

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA
DE CAMPO NATURAL EN *Stipa setigera* PRESL Y
Bromus auleticus TRINIUS BAJO PASTOREO DE
VACUNOS EN EL PERÍODO OTOÑO-INVIERNAL**

por

**Mauricio ERRANDONEA PANISSA
Cristhian KUCHMAN BOTTARO**

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

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2008**

Tesis aprobada por:

Director: -----
Ing. Agr. M. Sc. Ricardo Rodríguez Palma

Ing. Agr. M. Sc. Ph. D. Pablo Boggiano

Ing. Agr. Sylvia Saldanha

Fecha: 13/10/08

Autor: -----
Mauricio Errandonea Panissa

Cristhian Kuchman Bottaro

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República Oriental del Uruguay, por habernos permitido realizar la carrera.

A la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EFFAS) por brindarnos todo lo necesario para la realización de este trabajo.

A nuestros padres por el apoyo brindado durante todos los años de estudio.

Al Ing. Agr. Ricardo Rodríguez Palma por su constante apoyo y orientación que fueron imprescindibles para la realización de este trabajo.

A la Sra. Teresa Rodríguez por su colaboración durante el período experimental.

TABLA DE CONTENIDO

| | Página |
|--|--------|
| PAGINA DE APROBACIÓN..... | II |
| AGRADECIMIENTOS..... | III |
| LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES..... | IX |
| | |
| 1. <u>INTRODUCCIÓN</u> | 1 |
| | |
| 2. <u>REVISION BIBLIOGRAFICA</u> | 4 |
| 2.1. <u>INTRODUCCION</u> | 4 |
| 2.2. <u>DESCRIPCION DE LAS ESPECIES</u> | 5 |
| 2.3. <u>ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE LA PASTURA</u> | 6 |
| 2.3.1. <u>Características morfogénéticas de las plantas</u> | 7 |
| 2.3.1.1. Tasa de elongación foliar..... | 11 |
| 2.3.1.2. Tasa de aparición foliar y macollaje..... | 11 |
| 2.3.1.3. Vida media foliar..... | 12 |
| 2.3.2. <u>Características estructurales de la pastura e índice de área foliar</u> | 13 |
| 2.3.2.1. Tamaño foliar, densidad de macollos y no. de hojas verdes/macollo..... | 14 |
| 2.4. <u>FACTORES AMBIENTALES Y DE MANEJO QUE ACTUAN SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA</u> | 16 |
| 2.4.1. <u>Factores ambientales</u> | 16 |
| 2.4.1.1. Efecto de la cantidad y calidad de luz..... | 16 |
| 2.4.1.2. Efecto de la temperatura..... | 18 |
| 2.4.1.3. Efecto de la disponibilidad de agua..... | 20 |
| 2.4.2 <u>Factores de manejo</u> | 21 |
| 2.4.2.1. Influencia del pastoreo..... | 21 |
| 2.4.2.2. Efecto de la fertilización nitrogenada..... | 25 |
| 2.5. <u>FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR</u> | 35 |
| 2.5.1. <u>Efecto de la estructura de la pastura</u> | 35 |
| 2.5.2. <u>Patrones de defoliación (severidad, frecuencia) y eficiencia de utilización del forraje</u> | 36 |
| 2.5.3. <u>Efecto del nitrógeno sobre los flujos de tejido foliar y la eficiencia de utilización</u> | 39 |
| 2.6. <u>EFFECTO DEL NITROGENO SOBRE LA CALIDAD DEL FORRAJE</u> | 43 |
| 2.7. <u>CONCLUSIONES</u> | 43 |
| 2.8. <u>OBJETIVOS</u> | 45 |
| 2.9. <u>HIPOTESIS</u> | 45 |

