemas apicales. En estas condiciones, la vida media foliar tiende a ser más corta, proporcionando pasturas menos densas (Colabelli et al., 1998).

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

### 2.4.1 Efecto del manejo del pastoreo

Las plantas en comunidades pastoreadas experimentan defoliación intermitente cuya gravedad y frecuencia dependen principalmente de los animales de pastoreo, la densidad de población y las reglas de manejo del pastoreo (Wade y Carvalho, 2000). Cada evento de defoliación representa para la planta una perturbación en su crecimiento, y por lo tanto interferirá con su capacidad competitiva en la dinámica de la población. Las respuestas de las plantas a la perturbación de la defoliación pueden ser vistas como teniendo el objetivo de restaurar y mantener patrones de crecimiento homeostático donde todos los recursos se usan de manera equilibrada para un crecimiento óptimo de las plantas (Lemaire y Chapman, 1996).

El sistema de pastoreo que ha sido más comúnmente observado en estas latitudes es el de tipo continuo (Millot et al., 1987), y el mismo es utilizado especialmente en establecimientos con poca subdivisión y potreros grandes; la fijación de cargas es fundamental para una correcta utilización de la pastura. El pastoreo continuo, salvo en el caso de las invernadas, ha favorecido tradicionalmente a las pasturas integradas por especies de bajo porte, tolerantes al sobrepastoreo.

Tapices con predominio de *Paspalum notatum*, *Axonopus spp.*, *Stenotaphrum secundatum*, *Eragrostis neesii*, *Piptochaetium montevidense* y anuales invernales son poco accesibles al vacuno, salvo en primavera, cuando sus macollos se elevan junto con la floración y seguramente su capacidad de cosecha es limitada, aún con bajas cargas (Millot et al., 1987).

La herbivoría altera el balance competitivo entre especies pastoreadas y no pastoreadas, y las eficiencias de reclutamiento de ambos grupos. Por su

parte, el pisoteo afecta y elimina plántulas e incluso individuos adultos de especies erectas de bajo porte (Leedge et al., citados por Vecchio, 2014).

Dentro de los principios unificadores de la respuesta de la vegetación de pastizales al pastoreo, algunos han sido ampliamente reconocidos y aplicados, como por ejemplo el efecto nocivo del pastoreo intensivo sobre el crecimiento y supervivencia de la planta (Briske et al., 2008). El pastoreo intenso remueve el área foliar necesaria para la captación de la radiación fotosintéticamente activa (Caldwell et al., citados por Vecchio, 2014), lo cual afecta todos los aspectos del crecimiento de la planta tanto de la porción aérea como de la referente a las raíces. Como consecuencia de ello, el pastoreo reduce la habilidad para acceder a los recursos que frecuentemente limitan el crecimiento y, por ende, la supervivencia de la planta.

Por lo tanto, las especies frecuente e intensamente pastoreadas están en desventaja competitiva respecto a plantas que son menos pastoreadas alterando la interacción competitiva y la composición de especies dentro de la comunidad (Anderson y Briske, 1995).

Como contraparte, ha sido recalcado que el pastoreo beneficia a las plantas mediante el aumento de la penetración de la luz en el interior de la canopia por la eliminación de las hojas viejas y senescentes, aumentando la proporción de hojas nuevas más activas fotosintéticamente y activando meristemas latentes en la base del tallo y los rizomas (Sbrissia et al., citados por Pirez, 2012).

El comportamiento selectivo del animal en pastoreo, que se basa en una remoción preferencial de especies o partes de plantas, determina la competitividad de las diferentes plantas dentro de una comunidad, modificando la cantidad de forraje producido y el valor nutritivo del mismo (Lemaire, 2001).

Según Lemaire y Gastal (1997), en tapices pastoreados intermitentemente, la frecuencia de defoliación de hojas individuales está determinada principalmente por la duración del intervalo entre dos períodos sucesivos de pastoreo, lo cual es una característica del sistema de manejo del pastoreo.

El aumento del crecimiento luego de una defoliación está relacionado en forma directa con el área foliar remanente. Esta superficie es determinada por la intensidad de la defoliación y fundamentalmente por el tipo de crecimiento de la especie (recto o postrado, Carámbula, 2007b).

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

Wade et al., citados por Pirez (2012) mostraron que la probabilidad de defoliación de macollos individuales en tapices bajo pastoreo continuo está directamente relacionado con la carga animal mediante una función lineal; esto implica que la proporción de macollos defoliados cada día incrementa proporcionalmente al incrementar la carga. En pasturas bajo este tipo de pastoreo, la probabilidad de defoliación de una hoja antes de entrar en el período de senescencia, está determinada principalmente por dicha carga animal.

Bommer, citado por Carámbula (2007b), sostiene que las especies forrajeras menos sensibles a una defoliación son aquellas que presentan IAF remanente mayor luego del pastoreo, lo que les permite a las plantas restablecer más rápidamente su actividad fotosintética. Sin embargo, esto es cierto siempre que la masa foliar remanente sea realmente eficiente, por lo que no solo es importante la cantidad remanente de hojas, sino también el tipo y estado de las mismas.

Un macollo independiente puede volver a importar fotoasimilados después de una reducción en la capacidad de ganancia de carbono, ya sea por defoliación o por sombreado. La defoliación causa que las hojas exporten una gran proporción de sus fotoasimilados, los cuales se incorporan en el tejido fotosintéticamente activo (Deltning et al., Ryle y Powell, citados por Briske, 1986).

Como se ha comentado por Richards, citado por Lemaire y Chapman (1996), la disminución del C soluble en las plantas que se regeneran después de la defoliación se debe principalmente a pérdidas respiratorias y sólo parcialmente a la remobilización directa de C para la nueva síntesis de tejidos. Este autor también demostró que el crecimiento radicular en muchas especies forrajeras cesa cuando se llega a un 50 % de remoción de la parte aérea de la planta, asignando el C para los brotes en crecimiento y que se logre con ello la restauración de la intercepción lumínica.

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

El descanso al pastoreo durante el período de máximo crecimiento puede mejorar el crecimiento de macollos y raíces que dan como resultado el aumento del área foliar y finalmente un aumento de la cobertura total de las especies de mayor preferencia (Briske et al., 2008).

#### 2.4.2 Efecto de la fertilización nitrogenada

La producción de especies nativas es reflejo del equilibrio establecido entre el tipo de suelo, su fertilidad natural, las especies presentes en la vegetación y las condiciones ambientales particulares de cada lugar. Dentro de este concepto, el uso de fertilizantes puede ser una alternativa para promover y mejorar la producción de las pasturas nativas (Boggiano, 2000).

Según Barreto et al., citados por Boggiano (2000) el uso de fertilizantes se torna esencial para complementar los efectos benéficos del correcto manejo del campo natural cuando las condiciones de fertilidad del suelo son bajas, considerando que la intensidad de respuesta dependerá fundamentalmente de las especies que componen la vegetación nativa.

De acuerdo con Baethgen (1994), el nitrógeno es el elemento que más comúnmente limita en el mundo, la productividad tanto de los sistemas agrícolas como de los sistemas agrícola-ganaderos y ganaderos. Además de dicho efecto de limitación en la producción vegetal, Russelle, citado por Boggiano (2000), enfatiza la importancia de conocer las respuestas obtenidas con la fertilización nitrogenada, pues representa un importante costo variable en la producción.

El nitrógeno no solamente es el elemento que limita en forma más directa la producción de materia seca de las pasturas, sino que también tiene influencia sobre su contenido de proteínas. Dicho aspecto tiene singular importancia desde que cuando un forraje contiene insuficiente nitrógeno, a través de sus proteínas, no solo es de menor valor nutritivo, sino que el consumo voluntario es reducido por debajo de aquel que permite la distensión del rumen (Carámbula, 2007). Según Minson y Milford, citados por Carámbula (2007a), el nivel crítico por debajo del cual el consumo es reducido, se estima entre 6,0 y 8,5% de proteínas.

Además de las proteínas, el N tiene como función formar parte de aminoácidos y es constituyente de otros compuestos como vitaminas, coenzimas, clorofila y ácidos nucleicos (ADN, ARN, Morón, 1994).

Para promover una utilización eficiente del N es necesaria una adecuada comprensión de sus efectos sobre el desarrollo y la composición de las plantas forrajeras con diferentes niveles de dicho nutriente (Wilman y Wright, 1983).

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

Ayala y Carámbula (1994), afirman que la aplicación de nitrógeno tiende a mejorar la producción y calidad de las pasturas naturales, especialmente en las gramíneas adaptadas a regiones templado-húmedas. Sin embargo, la respuesta a la fertilización dependerá de la dosis y del momento de aplicación del fertilizante, y estará determinada por la tasa potencial de crecimiento de la pastura, condicionada por su estado y su composición botánica (Ayala y Carámbula, 1994).

El efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de forraje se manifiesta principalmente por la acción que ejerce sobre los componentes del área foliar: longitud de hojas y densidad de macollos (Whitehead 1970, Mazzanti et al. 1994). Además, es importante su acción sobre la capacidad fotosintética del área foliar (Woledge et al., citados por Mazzanti et al., 1997) y el aumento en la proporción de asimilados que se destinan al crecimiento de órganos aéreos respecto a los subterráneos (Belanger et al., citados por Mazzanti et al., 1997).

Con la aplicación de fertilizantes nitrogenados y un buen control de la defoliación, se pueden modificar las características de las pasturas, como ser tamaño y número de macollos, tasa de expansión foliar y tamaño final de hojas, obteniéndose una recuperación más rápida del área foliar luego de la defoliación, lo que permite a su vez defoliaciones más frecuentes (Wilman y Wright, 1983).

Desde la parte superior a la inferior de la canopia, las hojas individuales requieren cada vez menos N para maximizar su asimilación de C, debido a la disminución en la presencia de luz dentro de la misma y a la menor cantidad de N necesaria para maximizar el proceso de fotosíntesis de la hoja con menor intensidad de luz. Por lo tanto, se ha sugerido que los gradientes de N foliar observados, representan una manera de maximizar la asimilación de carbono por la canopia (Gastal y Lemaire, 2002).

El CO<sub>2</sub> asimilado por la planta proporciona no sólo esqueletos carbonados para el crecimiento de las plantas, sino también energía para el mantenimiento y la activación de todas las funciones metabólicas que determina en gran parte la capacidad de absorción de la planta para N y minerales (Lemaire, 2001).

Cuando las plantas soportan deficiencias de N se vuelven raquílicas y amarillas; este amarillamiento o clorosis aparece primero en las hojas inferiores, mientras que las superiores permanecen verdes, lo que demuestra la movilidad del N en la planta (Tisdale y Nelson, citados por Pirez, 2012). Acerca de esto, Colabelli et al. (1998) afirman que el número de hojas puede decaer por un incremento en la tasa de senescencia foliar, debido a que el nitrógeno se trasloca a partes de mayor prioridad.

Bajo pastoreo continuo, dado que las hojas jóvenes bien iluminadas con un alto contenido de N, están más accesibles al ganado y tienen una probabilidad alta de remoción (Clark et al., citados por Wade y Carvalho, 2000), una alta proporción de N requerido para la producción de nuevas hojas es absorbido del suelo y se podría predecir que la pradera depende más de la disponibilidad de N en el suelo a medida que se pastorea con mayor severidad. Según Lemaire y Chapman (1996), una defoliación severa conduce a una disminución en la oferta de N, y la recuperación del área foliar necesaria para que la oferta de N sea restaurada implica removilización de reservas de nitrógeno desde el tallo y las raíces. La implicancia de este resultado en la gestión del pastoreo es muy importante; el rebrote de las plantas después de la defoliación no está directamente determinado por su nivel de reservas de carbohidratos, sino por su capacidad de almacenamiento y removilización de N (Ourry et al., citados por Lemaire y Chapman, 1996).

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

El conjunto de efectos del N sobre las variables morfogénicas y estructurales, tiene una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Los cultivos que crecen en condiciones restrictivas de este mineral, generalmente alcanzan menor expansión foliar y crecimiento aéreo en comparación con cultivos no limitados (Colabelli et al., 1998).

Cuando el N no es limitante, el contenido crítico de N de la planta, es decir, el % de N mínimo para el crecimiento máximo de la planta, parece ser una función directa de la masa (peso) de esta última (Lemaire y Salette, citados por Lemaire y Chapman, 1996).

Por lo tanto, en condiciones de N no limitantes, es posible relacionar la velocidad de acumulación de N en una pastura directamente con la tasa de producción de forraje (Lemaire y Chapman, 1996). La disminución de la acumulación de N fraccional, es decir, la cantidad de N necesaria para producir una nueva unidad de producción de forraje (g de N por g de materia seca), a medida que aumenta la masa de la pastura ha sido interpretada por Lemaire et al. (1991) como una disminución intrínseca de los requerimientos de N, ya que la planta se hace más grande y contiene una mayor proporción de materiales estructurales, y como una disminución en el contenido de N de las hojas que se sombrean progresivamente durante el desarrollo del canopeo. Este segundo fenómeno corresponde a la removilización de N de las hojas sombreadas a las bien iluminadas y conduce a una optimización de la asignación de N para la fotosíntesis del dosel (Field, 1983).

La removilización de las hojas viejas a hojas jóvenes parece ser un proceso general que acompaña a la senescencia foliar (Thomas y Stoddart,

citados por Lemaire y Chapman, 1996). Durante la senescencia el peso específico de la hoja disminuye asintóticamente como consecuencia del consumo continuo de carbohidratos por la respiración de mantenimiento, y alcanza un valor de aproximadamente la mitad de las hojas jóvenes maduras cuando la hoja está amarilleando (Sheehy et al., citados por Lemaire y Chapman, 1996).

Varios estudios han demostrado que mediante la fertilización nitrogenada es posible elevar la producción de materia seca y alcanzar niveles imposibles de lograr con otro tipo de manejo. Numerosos autores han observado dicho comportamiento y en general han determinado que la respuesta es casi lineal en dosis de hasta 350 kg/ha del nutriente (Carámbula, 2007a).

En un período de estudio de 3 años, con el propósito de estudiar el efecto de la fertilización en la composición florística y la producción de forraje en campo natural, Koukoura et al., citados por Álvarez et al. (2013), obtuvieron resultados concluyentes de que la fertilización casi duplicó la producción de forraje, comparado con el tratamiento sin fertilizar en el primer año luego de la fertilización. En el total de los años del trabajo se concluyó que la fertilización aumentaba la producción en un 20 %.

Johnston et al. (1969), también estudiando el efecto de la fertilización, llegaron a resultados donde el aumento de rendimiento relativo del campo natural al fertilizarlo con N fue de 153 % frente al campo natural no fertilizado.

Correa et al. (2004) estudiando la respuesta a la fertilización en una pastura natural en la región de Rio Grande do Sul, encontraron a su vez resultados similares. La producción total de materia seca tuvo respuesta al agregado de distintos niveles de N. Esta producción fue máxima con 5421 kg/ha de MS con un agregado de 200 kg/ha de N, superando significativamente al tratamiento sin fertilizar, representando el 194 % de este último.

Según Bottero y Zabala (1974), el N como herramienta de manejo puede modificar la distribución de forraje a lo largo del año, haciéndola más homogénea y permitiendo con ello cubrir en forma parcial ciertos momentos de déficit de forraje.

En cuanto al efecto que genera la fertilización nitrogenada sobre la estacionalidad de la producción de forraje, a continuación se citan algunos resultados de experimentos realizados en la región.

Para los experimentos realizados en el área deprimida bonaerense, localidad de Ayachucho, Agnusdei et al. (2001), en un pastizal natural (dominado por las especies: *Bromus sp.*, *Stipa sp.*, *Lolium multiflorum*, *Lotus tenuis*, *Paspalum dilatatum*, *Cynodon dactylon* y *Leersia hexandra*), observaron



que el efecto de la fertilización con N, en ausencia de otras carencias nutricionales y de humedad en el suelo, determinó incrementos significativos en las tasas de crecimiento primaveral de forraje de la comunidad considerada hasta las dosis máximas. Sin embargo, con dosis de 150 kg de N/ha las tasas de crecimiento no fueron diferentes a las logradas con 200 y 250 kg de N/ha, resultando casi ocho veces mayores que las del testigo sin fertilizar. Es importante considerar que en estos experimentos, la fertilización con nitrógeno modificó la tendencia general del crecimiento del forraje, con un adelantamiento del rebrote primaveral de casi 30 días.