| | |
|---|----|
| 3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> | 46 |
| 3.1. <u>CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES</u> | 46 |
| 3.1.1. <u>Ubicación</u> | 46 |
| 3.1.2. <u>Suelos</u> | 46 |
| 3.1.2.1. <u>Características de los suelos</u> | 47 |
| 3.1.3. <u>Condiciones climáticas</u> | 48 |
| 3.1.4. <u>Material vegetal utilizado y especies evaluadas</u> | 49 |
| 3.1.5. <u>Historia del potrero</u> | 49 |
| 3.1.6. <u>Animales</u> | 50 |
| 3.2. <u>TRATAMIENTOS Y PERIODO EXPERIMENTAL</u> | 50 |
| 3.3. <u>MANEJO DEL PASTOREO</u> | 51 |
| 3.4. <u>DETERMINACIONES GENERALES EN LA PASTURA</u> | 51 |
| 3.4.1. <u>Altura de la pastura</u> | 51 |
| 3.4.2. <u>Crecimiento</u> | 52 |
| 3.4.3. <u>Disponibilidad de forraje</u> | 52 |
| 3.4.4. <u>Relación entre altura y disponibilidad de forraje</u> | 52 |
| 3.5. <u>MEDICIONES ESPECÍFICAS EN LA PASTURA</u> | 53 |
| 3.6. <u>MEDICIONES DE LABORATORIO</u> | 54 |
| 3.7. <u>ESTIMACIONES REALIZADAS EN LAS PASTURAS</u> | 55 |
| 3.7.1. <u>Elongación foliar</u> | 55 |
| 3.7.2. <u>Senescencia foliar</u> | 55 |
| 3.7.3. <u>Determinación de la tasa de elongación neta foliar</u> | 55 |
| 3.7.4. <u>Tasa de consumo foliar</u> | 55 |
| 3.7.5. <u>Tasas de crecimiento por individuo y por unidad de superficie</u> | 56 |
| 3.7.6. <u>Intervalo de aparición de hoja</u> | 55 |
| 3.7.7. <u>Tasa de aparición foliar</u> | 56 |
| 3.7.8. <u>Número de hojas vivas por macollo</u> | 56 |
| 3.7.9. <u>Vida media foliar</u> | 57 |
| 3.7.10. <u>Longitud foliar promedio y longitud foliar total</u> | 57 |
| 3.8. <u>ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN</u> | 57 |
| 3.8.1. <u>Frecuencia de defoliación</u> | 57 |
| 3.8.2. <u>Intensidad de defoliación</u> | 58 |
| 3.9. <u>EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE</u> | 58 |
| 3.10. <u>RESPUESTA A LA SUMA TÉRMICA</u> | 58 |
| 3.11. <u>MEDICIONES EN ANIMALES</u> | 59 |
| 3.12. <u>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</u> | 60 |
| 4. <u>RESULTADOS</u> | 62 |
| 4.1 <u>CONDICIONES GENERALES EXPERIMENTALES</u> | 62 |
| 4.1.1. <u>Tasas de crecimiento</u> | 62 |
| 4.1.2. <u>Forraje disponible</u> | 62 |
| 4.1.3. <u>Altura del tapiz</u> | 63 |

| | |
|--|----|
| 4.2. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LAS TASAS FOLIARES..... | 65 |
| 4.2.1. <u>Tasa de elongación foliar (TEF)</u> | 65 |
| 4.2.1.1. Relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica..... | 66 |
| 4.2.2. <u>Tasa de senescencia foliar (TSF)</u> | 67 |
| 4.2.2.1. Relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica..... | 67 |
| 4.2.3. <u>Tasa de elongación neta foliar (TENF)</u> | 68 |
| 4.2.3.1. Relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica..... | 69 |
| 4.2.4. <u>Tasa de consumo foliar</u> | 69 |
| 4.3. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LAS TASAS EN MATERIA SECA POR MACOLLO..... | 70 |
| 4.3.1. <u>Tasa de crecimiento bruto por macollo (TCBM)</u> | 71 |
| 4.3.2. <u>Tasa de senescencia por macollo (TSM)</u> | 71 |
| 4.3.3. <u>Tasa de crecimiento neto por macollo (TCNM)</u> | 72 |
| 4.3.4. <u>Tasa de consumo por macollo (TCM)</u> | 73 |
| 4.4. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LOS FLUJOS DE TEJIDO POR UNIDAD DE SUPERFICIE..... | 73 |
| 4.4.1. <u>Tasa de crecimiento bruto por superficie (TCBS)</u> | 74 |
| 4.4.2. <u>Tasa de senescencia por superficie (TSS)</u> | 75 |
| 4.4.3. <u>Tasa de crecimiento neto por superficie (TCNS)</u> | 75 |
| 4.4.4. <u>Tasa de consumo por superficie (TCS)</u> | 76 |
| 4.4.4.1. Relación entre el consumo diario por superficie y la carga animal promedio..... | 77 |
| 4.4.4.2. Relación entre el consumo diario por superficie y el intervalo de defoliación..... | 77 |
| 4.5. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACION Y EL CONSUMO POR CATEGORIA DE LA HOJA..... | 78 |
| 4.5.1. <u>Porcentaje de defoliación por categoría de hoja</u> | 78 |
| 4.5.2. <u>Tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja</u> | 80 |
| 4.5.3. <u>Consumo por categoría de edad de hoja</u> | 81 |
| 4.6. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACION POR MACOLLO..... | 82 |
| 4.6.1. <u>Porcentaje de defoliación promedio por macollo</u> | 83 |
| 4.6.1.1. Relación entre el porcentaje de hoja promedio defoliada y la carga animal promedio..... | 84 |
| 4.6.2. <u>Tasa de defoliación promedio por macollo</u> | 84 |
| 4.6.3. <u>Intervalo de defoliación por macollo</u> | 85 |
| 4.6.3.1. Relación entre el intervalo de defoliación y la carga animal promedio..... | 86 |

| | |
|---|-----|
| 4.7. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA..... | 86 |
| 4.7.1. <u>Intervalo de aparición de hojas</u> | 87 |
| 4.7.2. <u>Tasa de aparición de hojas</u> | 88 |
| 4.7.3. <u>Vida media foliar</u> | 89 |
| 4.7.4. <u>Longitud foliar promedio</u> | 89 |
| 4.7.4.1. Relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica..... | 90 |
| 4.7.5. <u>Longitud foliar total</u> | 91 |
| 4.7.5.1. Relación entre la longitud foliar total y la suma térmica..... | 91 |
| 4.7.6. <u>Población de macollos</u> | 92 |
| 4.7.7. <u>Tasa de aparición de macollos</u> | 93 |
| 4.7.7.1. Relación entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica..... | 93 |
| 4.7.8. <u>Porcentaje de macollos según tamaño</u> | 94 |
| 4.7.9. <u>Peso promedio del macollo promedio y por tipo de individuo</u> | 95 |
| 4.7.10. <u>Peso gravimétrico de la hoja</u> | 95 |
| 4.7.11. <u>Ancho de lámina</u> | 96 |
| 4.7.12. <u>Número de hojas verdes por macollo</u> | 97 |
| 4.8. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LA EFICIENCIA DE UTILIZACION DEL FORRAJE..... | 97 |
| 4.9. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LA PRODUCCION ANIMAL..... | 99 |
| 4.9.1. <u>Evolución del peso promedio por animal</u> | 99 |
| 4.9.2. <u>Productividad animal</u> | 100 |
| 5. <u>DISCUSION</u> | 101 |
| 5.1. EFECTO SOBRE EL CRECIMIENTO DE LA PASTURA Y DISPONIBILIDAD DE FORRAJE..... | 101 |
| 5.2 EFECTO SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS..... | 102 |
| 5.2.1. <u>Tasa de elongación foliar</u> | 102 |
| 5.2.2. <u>Tasa de aparición de hojas</u> | 104 |
| 5.2.3. <u>Vida media foliar</u> | 105 |
| 5.2.4. <u>Tasa de aparición de macollos</u> | 106 |
| 5.3. EFECTO SOBRE LAS CARACTERISTICAS ESTRUCTURALES..... | 106 |
| 5.3.1. <u>Tamaño foliar</u> | 106 |
| 5.3.2. <u>Ancho de lámina</u> | 107 |
| 5.3.3. <u>Número de hojas verdes por macollo</u> | 108 |
| 5.3.4. <u>Peso promedio del macollo</u> | 108 |

| | |
|---|-----|
| 5.3.5. <u>Densidad de macollos y tipo de macollo por tamaño</u> | 108 |
| 5.3.6. <u>Mecanismos diferenciales de respuesta a la fertilización nitrogenada entre las especies</u> | 109 |
| 5.4. CRECIMIENTO..... | 110 |
| 5.5. CONSUMO..... | 112 |
| 5.6. SENESCENCIA..... | 114 |
| 5.7. CRECIMIENTO NETO..... | 117 |
| 5.8. PATRONES DE DEFOLIACION POR INDIVIDUO..... | 119 |
| 5.8.1. <u>Intervalo de defoliación</u> | 119 |
| 5.8.2. <u>Porcentaje de hoja defoliada por macollo</u> | 121 |
| 5.9. CONSUMO Y PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA..... | 122 |
| 5.10. EFICIENCIA DE UTILIZACION DEL FORRAJE..... | 124 |
| 5.11. PRODUCCION ANIMAL..... | 124 |
| 6. <u>CONCLUSIONES</u> | 126 |
| 7. <u>RESUMEN</u> | 128 |
| 8. <u>SUMMARY</u> | 130 |
| 9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> | 132 |
| 10. <u>ANEXOS</u> | 146 |