Ayala y Carámbula (1994) ponen de manifiesto que es más importante para el productor conocer el rendimiento estacional que el total anual de forraje, ya que éste está más comprometido con la producción actual que con la producción total anual de forraje, que pierde relevancia. Estos autores concluyen de sus investigaciones que el uso de N magnifica la ya conocida estacionalidad del campo natural. La mayoría de nuestras pasturas naturales están constituidas principalmente por especies estivales, por lo tanto la mayor respuesta al N se daría en los períodos de mayor producción de éstas, en los meses de primavera, verano y otoño.

Con respecto al invierno, Ayala y Carámbula (1994) indican que si bien, al igual que en la otras estaciones, se registran efectos favorables por la aplicación de N, en términos absolutos no son de gran magnitud como para cubrir las necesidades animales. Las eficiencias de uso del nitrógeno de primavera y verano fueron cercanas a los 14 kg MS/kg de N mientras que en invierno fue de 1,5 kg MS/kg de N en el promedio de 2 años. Estos autores indican que el ciclo biológico de las especies presentes (estivales en su mayoría), las bajas temperaturas y el exceso hídrico impedirían el aprovechamiento del nutriente en la estación; para que sea una práctica segura y rentable, esta fertilización invernal solo podría realizarse en las mejores pasturas, para asegurar una buena respuesta (Ayala y Carámbula, 1994). Otra solución propuesta sería utilizar la fertilización otoñal para acumular forraje y diferirlo en pie para el invierno.

Sin embargo, Zanoniani et al. (2011) reportan para la estación de invierno una eficiencia de uso de 16 kg MS/kg de N aplicado.

Estudiando una pastura natural con especies estivales como *Paspalum notatum* como dominantes, al fertilizarla con tres niveles de N (0, 100 y 200 kg/ha), Boggiano (2000) concluyó que las fertilizaciones nitrogenadas aumentan las producciones en verano, donde el ritmo de crecimiento de estas especies aumenta. En otoño la respuesta a la fertilización es baja, no tan clara como en verano.

#### 2.4.2.2 Efecto sobre la variables morfogénicas

En las pasturas en estado vegetativo, sólo las hojas se producen como órganos aéreos. El macollo produce una cadena secuencial de fitómeros, una hoja (hoja y vaina) con un nudo, un entrenudo y un meristema axilar (Moore y Moser, Fick y Clark, citados por Cruz y Boval, 2000), que se desarrollan entre el primordio y las etapas de maduración y senescencia. La aparición secuencial de las hojas en el macollo permite que los meristemas axilares se conviertan en macollos secundarios, siguiendo un proceso bien descrito para las gramíneas templadas (Davies, 1974). Durante el crecimiento vegetativo, la morfogénesis de un macollo individual puede caracterizarse por tres variables: tasa de aparición foliar (TAF), velocidad de alargamiento o extensión foliar (TEF) y vida media foliar (VMF).

Como lo demuestran Lemaire y Chapman (1996), la combinación de estas variables determina la estructura de la pastura por medio de otras tres variables: tamaño de la hoja, número de hojas por macollo y densidad de macollos. Estas características estructurales del pasto determinan el índice de área foliar (IAF), que regula la dinámica del rebrote a través de sus efectos sobre la interceptación de luz.

La economía de C de las plantas está directamente influenciada por su estado de N. La actividad fotosintética de las hojas está directamente relacionada con su contenido de N (Robson y Parsons, citados por Lemaire y Chapman, 1996) y el suministro de C de la pastura depende de su nivel de nutrición.

La utilización de C en actividades meristemáticas, tales como la tasa de elongación foliar (TEF), también depende de la nutrición nitrogenada de la planta (Gastal et al., 1992). Por lo tanto, los flujos de C dentro de una pastura están fuertemente influenciados por la absorción de N y la división y reciclado de N dentro de la misma.

Se ha demostrado que el nitrógeno afecta a la elongación de las hojas de las gramíneas principalmente mediante el aumento de la tasa de división celular epidérmica, mientras que la velocidad de alargamiento de las células epidérmicas se modifica en un grado mucho menor por efecto de la nutrición con N (McAdam et al., Gastal y Nelson, Fricke et al., citados por Gastal y Durand, 2000).

Según Cruz y Boval (2000), la nutrición nitrogenada afecta la expresión de las variables morfogénicas básicas a nivel del macollo de varias maneras, aumentando la tasa de extensión foliar (TEF) y la tasa de macollaje y teniendo un ligero efecto en la tasa de aparición foliar (TAF).

La TEF depende en gran medida de la nutrición nitrogenada, como se muestra para *F. arundinacea* por Gastal y Lemaire, citados por Gastal et al. (1992). El N fue capaz de aumentar la velocidad de elongación de la hoja de esta especie templada casi cuatro veces entre dos niveles extremos de nutrición. También se ha demostrado que el nitrógeno tiene el mismo efecto positivo en la TEF de las especies C4, como *Dichanthium aristatum* al comienzo del ciclo de rebrote (Cruz, citado por Cruz y Boval, 2000).

En la gran mayoría de los estudios consultados dentro de la bibliografía utilizada hay resultados coincidentes en el efecto positivo que ejerce la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar. Se observó que cuando las temperaturas no son limitantes para el crecimiento de la planta, la TEF se incrementa principalmente por la aplicación de N.

Para *Festuca arundinacea*, trabajos realizados por Mazzanti et al. (1994), encontraron diferencias significativas en la tasa de extensión foliar, con niveles bajos de N respecto a niveles altos (40 kg/ha y 90 kg/ha de N, respectivamente), siendo entre un 15 y 28 % mayor la tasa en los tratamientos con niveles altos, lo que se vio acentuado cuando se comparaban tratamientos con macollos pastoreados y protegidos del diente animal, con diferencias a favor de las plantas protegidas.

Según resultados de Azanza et al. (2004), en *Stipa setigera* hubo una tendencia a aumentar la tasa de elongación (28 %) al agregarse fertilización con N; en cambio, para *Bromus auleticus* la TEF no presentó diferencias significativas con dicho agregado (100 N) respecto al testigo sin fertilizar (0 N).

La respuesta de la tasa de extensión foliar a la fertilización nitrogenada tiende a ser limitada cuando las temperaturas medias diarias del aire son menores a los 8 °C, resultados que son coincidentes con los descriptos para especies forrajeras, como *Lolium perenne* (Wilman y Wright, 1983) y *Festuca arundinacea* (Mazzanti et al., 1994).

Por el contrario, el nitrógeno sólo afecta ligeramente la TAF de las especies cespitosas, siendo la TAF una variable que juega un papel determinante, ya que influye en cada una de las características estructurales de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

En estudios realizados por Wilman y Wright (1983), se constató que la fertilización nitrogenada tiene poco efecto en la tasa de producción de hojas por macollo, independientemente si las plantas están creciendo en forma individual o dentro de una comunidad vegetal.

Con el agregado de N, la TAF, el ancho foliar y la senescencia foliar tendieron a ser ligeramente superiores a niveles de nitrógeno bajos pero no estadísticamente diferentes (Gastal y Lemaire, citados por Cruz y Boval, 2000).

En las gramíneas templadas, la TAF está directamente influenciada por la temperatura. Por esta razón, y para una especie dada, se puede calcular un intervalo de aparición foliar más o menos constante en términos de grados-días: 110 °C para *Lolium perenne*, 230 °C para *Festuca arundinacea* y 160 °C para *Dactylis glomerata* (Davies y Thomas, Lemaire, Duru et al., citados por Cruz y Boval, 2000).

Para un determinado nivel de nitrógeno y cuando las condiciones climáticas son estables, Duru et al., citados por Cruz y Boval (2000) señalaron que el filocron, es decir, el intervalo de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas, depende de la longitud de la vaina de la hoja precedente. La longitud de la vaina también depende de la altura de la defoliación.

El tamaño final de la hoja en las pasturas agrupadas en maciegas sufre un gran aumento como consecuencia de la nutrición nitrogenada. Este efecto positivo del N se puede descomponer en el aumento de dos factores: i) la TEF, y ii) la duración de la elongación de la hoja, que se puede definir como proporcional al filocron (Lemaire y Chapman, 1996).

Numerosos autores han demostrado el efecto positivo del nitrógeno en el macollaje, en especies templadas (Pearse y Wilman 1984, Simon y Lemaire 1987, Gastal y Lemaire 2002), así como en especies tropicales. Sin embargo, las respuestas opuestas de ciertas variables morfogénicas al nitrógeno pueden parecer contradictorias.

Por ejemplo, se espera que la influencia de N sobre la tasa de macollaje sea medida a través de los efectos sobre la TAF. Sin embargo, aunque el uso de N no aumenta significativamente el número de hojas (es decir, el número de sitios potenciales de desarrollo en un macollo), incrementa la proporción de macollos que crecen en sitios potenciales de yemas axilares (Davies 1974, Cruz y Boval 2000). No todas las yemas axilares inducen el desarrollo de un macollo, especialmente en el caso de crecimiento de pastizales bajo condiciones de N limitantes (Lemaire, citado por Cruz y Boval, 2000).

Sin embargo, e independientemente de cualquier efecto del N, la tasa de macollaje sigue siendo dependiente de la TAF y el macollaje potencial de cada especie depende de variaciones interespecíficas en la TAF. Por ejemplo, *Lolium perenne* tiene dos veces más macollos que *Festuca arundinacea* con el mismo IAF, porque la TAF en *Lolium* es dos veces más alta (Lemaire y Chapman, 1996).

Para especies de clima templado, la dinámica de aparición de macollos consiste en un aumento después del verano, registrándose un máximo en otoño, luego hay un descenso en invierno y en primavera aumenta la producción hasta antes de comenzar la floración (Carámbula, citado por García et al., 2005).

Cuando el nitrógeno es limitante, el desarrollo de los macollos se inhibe; al incrementar el abastecimiento de N a las plantas que están creciendo en forma individual, se incrementa el número de macollos por planta. Sin embargo, cuando las gramíneas están creciendo en una comunidad de plantas, muchos macollos tienen una vida corta por la competencia que se genera, y en ese caso la fertilización nitrogenada generalmente tiene un efecto menor en el número de macollos por unidad de área (Whitehead, 1995).

A bajos niveles de IAF el nitrógeno tiene un efecto positivo mediante la tasa de aparición de macollos a través de la maximización del llenado de sitios de crecimiento, efecto que no persiste al incrementarse el IAF; esto sucede porque a altos niveles de extinción de luz se producen cambios asociados en la calidad de la misma y esto inhibe el desarrollo de las yemas axilares en nuevos macollos (Lemaire y Gastal, 1997).

#### 2.4.2.3 Efecto sobre las características estructurales

Las pasturas son ambientes dinámicos que responden a las variaciones en el clima y la gestión a través de cambios en los procesos a nivel de los macollos individualmente, y del macollaje. Según Lemaire y Agnusdei (2000), el cambio progresivo y reversible de la morfología de las plantas en respuesta a la defoliación se define como plasticidad fenotípica y caracterizan a las pasturas como sistemas altamente regulados donde los cambios morfogénicos determinan las modificaciones de las características estructurales de los macollos individuales que, sucesivamente, ocasionan modificaciones en la estructura de las pasturas.

Entre las características estructurales, el índice de área foliar está altamente correlacionado con las respuestas de las plantas y de los animales (Sbrissia y Da Silva, citados por Paiva et al., 2012), siendo por tanto el punto de origen así como el punto de convergencia de todas las modificaciones cuando las pasturas son sometidas a la defoliación (Lemaire, 2001).

El índice de área foliar de la pastura está formado por la combinación de tres características estructurales: tamaño de la hoja, densidad de la población de macollos y número de hojas vivas por macollo. Estos, a su vez, corresponden a la expresión fenotípica de las características morfogénicas en un entorno dado (tasas de aparición y extensión foliar y duración de vida de las hojas, Lemaire y Chapman, 1996).

Entre las prácticas de manejo que determinan el ritmo de expresión fenotípica de las respuestas morfogénicas, interfiriendo con las características estructurales, la fertilización nitrogenada es sin duda una de las más importantes.

Según McAdam et al. (1989), en un experimento en *Festuca arundinacea* y con fertilización nitrogenada, aumentó el porcentaje de células mesófilas en división, más aún que la división celular epidérmica de las hojas.

Una de las respuestas más comunes es la variación en la densidad de la población de macollos, como resultado de las modificaciones en los patrones de aparición y muerte de dichos macollos (Cruz y Boval, 2000). En general, el uso de fertilizantes nitrogenados acelera la aparición y muerte de los mismos (Caminha et al., citados por Paiva et al., 2012), modificando el perfil etario de la población de macollos dentro del área en cuestión.

Bullock et al. (1994) mostraron evidencias de que la edad del macollo interfiere con las respuestas fisiológicas y morfológicas integradas en la planta, alterando su forma y función en el perfil y a nivel de población, causando modificaciones tanto temporales como espaciales en la estructura de la pastura. Según estos autores, la edad de las plantas tiene una fuerte influencia en la producción de tejido foliar por macollo, lo que podría resultar en una mayor acumulación de forraje de alta calidad (Santos et al., citados por Paiva et al., 2012), lo que sugiere el potencial de manipulación de la población de macollos y su edad como un modo de aumentar la producción y la productividad de los sistemas pastoriles.

El número de hojas vivas por macollo es una característica relativamente estable para un genotipo de planta dado (Lemaire y Chapman, 1996). Según estos autores, es el resultado de la interacción entre la tasa de aparición foliar y la duración de vida de la hoja, una condición que favorece la existencia de hojas de diferentes etapas de desarrollo en un mismo macollo. Sin embargo, dependiendo de la etapa de desarrollo y la edad del mismo, el número de hojas vivas por macollo puede variar.

En pasturas fertilizadas, en un experimento realizado por Paiva et al. (2012), los macollos marcados como viejos (más de 4 meses de marcados) podrían ser fisiológicamente mayores que los que no se fertilizan o se fertilizan con menores niveles de nitrógeno, consecuencia de la influencia directa que el nitrógeno ejerce en los flujos celulares acelerados en las zonas meristemáticas (McAdam et al., 1989).

## 2.5 FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR

Según Nabinger (1996) hay una distinción entre producción primaria, que corresponde a la biomasa acumulada por parte de la pastura y la producción cosechable que se corresponde apenas con la biomasa presente en la planta en un momento dado. La diferencia entre estas dos magnitudes se debe al hecho de que las hojas y, por consecuencia, las yemas de las especies forrajeras tienen una vida limitada y que el acúmulo de biomasa cosechable es,

en verdad, resultante de un flujo de elaboración de nuevos tejidos foliares (producción primaria) y de un flujo de senescencia y de descomposición de los tejidos foliares más antiguos.

Se puede definir la producción de una población de plantas forrajeras a partir de dos eficiencias: una eficiencia de intercepción, que determina la proporción de energía solar que es capturada por la cobertura vegetal, y una eficiencia metabólica que determina la proporción de energía capturada que es incorporada en la biomasa vegetal sobre la forma de energía química potencial (Nabinger, 1996).

Según Lemaire y Agnusdei (2000), la producción de tejidos foliares puede ser analizada como resultado de dos procesos interactivos: i) la producción de asimilados por plantas individuales resultantes de la interceptación de luz y fotosíntesis de hojas; y ii) el uso de asimilados por meristemas foliares para la producción de nuevas células en crecimiento y, finalmente, para la expansión del área foliar. Así, la tasa de expansión del nuevo tejido foliar en una planta puede considerarse limitada tanto por la producción como por el uso de asimilados. A medida que la planta crece, mientras que el suministro de asimilados aumenta, como consecuencia de la expansión del área foliar (se captura más luz), el tamaño y número de meristemas también aumentan y por lo tanto un equilibrio aproximado entre la oferta y la demanda de asimilados (con algunas fluctuaciones según las variaciones en los niveles de radiación y temperatura) es mantenido.

La producción de tejidos foliares es un proceso continuo, regulado por variables ambientales y por características del estado de la pastura. A medida que el tejido foliar se acumula en las plantas, éste se somete al envejecimiento y la senescencia, lo que conduce a la acumulación y descomposición de ese material en el suelo (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La acumulación de biomasa en las pasturas suele verse favorecida en plazos cortos por la utilización con menor intensidad y frecuencia (Brougham, citado por Casal et al., 1987). Este hecho, en gran parte, se debe a la presencia de más biomasa foliar permitiendo una mayor captación de la luz solar disponible. Sin embargo, frecuentemente la tasa de macollaje responde en sentido inverso, aumentando con la severidad de defoliación de la pastura.

Si la tasa de suministro de asimilados es menor que la demanda de crecimiento foliar, entonces la planta limita el número de meristemas activos (reducción de la densidad de tallos) para mantener el crecimiento potencial de la hoja en el macollo principal. Por esta razón, mientras que la tasa de expansión foliar en los tallos maduros es muy poco afectada por el suministro de C, el macollaje es muy sensible a las variaciones en el nivel de radiación (Lemaire y Agnusdei, 2000).

### 2.5.1 Efecto del pastoreo

En praderas pastoreadas, los tejidos de las hojas son sometidos a eventos discretos de defoliación (Lemaire y Agnusdei, 2000), cuya frecuencia e intensidad afectan en gran medida la fisiología de las plantas y por lo tanto la velocidad a la que se producen los nuevos tejidos foliares. Por ello, la optimización de los sistemas de pastoreo no puede concebirse como la maximización independiente de la cantidad de producción de forraje o la ingesta de los animales, sino como resultado de un compromiso entre los tres flujos de tejido foliar que circulan en pastizales: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons, citado por Lemaire y Agnusdei, 2000).

Según Lemaire y Chapman (1996), las respuestas de las plantas a la perturbación de la defoliación, tienen el objetivo de restaurar y mantener los patrones de crecimiento homeostáticos, donde se utilizan todos los recursos de una manera equilibrada para el crecimiento óptimo de las plantas.

Las respuestas de las plantas individuales a la intensidad y frecuencia de defoliación implican procesos importantes a nivel de la interfaz planta-animal (Lemaire y Agnusdei, 2000). A corto plazo, las respuestas fisiológicas relacionadas con la reducción del suministro de C resultante de la pérdida de área foliar limitarán la producción de tejido foliar (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire y Agnusdei 2000); en el largo plazo, las respuestas morfológicas permiten a la planta adaptar la arquitectura y la defoliación a mecanismos de escape o estrategias, definidas por Briske (1986), como de evitación. Los últimos mecanismos mencionados reducen la probabilidad de defoliación y confieren cierta resistencia al pastoreo.

Así, la plasticidad de las plantas al ajustarse al régimen de defoliación juega un papel central en la regulación tanto de la tasa de producción de tejido foliar nuevo como de la accesibilidad de estas hojas a los animales en pastoreo (Gianoli, 2004).

La eficiencia del uso del pasto en los sistemas de pastoreo debe analizarse no sólo con el objetivo a corto plazo de maximizar la relación entre el forraje producido y el forraje consumido, sino también con el objetivo a más largo plazo de mantener la persistencia del recurso herbáceo. Para ello, deben tenerse en cuenta las adaptaciones estructurales y botánicas de los pastizales al régimen de pastoreo (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Teniendo en cuenta que el C es el principal constituyente de los tejidos de las plantas, la tasa de acumulación de biomasa en las comunidades vegetales se determina por la velocidad en la que se acumula C. La tasa de acumulación de C está, a su vez, influenciada por el contenido de N de tejido vegetal. Dado que el C se adquiere por las hojas y el N es adquirido por las



raíces, los flujos de tejido en los pastizales solo pueden ser comprendidos completamente analizando la captura, asignación y uso de los recursos tanto en las raíces como en las yemas (Lemaire y Chapman, 1996).

La removilización de N de las hojas más viejas a las hojas que están en plena elongación es un proceso que acompaña a la senescencia foliar (Lemaire y Chapman, 1996). Bircham y Hodgson, citados por Pontes et al. (2003), concluyeron que en situaciones de pastoreo, el aumento en la carga animal generará una disminución lineal en el flujo de senescencia, como resultado de un aumento en la probabilidad de defoliación de las hojas individuales, disminuyendo, así, el reciclaje del N en la parte aérea de las plantas, ocasionando una mayor dependencia por la disponibilidad de N del suelo o de las reservas en las raíces. Lemaire y Gastal (1997) destacan que la capacidad de removilización de N entre diferentes órganos de la planta ocurre a una velocidad superior a la tasa de absorción por parte de las raíces.

Schnyder et al. (2000) afirman que las defoliaciones frecuentes llevan a una fuerte reducción de la TEF, lo que estaría asociado con un decrecimiento en la tasa de producción celular y duración de la expansión celular.

Como es expresado por Nabinger (1996), una vez que los herbívoros se alimentan de las partes verdes de las plantas, la disponibilidad de forraje debe ser entendida como la biomasa aérea viva acumulada durante el proceso de crecimiento de las plantas que componen la pastura. Si las condiciones ambientales permanecen en un nivel óptimo, este proceso de acumulación es continuo y constante mientras no ocurra senescencia de las partes más antiguas de las plantas.

En ausencia de pastoreo, y todavía en condiciones no limitantes para el crecimiento, la velocidad con que ocurre este acúmulo de biomasa es función del tiempo térmico transcurrido, una vez que la temperatura es quien regula la actividad meristemática (Nabinger, 1996).

La estructura de una pastura varía considerablemente en relación al manejo impuesto. Pasturas mantenidas con bajo IAF en pastoreo continuo presentan un gran número de pequeñas yemas. Por el contrario, pasturas en que la presión de pastoreo es baja presentan un IAF mayor y son caracterizadas por un menor número de yemas de mayor tamaño (Schnyder et al., 2000).

Estas adaptaciones morfológicas (plasticidad fenotípica) tienen importantes consecuencias en el patrón y severidad de defoliación sufrida por las plantas individuales en la pastura. Cuando una pastura mantenida con alto IAF y por consecuencia, presentando un pequeño número de yemas grandes, es defoliada severamente esto resulta en remoción de una sustancial proporción de hojas y la posterior expansión y restauración del área foliar

depende de las reservas (Davies, 1965). Por otro lado, una pastura pastoreada severamente por un largo período no puede depender continuamente de las reservas pues éstas no son reestablecidas debido al bajo IAF (Nabinger, 1996).

La continua remoción de hojas por parte del animal en pastoreo tiene un profundo efecto en la capacidad fotosintética de las hojas remanentes. En altas presiones de pastoreo muchas hojas son removidas todavía jóvenes o aún en la fase de expansión. Así, una proporción importante de hojas fotosintéticamente más eficientes es removida, y la fotosíntesis del dosel disminuye progresivamente con el aumento de la intensidad de defoliación (Parsons et al., 2000). Por esta razón a pesar del alto potencial fotosintético de las hojas y de la adaptación morfológica de las plantas mantenidas en un bajo IAF en pastoreo continuo, esto no es suficiente para compensar la reducción en el área foliar, redundando en menor productividad de la pastura (Nabinger, 1996).

#### 2.5.2 Implicancias del flujo de tejido foliar bajo pastoreo

Las plantas individuales en las comunidades de pastoreo están sujetas a defoliaciones secuenciales, siendo la frecuencia y la intensidad de las mismas dependientes principalmente del sistema de manejo del pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

El pastoreo continuo crea una situación donde el proceso de defoliación es suficientemente leve para la simultánea reconstrucción de la capa pastoreada, mientras que en pastoreo rotativo la defoliación y el proceso de rebrote son más claramente separados en el tiempo y de esta forma son más distinguibles (Nabinger, 1996).

Conforme sugieren estudios realizados por McMeekan (1960), el pastoreo continuo ofrece una oportunidad para mantener la pastura en un IAF en que prácticamente toda la radiación incidente durante la estación favorable es interceptada, maximizando de esta forma la asimilación fotosintética.

Alto IAF determina alta tasa de respiración, que resulta de la mayor fotosíntesis bruta y de la mayor masa de tejidos vivos que la planta tiene que mantener (McGree, citado por Nabinger, 1996).

Como fue demostrado por Mazzanti y Lemaire (1994), la proporción de lámina foliar que escapa de la defoliación y eventualmente senesce puede ser estimada por la relación entre la duración de vida de la hoja y el intervalo de pastoreo, el cual determina el máximo número de veces que una hoja individual puede ser defoliada. Estos autores obtuvieron resultados sobre pastoreo continuo, donde la proporción de lámina foliar removida en cada pastoreo fue relativamente constante (50 %).

En estas condiciones la tasa de crecimiento varía poco y, por consecuencia, la tasa de senescencia también es relativamente constante (Nabinger, 1996).

Según Parsons et al. (2000), la máxima producción cosechable es conseguida con un IAF por debajo del óptimo para producción de biomasa, pero que permite la oportunidad mayor de cosecha de material vivo.

Estas consideraciones implican que en una situación de pastoreo continuo el mantenimiento de un IAF próximo de aquel que asegura la máxima interceptación de radiación no coincide necesariamente con la máxima producción de biomasa cosechable por el animal (Nabinger, 1996).

## 2.6 HIPÓTESIS

Se espera que la fertilización nitrogenada produzca cambios observables sobre las variables morfogénicas, principalmente generando modificaciones en la TEF; en cuanto a la TAF no se esperan modificaciones a partir del agregado de nitrógeno.

Además, se esperan modificaciones en las variables estructurales, más específicamente en el tamaño de hoja, donde se espera ocurra un aumento a partir de la fertilización nitrogenada. Consecuentemente, se espera un aumento en la tasa defoliación foliar.

Por otra parte, se estima que un aumento en la TEF a partir del nitrógeno puede generar una disminución de la senescencia, por mayor producción de material verde y la presencia de animales pastoreando.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 LOCALIZACIÓN Y PERÍODO DE EVALUACIÓN

El período práctico de este experimento fue realizado entre el mes de diciembre de 1996 y el mes de abril de 1998, en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad Federal de Río Grande del Sur (EEA – UFRGS), ubicada en el km 146 de la autopista BR – 290, Eldorado do Sul, R. S., Brasil, en la región fisiográfica de depresión central, a 30°05'52" de latitud sur, 51°39'08" de longitud oeste, y altitud media de 46 m.

#### 3.2 CLIMA Y SUELO

El clima es de tipo subtropical húmedo, según la clasificación de Köppen (Moreno, citado por Boggiano, 2000), el cual es el predominante de Río Grande del Sur.

Las temperaturas medias mensuales varían de 9 a 25 °C, con las medias de los meses más fríos (junio y julio) de 14 °C y las medias de los meses de mayor temperatura (enero y febrero) rondando los 25,6 °C.

La precipitación media anual de la región es de 1440 mm, con las mayores ocurrencias en junio, julio y agosto. En el período de noviembre a marzo, ocurre una deficiencia hídrica de 1250 mm, mientras que de junio a setiembre ocurre un exceso hídrico de 332 mm (Bergamaschi y Guadagnin, citados por Boggiano, 2000).

Los datos meteorológicos del período experimental y las medidas climáticas obtenidas en la estación meteorológica de la EEA – UFRGS, son agrupadas en los 5 períodos que se distinguen.

El suelo del área experimental pertenece a la unidad de mapeo Arroio dos Ratos, con textura franco-arenosa. Conforme a la clasificación brasilera de suelos éste puede ser definido como Plintossolo (Camargo et al., citados por Boggiano, 2000).

Químicamente el suelo presenta pH en agua de 5; 6 ppm de fósforo (extracción por ácido cítrico); 2,6% de materia orgánica; 0,3 meq/dL de aluminio intercambiable en una suma de saturación de bases de 49,3 %.

Los datos de la composición química del suelo de los primeros 10 cm del perfil fueron recabados el 31/12/1996. Los análisis de suelo fueron realizados en el Laboratorio de Análisis de Suelos del Departamento de Suelos de la UFRGS.

### 3.3 HISTÓRICO DEL ÁREA

El área del experimento pertenece a un campo natural alterado por el laboreo del suelo, encalado con 2 tt/ha de calcáreo dolomítico y fertilizado con 500 kg de superfosfato simple sumado a 500 kg de la fórmula 5-20-20, y 330 kg de clorato de potasio por hectárea. Este fue el sustrato para una pradera cultivada de *Paspalum guenoarum* Arech. y *Desmodium intortum* (Mill.) Urb., que no persistió en este ambiente. Posteriormente fueron aplicados 100 kg/ha de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (½ de superfosfato triple y ½ de superfosfato simple) y 100 kg/ha de K<sub>2</sub>O (Boggiano, 2000).

Posteriormente, con el retorno de la vegetación nativa en el área en 1982, fue conducido un estudio fitosociológico, y desde 1984 hasta 1989 fue utilizada en un experimento de evaluación de métodos de pastoreo, manejada sobre ofertas de MS de 6% y 8% en los períodos 84/88 y 88/89, respectivamente (Boggiano, 2000).

El área puede ser considerada como un campo natural regenerado, ya que las especies predominantes muestran ser componentes de alta contribución para este tipo de pastura nativa mejorada.

### 3.4 DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

El diseño experimental corresponde a bloques completos al azar, con dos repeticiones y tres tratamientos. Los tratamientos consistieron en niveles de fertilización nitrogenada de N0 (testigo), N100 (100 kg/ha de N) y N200 (200 kg/ha de N), aplicados en dos medias dosis bajo la forma de urea. La fertilización se realizó a inicios de primavera e inicios de verano.

### 3.5 PERÍODO EXPERIMENTAL

Las evaluaciones fueron realizadas en los siguientes períodos:

- Período 1: 17/12/96 al 07/01/97.
- Período 2: 06/03/97 al 04/04/97.
- Período 3: 09/09/97 al 02/10/97.
- Período 4: 02/12/97 al 23/12/97.
- Período 5: 03/04/98 al 20/04/98.

### 3.6 CONDUCCIÓN DEL EXPERIMENTO

#### 3.6.1 Fertilización

La corrección de acidez del suelo y la fertilización de base fueron definidas a partir del análisis de suelo realizado el 29/04/96, tomando como referencia la recomendación para mezclas forrajeras de verano, para un período de tres años. Así, el 02/05/96 fueron aplicados en cobertura 3 tt de calcáreo (PRNT 76 %) y 570 kg/ha de la fórmula 05-20-20.

Las dosis de N fueron aplicadas en dos veces en forma de urea. Las fechas de aplicación por año se muestran en el Cuadro No. 1. Dichas aplicaciones fueron realizadas por la mañana o a última hora de la tarde para evitar las horas de mayor temperatura, con el fin de reducir las pérdidas de N por volatilización.

Cuadro No. 1. Fechas de aplicación de las dosis de nitrógeno en los años 1 y 2 del experimento

Año	Dosis	Fechas
1°.	1	06/12/96
1°.	2	18/02/97
2°.	1	08/09/97
2°.	2	15/12/97

#### 3.6.2 Control de malezas

Se aplicaron un conjunto de técnicas de limpieza para combatir *Eryngium horridum* Malme, *Senecio selloi* Spreng. DC, y *Vernonia nudiflora* Less. Pastoreos intensos fueron realizados en los períodos del 2 al 6/09/96, el 8/10/96, y entre el 10 y el 23/11/96, además del pasaje de rotativa el 5/05/97.

Para combatir el avance de *Eryngium horridum* también fue aplicado glifosato planta a planta, en una dosis recomendada para la especie, en agosto de 1997. Las apariciones de *Sida sp.* fueron removidas de forma manual.

#### 3.6.3 Animales experimentales y sistema de pastoreo

Los animales utilizados en los dos años de experimento fueron terneras cruza (*Bos indicus* x *Bos taurus*) provenientes del rebaño general de la EEA – UFRGS, con 12-16 meses de edad y con un peso medio inicial de 130 kg.

Dichas terneras tuvieron el manejo acorde a la sanidad estipulada, y también libre acceso a sales minerales y agua.

El experimento fue pastoreado de forma continua, ajustándose la oferta de forraje cada 28 días. La oferta de forraje objetivo (Mott y Lucas, citados por Boggiano, 2000) fue de 9 kg de MS de forraje verde cada 100 kg de peso vivo por día.

### 3.7 DETERMINACIONES EN LA PASTURA

#### 3.7.1 Medidas en los macollos de *Paspalum notatum* FI

El número de macollos marcados variaron entre 10 y 15 por transecta, las cuales variaron de 2 a 5 según el período de estudio y del tamaño de la parcela.

El seguimiento de la dinámica de desarrollo de las hojas de *Paspalum notatum* fue realizado siguiendo la técnica de macollos marcados, realizado con anillos de cables de colores, distribuidos en transectas para facilitar su localización en el campo. En cada macollo se registró el número de hojas en expansión, el número de hojas expandidas consideradas como tales a partir de la presencia de lígulas visibles, longitud de láminas verdes, presencia de senescencia, y defoliación. Cuando las hojas se presentaban pastoreadas, la extremidad de la lámina se marcaba con un bolígrafo de tinta indeleble para poder identificar presencia o ausencia de pastoreo entre dos mediciones consecutivas (Boggiano, 2000).

Las lecturas fueron realizadas con frecuencias de 3 o 4 días por un intervalo de 4 semanas, durante el rebrote a continuación del pastoreo, y durante todos los períodos analizados, siendo éstos: verano 1996/1997, otoño 1997, primavera 1997, verano 1997, y otoño 1998. Partiendo de estos registros se calcularon las variables desglosadas a continuación.

#### 3.7.2 Variables calculadas

##### 3.7.2.1 Número total de hojas por macollo, en promedio (NTOTH)

Esta variable representa el promedio del número total de hojas por macollo, recabado a partir de todos los macollos medidos en el experimento.

### 3.7.2.2 Número de hojas totales (senescentes o defoliadas) completamente expandidas por macollo, en promedio (FTCEM)

La hoja es considerada como expandida cuando presenta la lígula visible. Esta variable representa el promedio del número total de hojas por macollo.

### 3.7.2.3 Número de hojas completamente expandidas, sin defoliación y sin senescencia, por macollo en promedio (FCEM)

Incluye un promedio del total de las hojas completamente expandidas, sin defoliación ni senescencia, por macollo.

### 3.7.2.4 Número de hojas en extensión por macollo, en promedio (FEM)

Estas hojas representan la porción de las hojas totales que se encuentran transitando el proceso de expansión y aun no poseen la lígula visible, promediadas por macollo.

### 3.7.2.5 Lámina verde total por macollo, en promedio (LVTOTM)

Esta variable representa la longitud de las láminas verdes totales, en centímetros, promediadas por macollo.

### 3.7.2.6 Lámina verde completamente expandida por macollo, en promedio (LVCEM)

Esta variable fue obtenida por el promedio de todas las láminas verdes completamente expandidas por macollo.

### 3.7.2.7 Extensión total (EXTTOT)

La extensión total, medida en cm, representa el resultado de la tasa de extensión total promedio por macollo multiplicada por la suma térmica acumulada para el total de períodos estudiados.

### 3.7.2.8 Tasa de extensión total por macollo, en promedio (TETOTT)

Con base en la diferencia de longitud de lámina verde de las hojas en elongación entre dos mediciones sucesivas, se obtuvo la tasa de extensión foliar en cm por día, para cada intervalo de días de observación. La tasa de



extensión por macollo fue obtenida a través de la sumatoria de las tasas de todas las hojas en extensión.

#### 3.7.2.9 Tasa de extensión total promedio del macollo (TETOTM)

Esta tasa fue obtenida a través del promedio de las tasas de todas las hojas en extensión.

#### 3.7.2.10 Senescencia total (SENECTOT)

La senescencia total fue calculada como la tasa de senescencia media del macollo multiplicada por la suma térmica acumulada para el total de períodos estudiados.

#### 3.7.2.11 Tasa de senescencia media por macollo (TSMED)

Esta tasa de senescencia, expresada en cm por día, fue obtenida por la diferencia entre las longitudes de las porciones verdes de las hojas en senescencia y expresa el promedio de las tasas de senescencia de todas las hojas que se encontraban senesciendo.

#### 3.7.2.12 Tasa de senescencia total por macollo, en promedio (TSTOTM)

Esta variable fue calculada a través de la sumatoria de las tasas de senescencia de todas las hojas que se encontraban en ese proceso.

#### 3.7.2.13 Defoliación total por macollo, en promedio (DTOTMACM)

Con esta variable fue considerado el total de defoliaciones para las hojas de todos los macollos en estudio, promediadas por macollo.

### 3.8 ANÁLISIS DE DATOS

La información de todas las variables fue tomada en un solo bloque y repetida en el tiempo en todos los períodos mencionados anteriormente.

El modelo utilizado fue:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \gamma_j + \tau\gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde,

$y_{ijk}$ : observacion del iesimo tratamiento jesimo periodo

$\mu$ : media general

$\tau_i$ : efecto del iesimo tratamiento

$\gamma_j$ : efecto del jesimo periodo

$\tau\gamma_{ij}$ : efecto de la interaccion entre iesimo tratamiento y jesimo periodo

$\varepsilon_{ijk}$ : error experimental

Este modelo de medidas repetidas en el tiempo considera que los errores no son independientes. La matriz de varianzas-covarianzas utilizadas en los análisis de varianza ajustados fue la AR (1), autorregresiva de orden 1, que considera la autocorrelación decreciente en la medida que las distancias entre mediciones son mayores.

$$\text{AR(1): } \sigma^2 \begin{bmatrix} 1 & \rho & \rho^2 & \rho^3 \\ \rho & 1 & \rho & \rho^2 \\ \rho^2 & \rho & 1 & \rho \\ \rho^3 & \rho^2 & \rho & 1 \end{bmatrix}$$

También fueron ajustadas ecuaciones de regresión entre las variables medidas y la suma térmica. Además fueron medidas las correlaciones entre variables aleatorias de respuesta.

Se utilizó el software SAS v. 9.4 University Edition.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DEL PERÍODO DE ESTUDIO

#### 4.1.1 Períodos 1 y 2: verano 1996-1997 y otoño 1997

Figura No. 2. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período noviembre 1996-abril 1997

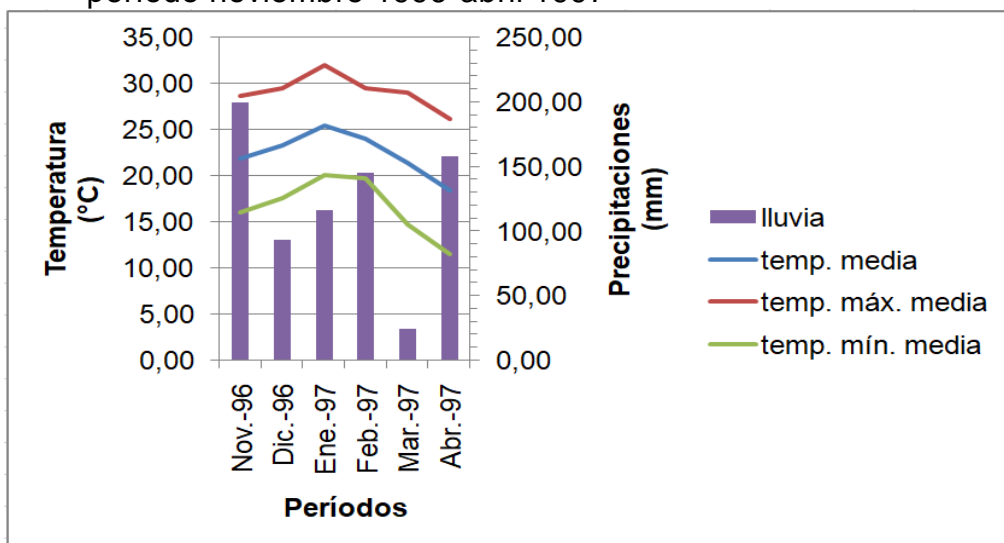
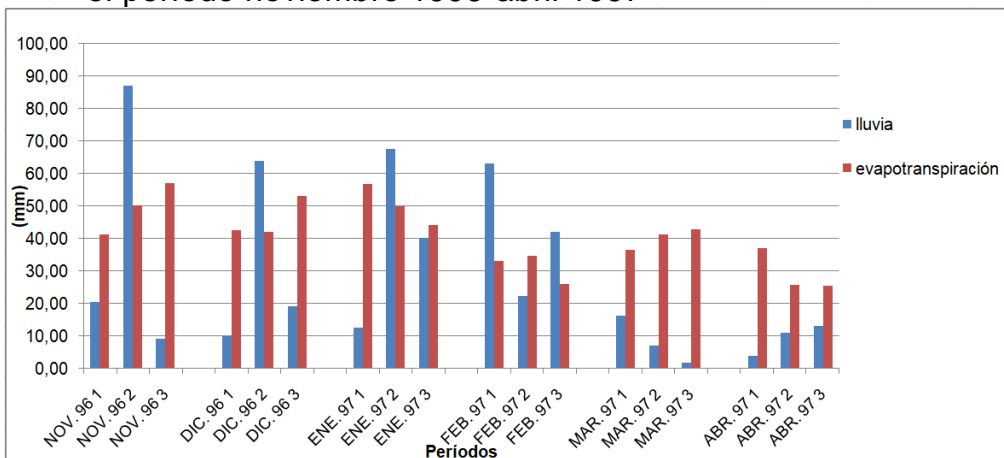


Figura No. 3. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período noviembre 1996-abril 1997



4.1.2 Períodos 3 y 4: primavera 1997 y verano 1997

Figura No. 4. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período agosto-diciembre 1997

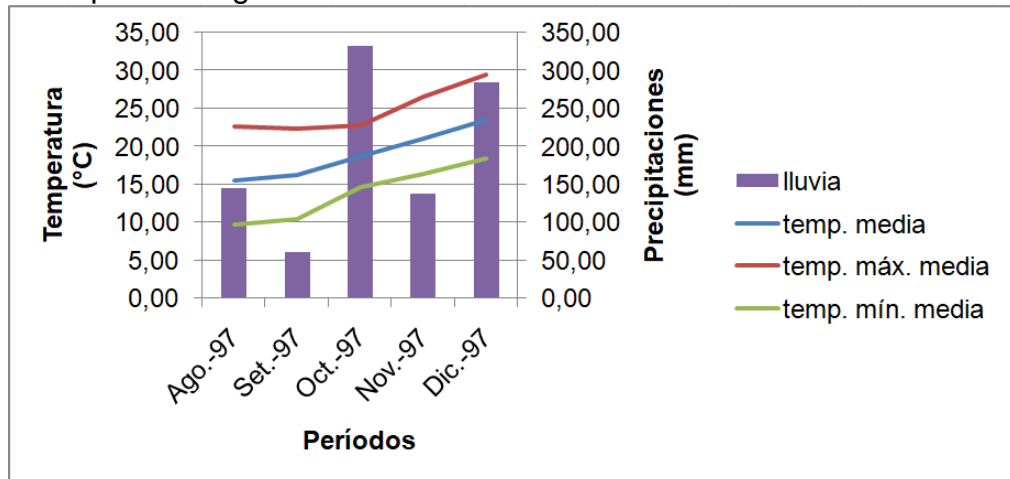
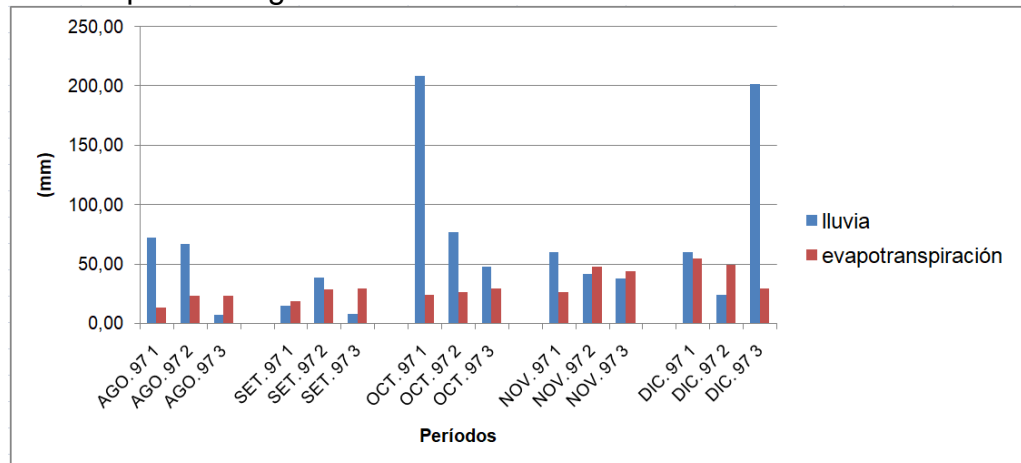


Figura No. 5. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período agosto-diciembre 1997



#### 4.1.3 Período 5: otoño 1998

Figura No. 6. Registro mensual de precipitaciones y temperatura para el período marzo-abril 1998

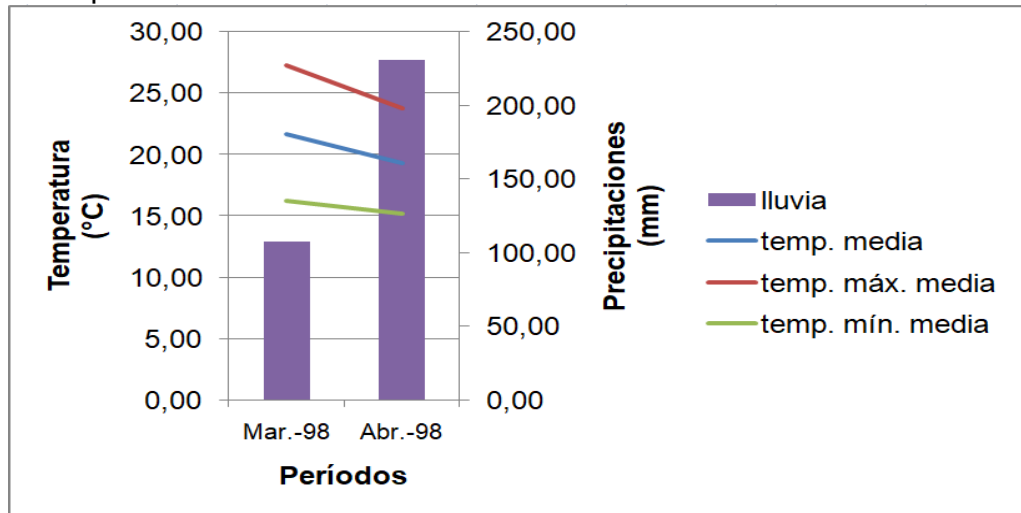
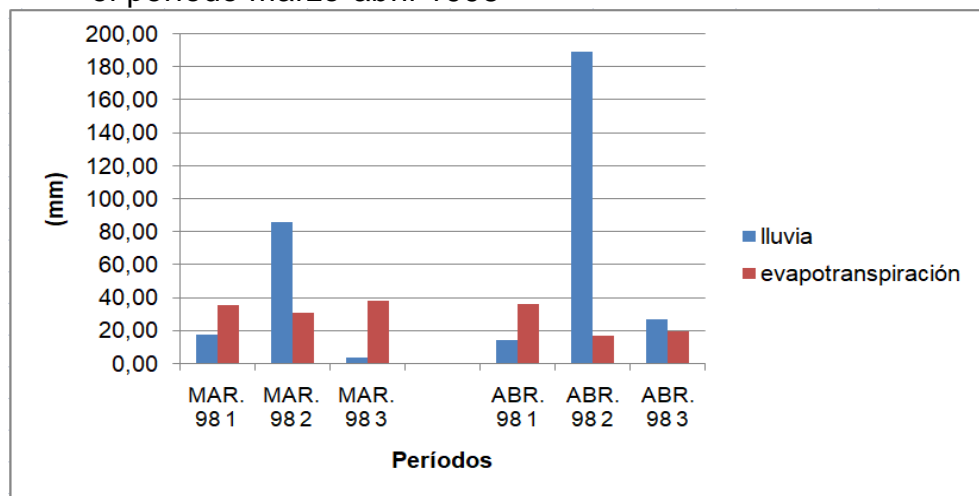


Figura No. 7. Registro mensual de precipitaciones y evapotranspiración para el período marzo-abril 1998



Es importante resaltar que la temperatura para todos los períodos se mantuvo dentro de los rangos óptimos para un buen desempeño de producción de biomasa aérea para *Paspalum notatum*, gramínea estival C4 con una temperatura umbral de 8-9 °C y una buena respuesta en TEF en temperaturas que oscilen los 12-20 °C.

Respecto a las lluvias y la ETP, se presentaron los datos de ambos fenómenos sin un balance hídrico, el cual podría aclarar más los resultados, debido a la falta de información acerca de la capacidad del suelo donde fue realizado el experimento.

## 4.2 VARIABLES EN ESTUDIO

Según es definida para el área agronómica, la tasa neta de producción o balance es el resultado de una expresión matemática, la cual se desarrolla a continuación.

$$\text{Producción neta} = \text{tasa de extensión} - \text{senescencia}$$

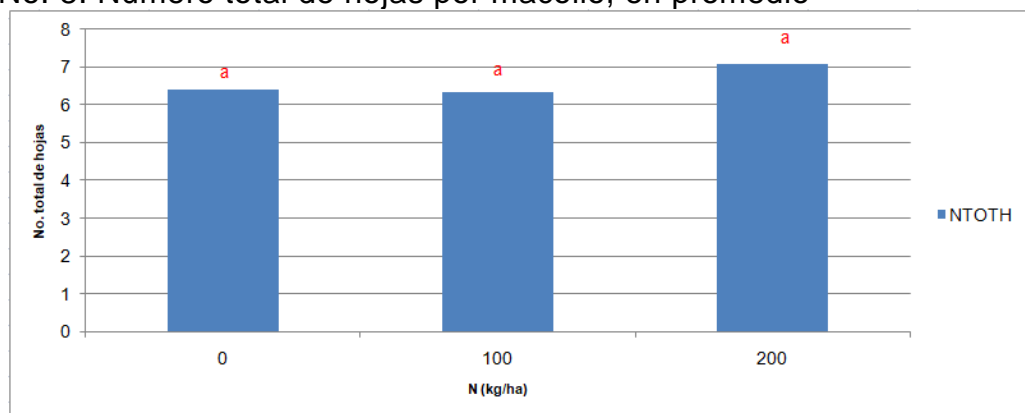
De acuerdo a dicha expresión, las variables desglosadas que fueron utilizadas para su análisis estadístico, son asociadas a continuación para un mayor entendimiento de los resultados obtenidos.

### 4.2.1 Relación entre las variables estudiadas y los tratamientos

#### 4.2.1.1 Variables de aparición y extensión foliar

Para las gráficas de aparición y extensión foliar, el nivel de significancia utilizado fue del 5%.

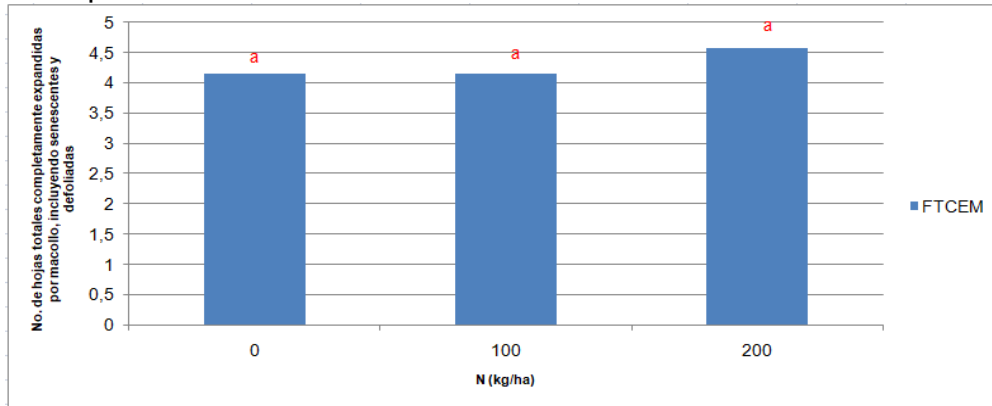
Figura No. 8. Número total de hojas por macollo, en promedio



El número total de hojas por macollo representa el total de hojas completamente expandidas más las que se encuentran en expansión.

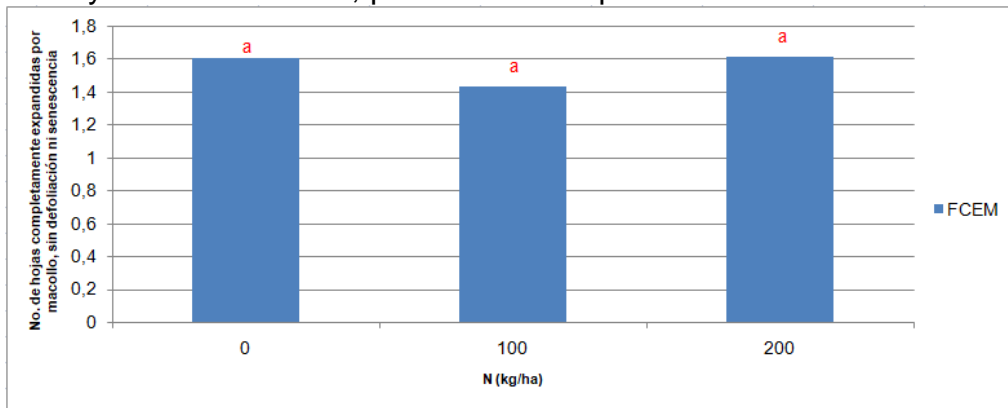
Para esta variable (Figura No. 8), el rango de variación fue de 0,7 hojas para los tratamientos extremos (entre el testigo y N200). Respecto a las diferencias observadas, las mismas no son de tipo significativo.

Figura No. 9. Número de hojas totales (incluyendo senescentes y defoliadas) completamente expandidas, por macollo, en promedio



Para esta variable (Figura No. 9), el agregado de nitrógeno tampoco generó diferencias, lo que explicaría una parte del comportamiento de la variable anteriormente descrita, ya que las hojas completamente expandidas (incluyendo senescentes y defoliadas) se encuentran incluidas dentro del número total de hojas por macollo, ambas mostrando la misma tendencia de respuesta.

Figura No. 10. Número de hojas completamente expandidas, sin defoliación y sin senescencia, por macollo en promedio

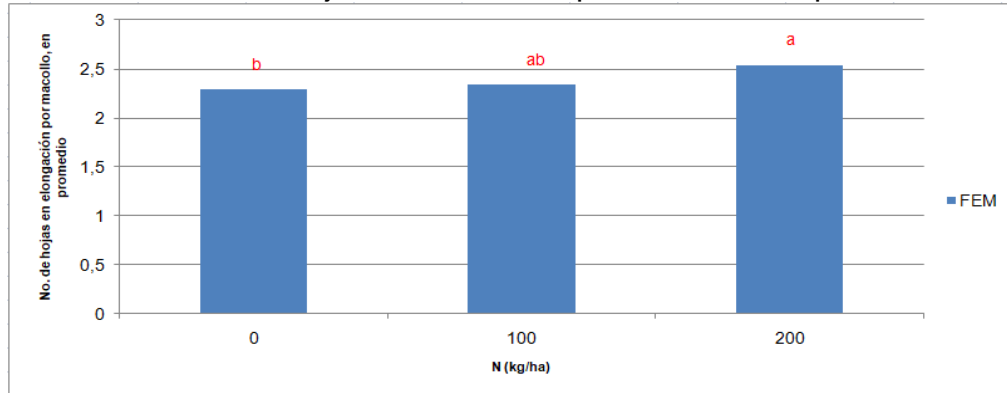


Esta variable (Figura No. 10) considera el total de hojas completamente expandidas que no fueron removidas por el pastoreo ni afectadas por la senescencia, por lo cual incluye las hojas intactas del experimento.

Del total de hojas por macollo, éstas se encuentran incluidas en la Figura No. 9, como una parte de las hojas completamente expandidas.

Para las mismas tampoco se encontraron diferencias significativas con las dos dosis de nitrógeno respecto al testigo.

Figura No. 11. Número de hojas en extensión por macollo, en promedio

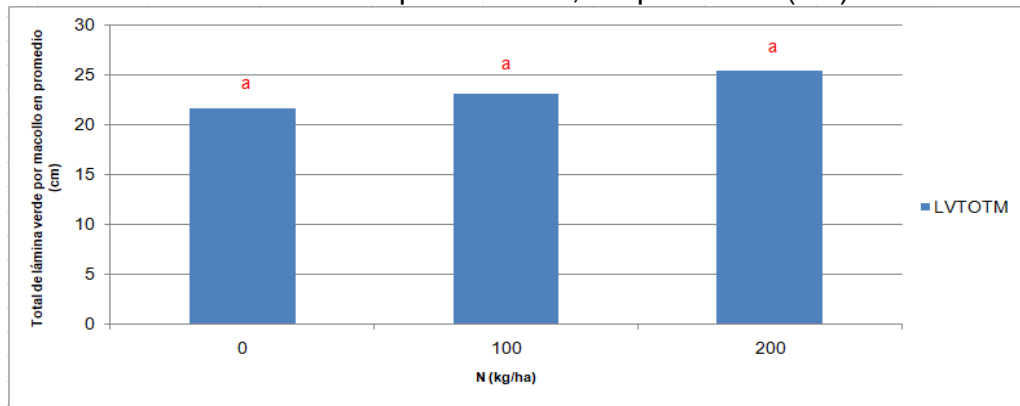


Esta variable (Figura No. 11), sumada al número de hojas totales (incluyendo senescentes o defoliadas) completamente expandidas, resulta en el número total de hojas por macollo, mencionado anteriormente.

Respecto a esta gráfica, la misma muestra diferencias significativas, lo cual daría la idea de que el nitrógeno causa un efecto en las hojas que se encuentran el pleno proceso de expansión, no modificando las que ya superaron dicho proceso. Además, el agregado de 200 kg/ha de nitrógeno, fue la dosis que generó diferencias en el comportamiento de esta variable; ya que con 100 kg/ha la respuesta puede oscilar entre un aumento en la variable (como sucede con el agregado de 200 kg/ha) y un desempeño igual al del testigo sin nitrógeno.

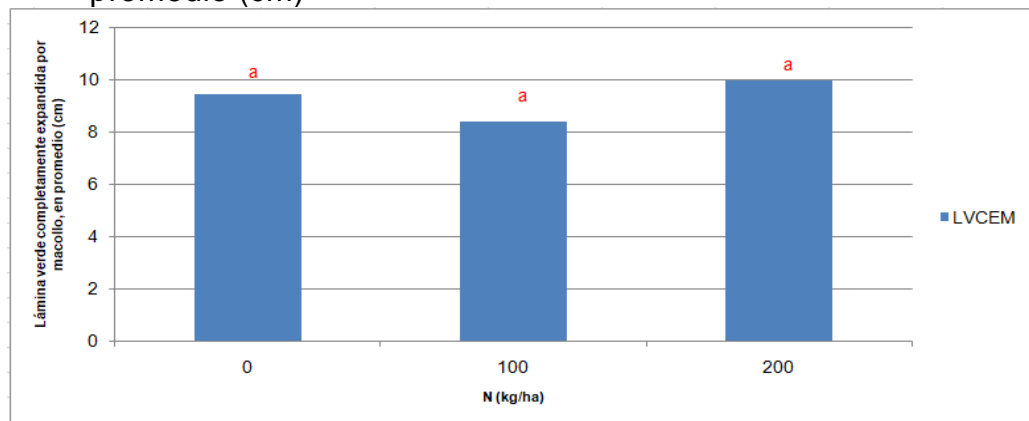


Figura No. 12. Lámina verde total por macollo, en promedio (cm)



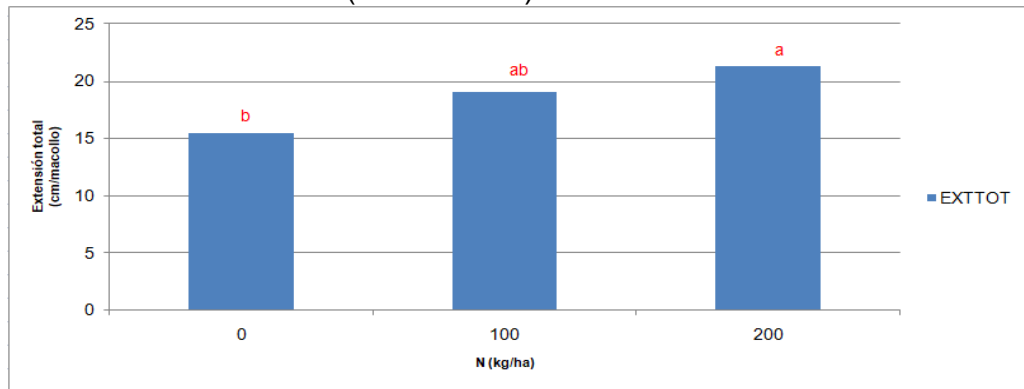
Para la lámina verde total (Figura No. 12) no se encontraron diferencias entre tratamientos y respecto al testigo, continuando esta línea de comportamiento la Figura No. 13 que se presenta a continuación, la cual muestra la parte de la lámina verde total que se encontraba completamente expandida.

Figura No. 13. Lámina verde completamente expandida por macollo, en promedio (cm)



Además de observar la falta de diferencias significativas expresada anteriormente, de esta gráfica se puede decir que del total de lámina verde de 22 cm aproximadamente, visualizada en el testigo, 9,5 cm corresponden a láminas completamente expandidas.

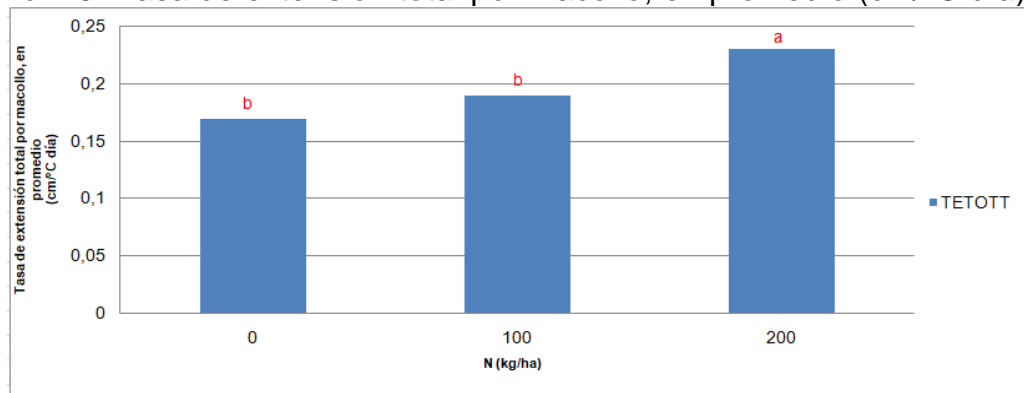
Figura No. 14. Extensión total (cm/macollo)



La extensión total (Figura No. 14) representa lo que se extendió cada hoja por el número de hojas promedio del macollo, durante todo el período.

Respecto a esta variable, la misma presentó diferencias significativas con el agregado de 200 kg/ha de nitrógeno respecto al testigo sin fertilizar, presentando una extensión de aproximadamente 22 cm respecto a los 16 cm que presentaba el testigo en promedio. Para la situación intermedia, con un agregado de 100 kg/ha, la variable tuvo valores de extensión que oscilaron entre los resultados obtenidos sin fertilización y los del tratamiento N200.

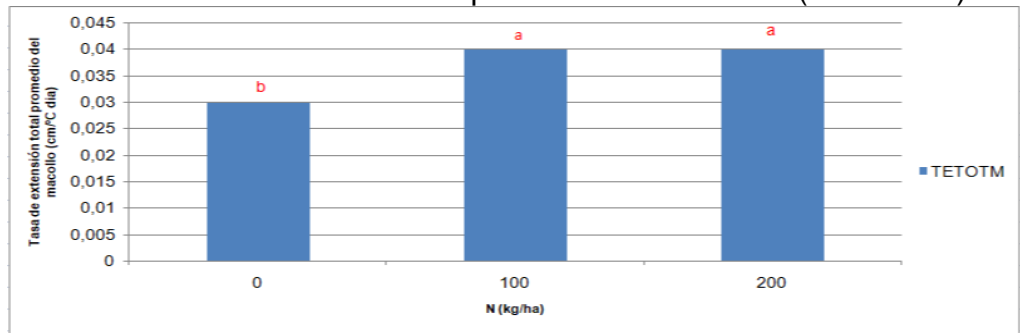
Figura No. 15. Tasa de extensión total por macollo, en promedio (cm/°C día)



Para la tasa de extensión total del macollo (Figura No. 15), se presentaron diferencias significativas con el tratamiento N200, siendo no significativa la diferencia entre el tratamiento N100 y el testigo. Las diferencias significativas generaron una tasa de extensión de 0,23 cm/°C día

aproximadamente, respecto a una de 0,17 cm/°C día cuando no hubo fertilización.

Figura No. 16. Tasa de extensión total promedio del macollo (cm/°C día)

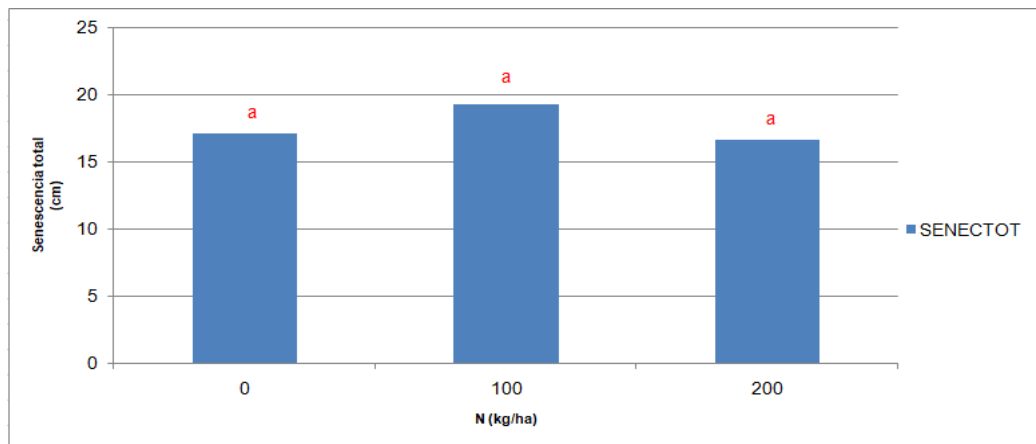


Para esta variable (Figura No. 16), se denotan valores mucho menores respecto a la Figura No. 15, ya que los valores aquí expresados se encuentran promediados por macollo, respecto a los anteriores, que presentan una sumatoria de las tasas de extensión. En el promedio de los macollos, el resultado del agregado de las dosis N200, tiene la misma respuesta observada en la gráfica anterior respecto al testigo. Sin embargo, el resultado de esta variable entre ambas fertilizaciones no presenta diferencias significativas, por lo cual para la misma, ya con 100 kg/ha de N se diferencia en el comportamiento respecto al testigo sin fertilización.

#### 4.2.1.2 Variables de senescencia

En cuanto a las variables referidas a senescencia, se utilizó un nivel de significancia de entre 5 y 10 %.

Figura No. 17. Senescencia total (cm)



Esta variable (Figura No. 17) incluye el proceso de senescencia acumulado para los períodos estudiados.

La senescencia total no presentó diferencias significativas; del mismo modo se comportaron la tasa de senescencia media por macollo (Figura No. 18) y la tasa de senescencia total por macollo en promedio (Figura No. 19), ambas presentadas a continuación.

Figura No. 18. Tasa de senescencia media por macollo (cm/°C día)

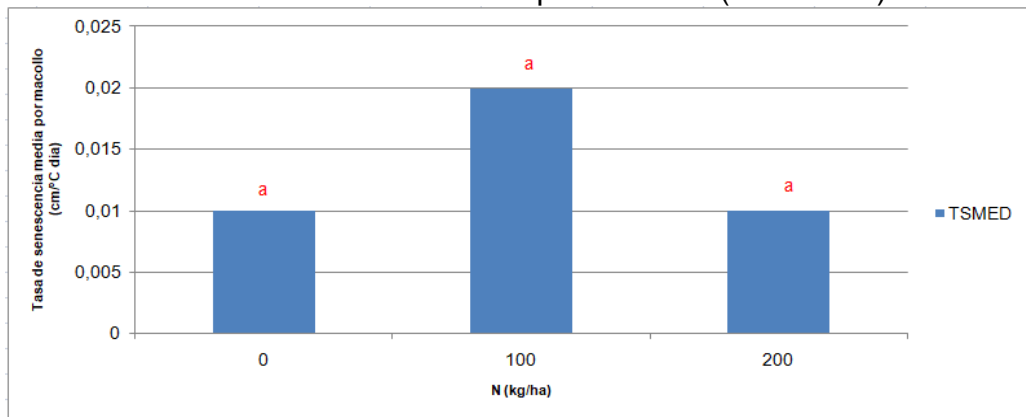
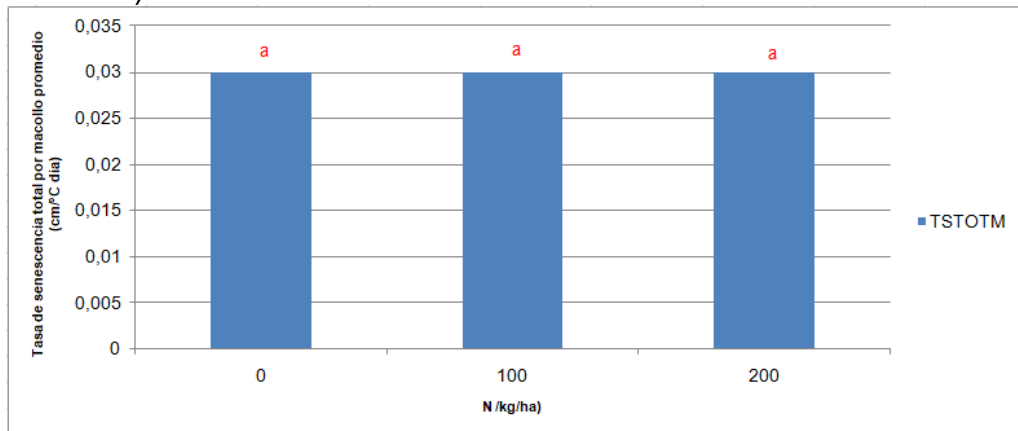


Figura No. 19. Tasa de senescencia total por macollo en promedio (cm/°C día)



Comparando la senescencia media por macollo, que muestra cuanto hubo de senescencia por hoja, respecto a esta última (tasa de senescencia total por macollo) que considera el total de senescencia por macollo, se observa que

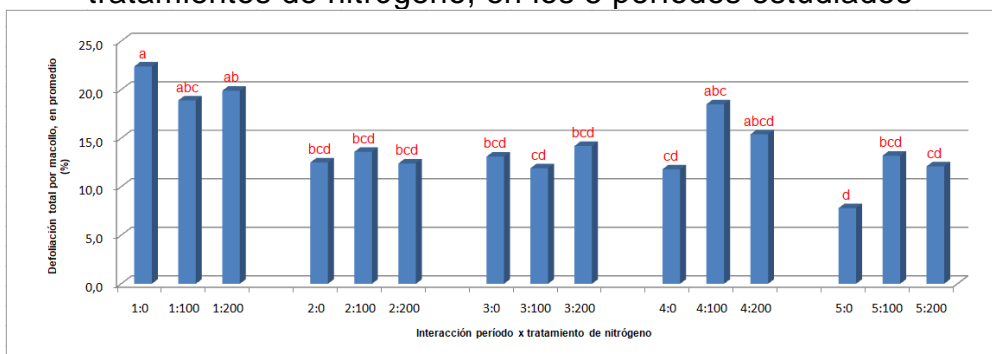
la senescencia total en el macollo fue mayor que la que considera la senescencia por hoja.

#### 4.2.1.3 Variables de defoliación

Para las variables de defoliación evaluadas en su interacción con los períodos estudiados, se trabajó con un nivel de significancia del 10%.

Respecto a estas variables, fue considerado oportuno presentar únicamente la respuesta de la defoliación total por macollo en promedio, por ser esta la variable que más representa el proceso de defoliación en el experimento, presentándose en el Anexo No. 1 las demás variables referidas a defoliación estudiadas en la realización de esta tesis.

Figura No. 20. Defoliación total por macollo, en promedio (%) para los 3 tratamientos de nitrógeno, en los 5 períodos estudiados



Debido a que dentro de cada período, los valores de esta variable no presentaban diferencias significativas que pudieran mostrar alguna tendencia respecto a la fertilización, se consideró más significativo presentar la interacción de esta variable respecto a la fertilización y los distintos períodos estudiados.

Para la interacción entre los distintos períodos y los tratamientos, se observa que la defoliación total por macollo en promedio fue superior en el período de verano 1996/1997 (período 1). Esta tendencia la sigue, con menores valores, el período 4, correspondiente al verano de 1997.

Para los períodos 2, 3 y 5, correspondientes a otoño de 1997, primavera de 1997 y otoño de 1998, respectivamente, el comportamiento fue prácticamente el mismo, sin diferencias entre tratamientos respecto al testigo, y sin diferencias entre períodos.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS CARACTERES MORFOGENÉTICOS

Dentro de los caracteres morfogénéticos que integran el esquema de Chapman y Lemaire (1993), citado en esta tesis, se trabajó con la tasa de aparición foliar y con la tasa de elongación (o extensión) foliar.

Para la primera de ambas, variables como el número total de hojas por macollo y el número de hojas totales completamente expandidas por macollo, con y sin senescencia y defoliación, fueron las utilizadas para representar este carácter. De ello, los resultados fueron consistentes con la bibliografía consultada, con lo cual no se obtuvieron efectos a partir del agregado de nitrógeno respecto al testigo, coincidiendo con la idea de que dicha característica depende del genotipo de la especie y se mantiene invariable frente a los cambios en las condiciones de manejo, pudiendo responder, en cambio, a modificaciones en la temperatura (Cruz y Boval, 2000).

Respecto a dicha tasa de aparición foliar, los resultados aquí obtenidos coinciden con los de Pirez (2012), quien para *Stipa setigera* tampoco experimentó cambios a partir de la fertilización nitrogenada. Sin embargo, en la misma tesis, la especie *Bromus auleticus* tuvo una respuesta positiva al agregado de 100 kg/ha de N, aumentando un 24 % el valor de la TAF (Pirez, 2012). Vale destacar que las especies estudiadas en dicho trabajo son gramíneas cespitosas, lo cual difiere de la especie trabajada en esta tesis, por ser *Paspalum notatum* una gramínea estolonífera. Estas diferencias podrían incidir en los mecanismos de respuesta a la fertilización.

Para el trabajo realizado en *Stipa setigera* por García et al. (2005), tampoco se encontraron diferencias significativas con el agregado de nitrógeno, el cual se aplicó en diferentes dosis para cada tratamiento (44, 150, 256 y 300 kg/ha) y con diferentes ofertas de forraje.

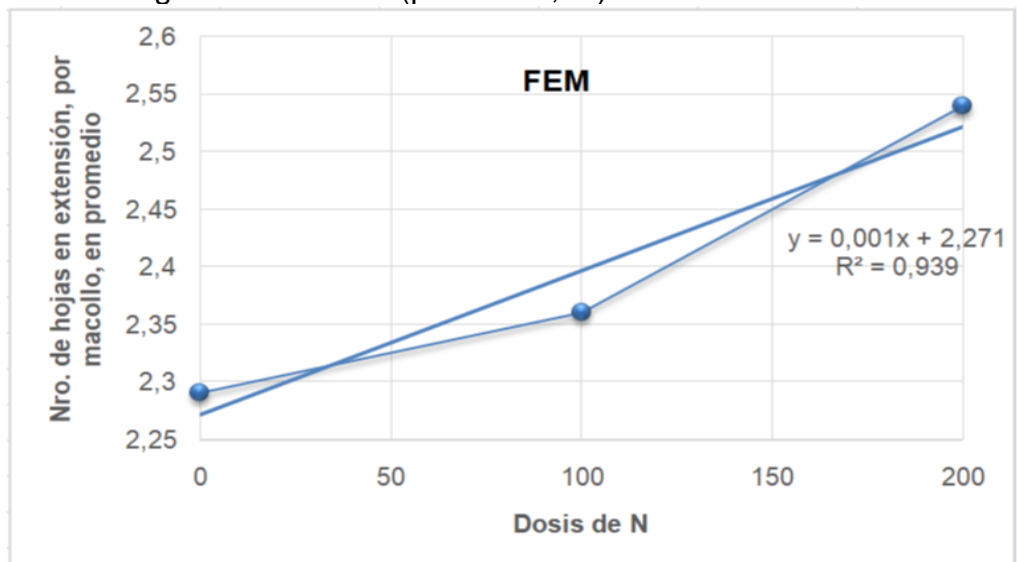
Este comportamiento fue observado por varios autores de la bibliografía internacional, como Wilman y Wrigth (1983), quienes experimentaron ausencia de efectos significativos para gramíneas forrajeras adaptadas a regiones templado-húmedas.

Acerca de la tasa de extensión foliar, estudiada mediante diferentes variables, tales como el número de hojas en extensión por macollo, la lámina verde total por macollo, la lámina verde completamente expandida por macollo, la extensión total y las tasas de extensión total y total promedio del macollo, los resultados fueron en algunos casos diferentes a lo esperado.

Según la bibliografía consultada en la revisión, se esperaba que frente a la fertilización nitrogenada se manifestaran aumentos en la TEF. La tasa de elongación foliar en gramíneas forrajeras es la componente más importante en la determinación del crecimiento aéreo, y en comparación a los demás componentes del crecimiento, es la que mayor sensibilidad muestra a diferentes niveles de nutrición con nitrógeno (Gastal y Lemaire, citados por Colabelli et al., 1998).

Respecto al número de hojas en extensión por macollo (FEM), los tratamientos mostraron diferencias significativas, siendo clara la respuesta para la dosis N200. A partir de esta variable, se decidió realizar un gráfico de regresión, el cual se presenta a continuación.

Figura No. 21. Regresión de FEM (p-valor: 0,05)



Para este análisis se obtuvo un  $R^2$  de 0,94, en la relación de esta variable con las dosis de nitrógeno, con un p-valor de 0,05, lo que significaría que el número de hojas en extensión tiene una alta respuesta al agregado de nitrógeno.

Respecto a la extensión total (EXTTOT), la misma presentó diferencias significativas entre la dosis N200 y el testigo sin fertilizar. Este comportamiento se debe a que las tasas de extensión total (TETOTT) y total promedio del macollo (TETOTM) muestran la misma tendencia.

Respecto a esta variable, Caresani y Juanicotena (2008) para *Stipa setigera* no encontraron diferencias significativas con la aplicación de 100 kg/ha

de nitrógeno respecto al testigo sin fertilizar, lo cual se asemejaría a la respuesta obtenida para *Paspalum notatum* con esa dosis de nitrógeno.

## 5.2 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS CARACTERES ESTRUCTURALES

Si bien anteriormente para explicar el comportamiento en la TAF, se tomaron como referencia las variables NTOTH, FTCEM y FCEM, las mismas son per sé, variables estructurales según el esquema de Chapman y Lemaire (1993). Se tomaron como referencias del comportamiento de la TAF ya que indirectamente, que las mismas no variaran en número, explica que la tasa de aparición no fuera modificada por el nitrógeno.

Dentro de la clasificación como variables estructurales, éstas explican en sí mismas el número total de hojas por macollo, el cual es resultado a su vez de la TAF y de la VMF. Como tales, no se presentaron modificaciones significativas a partir del agregado de ambas dosis de nitrógeno.

Respecto al tamaño foliar, la lámina verde total por macollo (LVTOTM), y la lámina verde completamente expandida en promedio (LVCEM), no mostraron aumentos en longitud a partir de la fertilización. De hecho, en el testigo de LVCEM se representa un 44,2% de la LVTOTM, mientras que con los tratamientos N100 y N200, esa relación baja a 36 y 38% aproximadamente para los valores respectivos de nitrógeno, con lo cual hubo hasta una disminución en la porción de lámina verde total que se encontraba completamente expandida, por macollo.

Este comportamiento se asemeja, teniendo en cuenta las diferencias entre gramíneas trabajadas, al encontrado por Caresani y Juanicotena (2008), quienes estudiando el efecto del nitrógeno en *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* para longitud foliar, tampoco encontraron diferencias entre el testigo y la dosis N100.

## 5.3 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS PROCESOS DE SENESCENCIA Y DEFOLIACIÓN

Respecto a la senescencia, si bien se esperaba que el nitrógeno generara un efecto de disminución en la misma, la senescencia total (SENECTOT) no se comportó de esta manera. Cuando se observa la misma en el total de las hojas por macollo (TSTOTM), juegan otros factores como la acumulación de materia seca, y el sombreado a partir de la misma. Todo ello podría intervenir en la explicación de los resultados, explicando así que ante un mayor sombreado la senescencia aumenta a nivel de macollo y por ello las diferencias respecto a la senescencia en la hoja dentro del macollo (TSMED).



A pesar de que dentro de cada una de estas dos variables, no hay diferencias significativas respecto a las dosis de nitrógeno y el testigo, se pueden observar las diferencias respecto al proceso de senescencia observado desde dos ópticas diferentes, como son la de la hoja y la del macollo.

A diferencia de los resultados presentados, en la bibliografía consultada se ha experimentado que en condiciones de deficiencias severas de nitrógeno se han encontrado reducciones en el número de hojas vivas por macollo, probablemente por la acción de un programa de senescencia que determina una redistribución del nitrógeno hacia órganos prioritarios (Thomas y Stoddart, citados por Colabelli et al., 1998). Con esto, se esperaría que ante el agregado de este nutriente, el proceso de senescencia fuera menor al que ocurre en ausencia del mismo.

Para Caresani y Juanicotena (2008), en un experimento con *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*, midiendo esta variable como senescencia diaria por superficie, tampoco se encontraron diferencias significativas frente al agregado de nitrógeno en el promedio de las especies evaluadas.

En cuanto a los resultados de defoliación, para el verano 1996/1997 y el verano 1997 (períodos 1 y 4 respectivamente), los mismos fueron superiores en términos significativos en los tratamientos con fertilización respecto al testigo. Las respuestas más altas en crecimiento foliar, se interpreta que estarían acompañadas por una tendencia a alta defoliación por parte del ganado para estos dos períodos, y se explicarían en primera instancia por ser ambos los momentos en sus respectivos años, de mayor producción estacional, siendo *Paspalum notatum* una gramínea C4 estival. El efecto positivo que genera el nitrógeno en el aumento de forraje y particularmente el aumento en la variable estructural tamaño de hoja, podría explicar consecuentemente, la mayor defoliación de la pastura.

Observando la interacción período por tratamiento para la variable extensión total (EXTTOT, Anexo No. 1), la misma podría explicar en parte el comportamiento en la defoliación mayor para los períodos de verano 1996/1997 y verano 1997. La tasa de extensión foliar aumenta proporcionalmente con la temperatura, la cual se eleva en estos períodos, pudiendo ser una de las razones que expliquen la mayor defoliación para estos momentos.

Acerca de ambos otoños (1997 y 1998), la razón de dicho comportamiento podría deberse a que, como fue señalado en la bibliografía citada, en esta estación del año hay poca respuesta al nitrógeno. Colabelli et al. (1998) explicaron esta idea mediante el tamaño final de las hojas, el cual muestra un paulatino achicamiento a partir del acortamiento de los días, y de las tasas decrecientes de temperatura e irradiación que se suceden de pleno verano hacia el otoño.

Coincidiendo con esto, en el trabajo expuesto por Boggiano (2000), la respuesta en aumento de producción para *Paspalum notatum* respecto a la fertilización nitrogenada no fue tan clara en el período de otoño, respecto al de verano.

Respecto a la primavera de 1997, según los registros meteorológicos para ese período, en los primeros diez días del mes de octubre llovieron cerca de 200 mm; considerando que la fertilización con urea fue realizada en setiembre, puede ser posible que parte del fertilizante se haya perdido por lavado, generando menor crecimiento foliar del esperado, y junto a ello menor defoliación. Vale destacar que si bien esta estación se espera que tenga los mejores resultados en crecimiento de la pastura, sumado a la teoría del lavado del nutriente que se plantea, podría haber habido alguna otra deficiencia nutricional, que haya incidido en los resultados explicando un menor crecimiento y por ende una menor defoliación.

Para los resultados observados que no coincidieron con el desempeño esperado a partir del agregado de nitrógeno, es importante tener en consideración los posibles errores de medición que pudieron afectar los datos recabados, además de que la fertilización se hizo en una pastura donde además de la especie en estudio habían otras especies que pudieron ser más eficientes en la utilización del nitrógeno, diluyendo así los efectos que se esperaban que éste generara en *Paspalum notatum*.

## 6. CONCLUSIONES

La fertilización nitrogenada no generó cambios en las variables estudiadas que hicieron referencia en este trabajo a la tasa de aparición foliar.

Respecto a la tasa de extensión foliar, la misma fue modificada por el nitrógeno cuando se aplicaron 200 kg/ha, mostrando diferencias significativas con esta dosis.

En cuanto al aumento en el tamaño de hoja, no se presentaron respuestas significativas a partir del agregado de nitrógeno.

No se presentaron modificaciones sustanciales en la senescencia, para el total de períodos estudiados, a partir del agregado de nitrógeno, difiriendo de los resultados esperados.

La defoliación no presentó diferencias significativas respecto al agregado de nitrógeno en sus dos dosis y el testigo, pero en los dos períodos de verano estudiados, dicho proceso mostró superioridad respecto a los otros tres períodos de medición, adjudicando dichos resultados al aumento en la extensión foliar para esta estación.

## 7. RESUMEN

El presente fue llevado a cabo en su período práctico en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad Federal de Río Grande del Sur (EEA – UFRGS), ubicada en el km 146 de la autopista BR – 290, Eldorado do Sul, RS, Brasil, entre diciembre de 1996 y abril de 1998. A partir de los datos recabados en esos años, se realizó un análisis estadístico de los datos, en el cual la información de todas las variables fue tomada en un solo bloque y repetida en el tiempo en los cinco períodos en que se divide la colección de los datos analizados: verano 1996/1997, otoño 1997, primavera 1997, verano 1997 y otoño 1998. El objetivo del trabajo fue estudiar la dinámica del crecimiento de *Paspalum notatum* en campo natural, a través del análisis de la respuesta morfogénica frente a diferentes dosis de fertilización nitrogenada bajo condiciones de pastoreo continuo. El diseño experimental corresponde a bloques completos al azar, con dos repeticiones y tres tratamientos. Los tratamientos consistieron en niveles de fertilización nitrogenada de N0 (testigo), N100 (100 kg/ha de N) y N200 (200 kg/ha de N), aplicados en dos medias dosis bajo la forma de urea. La fertilización se realizó a inicios de primavera e inicios de verano. El experimento fue pastoreado de forma continua, con terneras cruza (*B. indicus* x *B. taurus*) con 12-16 meses de edad y un peso medio inicial de 130 kg, ajustándose el forraje cada 28 días. La oferta de forraje objetivo fue de 9 kg de MS de forraje verde cada 100 kg de peso vivo por día. El número de macollos marcados variaron entre 10 y 15 por transecta, y el seguimiento de la dinámica de desarrollo de las hojas de *Paspalum notatum* fue realizado siguiendo la técnica de macollos marcados, realizado con anillos de cables de colores, distribuidos en transectas para facilitar su localización en el campo. En cada macollo se registró el número de hojas en expansión, el número de hojas expandidas consideradas como tales a partir de la presencia de lígulas visibles, longitud de láminas verdes, presencia de senescencia, y defoliación. A partir de los datos recabados, se ajustaron ecuaciones de regresión entre las variables medidas y la suma térmica y se midieron las correlaciones entre variables aleatorias de respuesta. Luego del análisis estadístico, las mismas se dividieron en variables de aparición y extensión foliar, variables referidas a senescencia, y en variables de defoliación. Para la discusión de los resultados, se tuvieron en cuenta las variables estudiadas por Chapman y Lemaire, quienes hicieron referencia a las variables morfogénicas y estructurales. Dentro de las morfogénicas, en esta tesis se discutieron la tasa de aparición foliar (TAF) y la tasa de extensión foliar (TEF) y dentro de la variables estructurales, se discutieron los resultados referentes al tamaño foliar. Además de estas variables, se analizó el efecto del nitrógeno sobre la senescencia y la defoliación. La fertilización nitrogenada no generó cambios en las variables estudiadas que hicieron referencia a la TAF. Respecto a la TEF, la misma fue modificada por el nitrógeno cuando se aplicaron 200 kg/ha, mostrando

diferencias significativas con esta dosis. En cuanto al aumento en el tamaño de hoja, no se presentaron respuestas significativas a partir del agregado de nitrógeno. Además, no se presentaron modificaciones sustanciales en la senescencia, para el total de períodos estudiados, a partir del agregado de nitrógeno, difiriendo de los resultados esperados. La defoliación no presentó diferencias significativas respecto al agregado de nitrógeno en sus dos dosis y el testigo, pero en los dos períodos de verano estudiados, dicho proceso mostró superioridad respecto a los otros tres períodos de medición, adjudicando dichos resultados al aumento en la extensión foliar para esta estación.

Palabras clave: Nitrógeno; Morfogénesis; *Paspalum notatum*.

## 8. SUMMARY

The present essay is based in a field work carried out during a practice period between December 1996 and April 1998 in the Agronomic Experimental Station of Federal University ( Rio Grande do Sul, EEA - UFRGS), located at the km 146 of the BR - 290 highway, Eldorado do Sul, RS, Brazil. From the data collected in those years, a statistical analysis has been made with the information of all the variables taken in a single block and repeatedly overtime in the five periods in which the analyzed collection was divided: summer 1996/1997, autumn 1997, spring 1997, summer 1997 and autumn 1998. The aim of this investigation was to study the dynamics of *Paspalum notatum*'s growth in natural field, through the analysis of its morphogenetic response to different doses of nitrogenous fertilization under continuous grazing conditions. The experimental design corresponds to complete blocks at random, with two repetitions and three treatments. The treatments consisted of nitrogenous fertilization levels of N0 (control), N100 (100 kg/ha of N) and N200 (200 kg/ha of N), applied in two half doses in form of urea. The fertilization was carried out at the beginning of spring and the beginning of summer. The experiment was grazed continuously, with calves crossed (B. indicus x B. taurus) with 12-16 months of age and an initial average weight of 130 kg, adjusting the forage every 28 days. The target forage supply was 9 kg of dry matter of green forage per 100 kg of live weight per day. The number of marked tillers varied between 10 and 15 per transect, and the monitoring of the dynamics of development of the leaves of *Paspalum notatum* was made following the technique of marked tillers, made with rings of colored wires, distributed in transects to facilitate their location in the field. In each tiller the number of expanding leaves and the number of expanded leaves, considered as such from the presence of visible ligules, was recorded. Furthermore the length of green leaves, the presence of senescence, and defoliation was also recorded. From the collected data, regression equations were adjusted between the measured variables and the thermal sum and the correlations between random response variables were measured. After the statistical analysis, they were divided into variables of leaf appearance and extension, variables referring to senescence, and defoliation variables. For the discussion of the results, the variables studied by Chapman and Lemaire were taken into account, who made reference to the morphogenetic and structural variables. Within the morphogenetic variables in this thesis the foliar appearance rate (TAF) and the foliar elongation rate (TEF) were discussed and within the structural variables, the results referring to the leaf size were discussed. In addition to these variables, the effect of nitrogen on senescence and defoliation was analyzed. Nitrogenous fertilization did not generate changes in the variables studied that referred to the TAF. Regarding the TEF, it was modified by nitrogen when 200 kg/ha were applied, showing significant differences with this dose. Regarding the increase in leaf size, no

significant responses were presented from the addition of nitrogen. In addition, there were no substantial changes in senescence, for the total periods studied, from the addition of nitrogen, differing from the expected results. The defoliation did not present significant differences regarding the addition of nitrogen in its two doses and the control, but in the two summer periods studied, defoliation showed superiority with respect to the other three measurement periods, assigning said results to the increase in leaf elongation for this season.

Keywords: Nitrogen; Morphogenesis; *Paspalum notatum*.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. Agnusdei, M. G.; Colabelli, M. R.; Fernández Grecco, R. C. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. INTA Balcarce. Boletín Técnico no. 152. 47 p.
2. Álvarez, M. C.; Álzaga, G.; Nopitsch, A. 2013. Efecto de la fertilización nitrogenada y la oferta de forraje sobre los componentes de producción de forraje del campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 137 p.
3. Anderson, V. J.; Briske, D. D. 1995. Herbivory-induced species replacement in grasslands; is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications*. 5 (4): 1014-1024.
4. Ayala, W.; Carámbula, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, Uruguay, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
5. Azanza, A.; Panissa, R. J.; Rodríguez d' Avila, H. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período primaveral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 78 p.
6. Baethgen, W. 1994. Comentarios generales sobre el seminario; nitrógeno en pasturas. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, Uruguay, INIA. pp. 61-62 (Serie Técnica no. 51).
7. Ballaré, C. L.; Sánchez, R. A.; Scopel, A. L.; Casal, J. J.; Ghersa, C. M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment*. 10 (7): 551-557.
8. Bemhaja, M. 1994. Fertilización nitrogenada en sistemas ganaderos. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, Uruguay, INIA. pp. 49-56 (Serie Técnica no. 51).
9. Boggiano, P. 2000. Dinâmica da produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação



nitrogenada e oferta de forragem. Tesis Doctorado. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 179 p.

10. Bottero, C.; Zabala, F. 1974. 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.
11. Briske, D. D. 1986. Plant response to defoliation; morphological considerations and allocation priorities. *In*: Joss, P. J.; Lynchard, P. W.; Williams, O. B. eds. Rangelands; a resource under siege. Canberra, Australia, Australian Academic of Science. pp. 425-427.
12. \_\_\_\_\_; Bestelmeyer, B. T.; Stringham, T. K.; Shaver, P. L. 2008. Recommendations for development of resilience-based state-and-transition models. *Rangeland Ecology and Management*. 61 (4): 359-367.
13. Bullock, J. M.; Mortimer, A. M.; Begon, M. 1994. Physiological integration among tillers of *Holcus lanatus*; age-dependence and responses to clipping and competition. *New Phytologist*. 128 (4): 737-747.
14. Busqué, J.; Herrero, M. 1995. Atributos funcionales de las plantas y su implicación para el manejo de pasturas. *In*: Herrero, M.; Ramírez, A. eds. Pasturas tropicales. Palmira, Colombia, CIAT. pp. 23-46.
15. Carámbula, M. 1998. Producción y manejo de pasturas sembradas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 201 p.
16. \_\_\_\_\_. 2007a. Pasturas y forrajes; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t. 1, 357 p.
17. \_\_\_\_\_. 2007b. Pasturas y forrajes; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t. 3, 413 p.
18. Caresani, D.; Juanicotena, M. A. 2008. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la utilización de especies de un campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoñal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 125 p.
19. Casal, J. J.; Sánchez, R. A.; Deregibus, V. A. 1987. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Annals of Botany*. 59 (1): 1-7.
20. Chapman, D. F.; Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *In*: International

Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 95-104.

21. Colabelli, M.; Agnusdei, M.; Mazzanti, A.; Lavreux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. INTA Balcarce. Boletín Técnico no. 148. 21 p.
22. Correa, D.; Scheffer-Basso, S. M.; Fontaneli, R. 2004. Adubação nitrogenada em uma pastagem natural da região da campanha do Rio Grande do Sul. *In*: Reunión de Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical, Grupo Campo (20°. , 2004, Salto). Trabajos presentados. Salto, Facultad de Agronomía. pp. 320-321.
23. Coughenour, M. B. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*. 44 (6): 530-542.
24. Cruz, P.; Boval, M. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *In*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, CABI. pp. 151-168.
25. Davies, A. 1965. Carbohydrate levels and regrowth in perennial ryegrass. *The Journal of Agricultural Science*. 65 (2): 213-221.
26. \_\_\_\_\_. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 82 (1): 165-172.
27. \_\_\_\_\_. 1988. The regrowth of grass swards. *In*: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. *The grass crops*. London, Chapman and Hall. pp. 85-127.
28. Deregibus, V. A.; Sánchez, R. A.; Casal, J. J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* sp. *Plant Physiology*. 72 (3): 900-902.
29. Difante, G. 2003. Importância da morfogênese no manejo de gramíneas forrageiras. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. 25 p.
30. Field, C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain; leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*. 56 (2-3): 341-347.

31. García, M. A.; González, O. A.; Queheille, F. 2005. Efectos de la fertilización nitrogenada y la intensidad de pastoreo sobre los componentes de la producción de forraje de *Stipa setigera* Presl. en campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 143 p.
32. Gastal, F.; 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 (5): 437-442.
33. \_\_\_\_\_; Durand, J. L. 2000. Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards. *In*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, CABI. pp. 15-39.
34. \_\_\_\_\_; Lemaire, G. 2002. N uptake and distribution in crops; an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany*. 53 (370): 789-799.
35. Gautier, H.; Varlet-Grancher, C.; Hazard, L. 1999. Tillering responses to the light environment and the defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83 (4): 423-429.
36. Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. *In*: Marino Cabrera, H. ed. *Fisiología ecológica en plantas; mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Valparaíso, Chile, Universidad de Concepción. pp. 13-25.
37. Grant, S. A.; Barthram, G. T.; Torvell, L.; King, J.; Smith, H. K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*. 38 (4): 333-344.
38. Johnston, A.; Smoliak, S.; Smith, A. D.; Lutwick, L. 1969. Seasonal precipitation, evaporation, soil moisture and yield of fertilized range vegetation. *Canadian Journal of Plant Science*. 49 (2): 123-128.
39. Lemaire, G. 1988. Sward dynamics under different management programmes. *In*: General Meeting of the European Grassland Federation (12th., Dublin, 1988). *Proceedings*. Belclare, Ireland, Irish Grassland Association. pp. 7-22.
40. \_\_\_\_\_; Onillon, B.; Gosse, G.; Chartier, M.; Allirand, J. M. 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth; relation with light distribution. *Annals of Botany*. 68 (6): 483-488.

41. \_\_\_\_\_; Chapman, D. F. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A. W. eds. The ecology and management of grazing systems. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 3-36.
42. \_\_\_\_\_; Gastal, F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Lemaire, G. ed. Diagnosis of the nitrogen status in crops. Heidelberg, Springer. pp. 3-43.
43. \_\_\_\_\_; Millard, P. 1999. An ecophysiological approach to modeling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany*. 50 (330): 15-28.
44. \_\_\_\_\_; Agnusdei, M. G. 2000. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P.C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 265-287.
45. \_\_\_\_\_. 2001. Ecophysiology of grasslands; dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: International Grassland Congress (19th., San Pablo, 2001). Proceedings. Wageningen, Wageningen Academic Publishers. pp. 29-37.
46. McAdam, 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 (2): 549-556.
47. McMeekan, C. P. 1960. De pasto a leche. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 280 p.
48. Mazzanti, A.; Lemaire, G. 1994a. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed by sheep. Consumption and efficiency of herbage utilization. *Grass and Forage Science*. 49 (3): 352-359.
49. \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; Gastal, F. 1994b. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science*. 49 (2): 111-120.
50. \_\_\_\_\_; Wade, M. H.; García, S. C. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada en invierno sobre el crecimiento y la composición química del forraje de raigrás anual. *Revista Argentina de Producción Animal*. 17 (1): 25-32.

51. Millot, J. C.; Risso, D.; Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
52. 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, Uruguay, INIA. pp. 1-12 (Serie Técnica no. 51).
53. 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 de Cone Sul, Grupo Campos (16<sup>a</sup>., 1996, Porto Alegre). Anais. Porto Alegre, FAO. pp. 17-62.
54. \_\_\_\_\_. 1997. Eficiência do uso de pastagens; disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio Sobre Manejo da Pastagem; Fundamentos do pastejo rotacionado (14<sup>o</sup>., 1997, Piracicaba). Anais. Piracicaba, ESALQ-USP. pp. 213-151.
55. \_\_\_\_\_.; de Moraes, A.; Maraschin, G. E. 2000. Campos in Southern Brazil. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 355-376.
56. Nelson, C. J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses; leaf growth vs. tillering. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P.C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 101-126.
57. Paiva, A. J.; da Silva, S.; Pereira, L. E.; Guarda, V.; Pereira, P.; Caminha, F. 2012. Structural characteristics of tiller age categories of continuously stocked marandu palisade grass sward fertilized with nitrogen. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 41 (1): 24-29.
58. Parsons, A. J.; Carrère, P.; Schwinning, S. 2000. Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 289-315.
59. Percy, R. W.; Sims, D. A. 1994. Photosynthetic acclimation of changing light environments; scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell, M. M.; Percy R. W. eds. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and

belowground. San Diego, California, Academic Press. pp. 145-174.

60. Pearse, P. J.; Wilman, D. 1984. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. *The Journal of Agricultural Science*. 103 (2): 405-413.
61. Pirez, L. V. 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. 137 p.
62. Pontes, L.; Nabinger, C.; Carvalho, P. C.; da Trindade, J.; Montardo, D.; dos Santos, R. 2003. Variáveis morfogênicas e estruturais de Acevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) manejado em diferentes alturas. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 32 (4): 814-820.
63. Ramírez Reynoso, O.; Hernández Garay, A.; Carneiro da Silva, S.; Pérez Pérez, J.; Jacaúna de Souza, S.; Castro Rivera, R.; Enríquez Quiroz, J. F. 2010. Características morfogénicas y su influencia en el rendimiento del pasto mombaza, cosechado a diferentes intervalos de corte. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 12 (2): 303-311.
64. Rodríguez, A.; Jacobo, E.; Cornaglia, P.; Levantini, S. 2007. Efecto de la fertilización nitrogenada y de la frecuencia de defoliación sobre el macollaje de pasturas consociadas de *Paspalum dilatatum* Poir y *Festuca arundinacea* Schreb. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. s.p.
65. Saldanha, S. 2009. Efecto de la intensidad de pastoreo sobre la estructura de una pastura de *Lolium perenne* cv. Horizon. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 97 p.
66. Schnyder, H.; Schäufele, R.; de Visser, R.; Nelson, C. J. 2000. An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, CABI. pp. 41-60.
67. Simon, J. C.; Lemaire, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*. 42 (4): 373-380.
68. Skinner, R. H.; Nelson, C. J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35 (1): 4-10.

69. Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. New Jersey, Princeton, Princeton University Press. pp. 3-43.
70. Turner, N. C.; Begg, J. E. 1978. Responses of pasture plant to water deficits. In: Wilson, J. R. ed. Plants relations in pastures. Melbourne, CSIRO. pp. 50-66.
71. Vecchio, M. C. 2014. Modificaciones en la vegetación y el suelo inducidos por el manejo del pastoreo en la estepa de halófitas de la pampa deprimida. Tesis Magister in Science. Buenos Aires, Argentina. Universidad Nacional de La Plata. 121 p.
72. Wade, M. H.; Carvalho, P. C. de F. 2000. Defoliation patterns and herbage intake on pastures. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 233-248.
73. Whitehead, D. C. 1970. The role of nitrogen in grassland productivity; a review of information from temperate regions. CAB. Bulletin no. 48. 202 p.
74. \_\_\_\_\_. 1995. Grassland nitrogen. Wallingford, CABI. 397 p.
75. Wilman, D.; Wright, P. T. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts*. 53 (8): 387-393.
76. Zanoniani, R.; Boggiano, P.; Cadenazzi, M. 2011. Respuesta invernal de un campo natural a fertilización nitrogenada y ofertas de forraje. *Agrociencia* (Montevideo). 15 (1): 115-124.

## 10. ANEXOS

RESÚMEN SALIDA												
MODELO	DTOTMACM	TDTM	TEMED	TETOTT	TETOTM	FEM	EXTTOT	NTOTH	DESFTT	DESFTM	TSMED	TSTOTT
C.V.	63,62	65,92	46,04	44,44	59,72	17,18	65,5	13,91	78,8	80,34	56,96	58,91
PERÍODO (p-valor)	0,0001	<.0001	0,0002	0,0002	0,0002	0,0204	<.0001	0,0031	0,0001	0,0005	0,0001	<0,0001
TRAT (p-valor)	0,0799	0,4018	0,0058	0,0061	0,0042	0,0361	0,0066	0,0609	0,3621	0,3125	0,7263	0,3798
PER. X TRAT. (p-valor)	0,0268	0,0137	0,6787	0,3496	0,4849	0,7485	0,4569	0,7842	0,9032	0,9112	0,7712	0,3196
D.M.S. PERÍODO	3,15441	16,18247	0,00449	0,05258	0,0107	0,31216	5,36539	1,06549	6,75653	1,10636	0,00725	0,05807
Media P1	20,11 A	117,82 A	0,02 A	0,21 B	0,05 AB	2,30 AB	23,57 AB	6,07 B	20,69 A	3,44 A	0,03 A	0,29 A
Media P2	13,06 BC	71,98 BC	0,01 BC	0,19 B	0,03 CD	2,50 A	20,67 B	5,88 B	19,65 A	2,45 AB	0,02 B	0,27 A
Media P3	13,07 BC	78,85 BC	0,02 AB	0,28 A	0,04 BC	2,55 A	14,46 C	7,21 A	9,67 B	1,38 BC	0,02 B	0,18 B
Media P4	15,96 B	88,74 B	0,02 A	0,18 BC	0,05 A	2,42 AB	26,28 A	7,31 A	9,02 B	1,84 BC	0,01 B	0,07 C
Media P5	11,67 C	60,89 C	0,01 C	0,14 C	0,03 D	2,18 B	9,72 C	6,08 B	4,82 B	0,96 C	0,02 B	0,10 C
D.M.S. TRAT	2,07371	10,63838	0,00295	0,03458	0,00703	0,20529	3,52735	0,70078	4,44385	0,72766	0,00477	0,03819
T0	13,13 B	78,68 A	0,01 B	0,17 B	0,03 B	2,28 B	15,46 B	6,36 A	9,94 A	1,53 A	0,02 A	0,16 A
T100	15,27 A	84,65 A	0,02 A	0,2 B	0,04 A	2,37 AB	18,88 AB	6,43 A	12,57 A	2,02 A	0,02 A	0,18 A
T200	14,70 AB	87,63 A	0,02 A	0,23 A	0,05 A	2,52 A	21,06 A	7,04 A	12,55 A	2,02 A	0,02 A	0,15 A
D.M.S. INTERACCIÓN												
P X T	7,50313	38,49184	0,01065	0,12492	0,02539	0,74245	12,73327	2,53153	16,05312	2,62863	0,01718	0,13797
P1 T0	22,70 A	138,85 A	0,02 ABCD	0,18 BC	0,04 ABC	2,15 A	19,20 ABC	6,16 A	21,73 A	3,59 A	0,03 ABC	0,24 AB
P1 T100	18,89 ABC	95,45 BCD	0,02 A	0,22 ABC	0,05 AB	2,22 A	25,50 AB	5,57 A	19,7 AB	3,29 AB	0,04 A	0,33 A
P1 T200	19,97 AB	122,02 AB	0,02 AB	0,23 ABC	0,05 ABC	2,61 A	24,09 AB	6,98 A	21,66 A	3,61 A	0,03 AB	0,27 AB



P2 T0	12,61 BCD	70,08 CDE	0,01 CD	0,17 C	0,03 C	2,52 A	15,86 BC	5,81 A	18,14 ABC	2,27 ABC	0,02 ABCD	0,28 AB
P2 T100	13,57 BCD	75,01 CDE	0,01 ABCD	0,18 BC	0,03 BC	2,40 A	20,23 ABC	5,73 A	20,86 A	2,60 ABC	0,02 BCD	0,26 AB
P2 T200	12,48 BCD	70,51 CDE	0,02 ABCD	0,24 ABC	0,04 ABC	2,68 A	26,35 AB	6,24 A	18,72 ABC	2,34 ABC	0,02 BCD	0,26 AB
P3 T0	13,29 BCD	73,19 CDE	0,01 ABCD	0,22 ABC	0,03 BC	2,43 A	11,17 C	6,68 A	6,9 ABC	0,99 ABC	0,02 BCD	0,17 BC
P3 T100	12,26 CD	76,15 CDE	0,02 ABCD	0,29 AB	0,04 ABC	2,58 A	14,91 BC	7,16 A	9,64 ABC	1,38 ABC	0,02 BCD	0,20 ABC
P3 T200	14,19 BCD	89,12 BCD	0,02 ABC	0,34 A	0,05 ABC	2,63 A	17,00 BC	7,81 A	12,49 ABC	1,78 ABC	0,02 BCD	0,15 BC
P4 T0	11,91 CD	68,62 DE	0,02 ABCD	0,18 BC	0,05 ABC	2,30 A	23,94 AB	6,92 A	6,9 ABC	1,39 ABC	0,01 CD	0,09 C
P4 T100	18,69 ABC	107,36 ABC	0,02 ABC	0,16 C	0,05 AB	2,44 A	25,17 AB	7,31 A	9,52 ABC	1,97 ABC	0,01 D	0,06 C
P4 T200	15,47 ABCD	90,53 BCD	0,02 ABC	0,22 ABC	0,06 A	2,52 A	30,48 A	7,70 A	10,33 ABC	2,07 ABC	0,01 D	0,07 C
P5 T0	8,17 D	45,16 E	0,01 D	0,13 C	0,03 C	2,43 A	8,52 C	5,97 A	2,68 C	0,54 C	0,02 BCD	0,10 C
P5 T100	13,33 BCD	73,46 CDE	0,01 BCD	0,14 C	0,03 BC	2,58 A	10,17 C	5,73 A	6,22 ABC	1,24 ABC	0,02 BCD	0,09 C
P5 T200	12,40 CD	67,16 DE	0,01 CD	0,15 C	0,03 BC	2,63 A	10,17 C	6,24 A	4,65 BC	0,93 BC	0,02 BCD	0,10 C

RESÚMEN SALIDA											
MODELO	TSTOTM	LVTOTM	DTOTMACT	FTCEM	FVCEM	FCEM	LVCEM	CFCEM	TAMMHOJ	SENECTOT	TDMED
C.V.	59,15	47,41	69,18	21,17	33,55	38,25	44,21	33,18	27,72	61,29	41,18
PERÍODO (p-valor)	0,0001	0,0004	<0,0001	0,0009	0,002	0,0118	0,0032	<.0001	0,0014	<0,0001	0,1995
TRAT (p-valor)	0,1837	0,1842	0,3269	0,1148	0,2408	0,1292	0,2193	0,9381	0,674	0,2236	0,6478
PER. X TRAT. (p-valor)	0,6179	0,4455	0,407	0,5489	0,6711	0,6169	0,8304	0,4150	0,5414	0,5735	0,8899
D.M.S. PERÍODO	0,01374	7,79715	16,76616	0,79717	0,96764	0,40318	3,8692	1,7837	1,29488	6,55828	8,23694
Media P1	0,07 A	29,10 A	56,04 A	4,03 BC	2,90 B	1,48 AB	11,58 A	7,81 A	5,25 A	33,00 A	38,9 A
Media P2	0,04 B	20,80 B	72,04 A	3,62 C	2,53 B	1,21 B	7,45 B	6,32 AB	3,72 A	24,40 B	32,85 A
Media P3	0,03 B	32,79 A	25,74 B	4,68 AB	2,35 B	1,83 A	12,01 A	7,00 A	5,05 A	10,36 C	35,24 A
Media P4	0,03 B	17,94 B	35,24 B	5,07 A	3,93 A	1,57 AB	7,50 B	4,87 BC	3,40 B	13,10 C	37,45 A
Media P5	0,03 B	17,39 B	24,26 B	3,90 BC	2,68 B	1,53 AB	7,06 B	4,63 c	3,14 B	8,83 C	36,4 A
D.M.S. TRAT	0,0904	5,12827	11,02105	0,52466	0,63664	0,26249	2,51897	1,16124	0,85165	4,31459	5,41497
T0	0,03 A	21,89 A	34,94 A	4,18 A	2,99 A	1,63 A	9,46 A	5,92 A	3,87 A	15,51 A	37,39 A
T100	0,04 A	23,10 A	42,86 A	4,22 A	2,72 A	1,45 A	8,41 A	6,04 A	4,17 A	18,13 A	35,76 A
T200	0,03 A	25,59 A	40,18 A	4,63 A	3,12 A	1,64 A	9,86 A	6,05 A	4,08 A	15,07 A	35,79 A
D.M.S. INTERACCIÓN											
P X T	0,03259	18,52556	39,81615	1,89449	2,29935	0,95146	9,13084	4,2093	3,07655	15,54942	19,5925
P1 T0	0,06 ABC	26,89 ABC	60,09 ABC	4,30 A	3,45 A	1,57 A	12,50 A	7,97 A	4,66 A	28,46	42,91 A
P1 T100	0,07 A	28,77 ABC	52,02 ABCD	4,64 A	2,37 A	1,28 A	9,71 A	7,72 A	5,65 A	37,29	37,02 A
P1 T200	0,06 AB	31,95 ABC	60,04 ABC	4,55 A	3,41 A	1,81 A	14,41 A	7,85 A	5,04 A	28,96 AB	38,65 A
P2 T0	0,04 BC	19,95 ABC	74,05 A	3,57 A	2,60 A	1,27 A	7,65 A	6,16 A	3,60 A	25,23 ABC	33,47 A
P2 T100	0,04 BC	20,27 ABC	73,39 A	3,63 A	2,49 A	1,21 A	7,31 A	6,15 A	3,70 A	24,29 ABCD	33,21 A

P2 T200	0,04 BC	22,70 ABC	67,31 AB	3,64 A	2,54 A	2,14 A	7,54 A	6,81 A	3,89 A	23,78 ABCDE	31,5 A
P3 T0	0,03 BC	26,06 ABC	23,07 CD	4,25 A	2,51 A	2,00 A	11,50 A	5,97 A	4,31 A	10,31 CDE	38,05 A
P3 T100	0,03 BC	36,10 A	23,56 CD	4,62 A	2,04 A	1,64 A	11,83 A	7,71 A	5,46 A	11,13 CDE	33,39 A
P3 T200	0,03 BC	34,01 AB	32,04 BCD	5,21 A	2,73 A	1,96 A	12,81 A	6,86 A	4,83 A	9,14 DE	35,53 A
P4 T0	0,03 BC	19,47 ABC	25,58 CD	4,69 A	3,72 A	1,61 A	8,61 A	5,50 A	3,61 A	12,45 CDE	35,96 A
P4 T100	0,03 BC	15 C	41,08 ABCD	5,09 A	3,99 A	1,56 A	6,75 A	4,51 A	3,12 A	14,33 BCDE	38,64 A
P4 T200	0,02 C	21,33 ABC	35,18 ABCD	5,43 A	4,05 A	1,57 A	7,64 A	4,84 A	3,67 A	11,69 CDE	36,95 A
P5 T0	0,03 BC	18,07 ABC	13,33 D	3,91 A	2,69 A	1,57 A	7,46 A	4,78 A	3,34 A	8,65 E	37,1 A
P5 T100	0,03 BC	15,93 BC	32,18 BCD	3,87 A	2,61 A	1,47 A	6,47 A	4,48 A	2,96 A	8,65 E	36,3 A
P5 T200	0,03 BC	19,14 ABC	21,98 CD	3,95 A	2,77 A	1,60 A	7,65 A	4,75 A	3,23 A	9,31 DE	35,86 A