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

| Cuadro No. | Página |
|--|--------|
| 1. Perfil de Brunosol..... | 47 |
| 2. Perfil de Litosol..... | 47 |
| 3. Temperatura media mensual (°C), precipitaciones mensuales (mm) y número de ocurrencia de heladas durante el experimento..... | 48 |
| 4. Tratamiento sanitario..... | 59 |
| 5. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento del forraje (Kg MS/ha/día) durante el período de mediciones detalladas..... | 62 |
| 6. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz (cm)..... | 63 |
| 7. Nivel de significancia de los análisis de varianza para las tasas de elongación foliar, senescencia foliar, elongación neta foliar y consumo en función de las fuentes de variación analizadas..... | 65 |
| 8. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día)..... | 66 |
| 9. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica..... | 66 |
| 10. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día)..... | 67 |
| 11. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica..... | 68 |
| 12. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día)..... | 68 |
| 13. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica..... | 69 |
| 14. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día)..... | 70 |

| | |
|---|----|
| 15. Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por macollo en función de las fuentes de variación analizadas..... | 70 |
| 16. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el crecimiento bruto (mg MS/macollo/día)..... | 71 |
| 17. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia (mg MS/macollo/día)..... | 72 |
| 18. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de crecimiento neto (mg MS/macollo/día)..... | 72 |
| 19. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo (mg MS/macollo/día)..... | 73 |
| 20. Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por superficie en función de las fuentes de variación analizadas..... | 74 |
| 21. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (Kg MS/ha/día)..... | 74 |
| 22. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia por superficie (Kg MS/ha/día)..... | 75 |
| 23. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día)..... | 76 |
| 24. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo por superficie (Kg MS/ha/día)..... | 76 |
| 25. Relación entre consumo diario total por superficie y la carga animal promedio..... | 77 |
| 26. Relación entre consumo diario total por superficie y el intervalo de defoliación..... | 78 |
| 27. Efecto de la especie sobre el porcentaje de defoliación por categoría de edad de la hoja en cada nivel de fertilización nitrogenada..... | 79 |

| | |
|---|----|
| 28. Nivel de significancia de los análisis de varianza para las tasas de defoliación por categoría de edad de las hojas en función de las fuentes de variación analizadas..... | 80 |
| 29. Efecto de la especie sobre la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja (hojas/día) en cada nivel de fertilización nitrogenada..... | 81 |
| 30. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de hoja (%) en cada nivel de fertilización nitrogenada..... | 82 |
| 31. Nivel de significancia de los análisis de varianza para porcentaje, tasa e intervalo de defoliación promedio por macollo en función de las fuentes de variación analizadas..... | 83 |
| 32. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el porcentaje de hoja promedio defoliada por macollo..... | 83 |
| 33. Relación entre porcentaje de hoja promedio defoliada y la carga animal promedio..... | 84 |
| 34. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por individuo (hojas/día)..... | 85 |
| 35. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de defoliación promedio (días) por individuo..... | 85 |
| 36. Relación entre el intervalo de defoliación y la carga animal promedio..... | 86 |
| 37. Nivel de significancia de los análisis de varianza para las variables morfogénicas y estructurales de la pastura en función de las fuentes de variación analizadas..... | 87 |
| 38. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (días)..... | 88 |
| 39. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/días)..... | 88 |
| 40. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (días)..... | 89 |
| 41. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar promedio (cm). | 90 |

| | |
|--|-----|
| 42. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica..... | 90 |
| 43. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar total (cm/macollo)..... | 91 |
| 44. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la longitud foliar total y la suma térmica..... | 92 |
| 45. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la población de macollos (nº macollos/m ²)..... | 92 |
| 46. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición de macollos (macollos/días)..... | 93 |
| 47. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica..... | 94 |
| 48. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el porcentaje de macollos de ambas especies según el tamaño..... | 94 |
| 49. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio del macollo (gramos) según su tamaño..... | 95 |
| 50. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas elongando y maduras..... | 96 |
| 51. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en el ancho de lámina (cm)..... | 96 |
| 52. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el número de hojas vivas por macollo..... | 97 |
| 53. Nivel de significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de utilización potencial y actual en función de las fuentes de variación analizadas..... | 98 |
| 54. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la eficiencia de utilización potencial y actual (%)..... | 98 |
| 55. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre las variables de producción animal..... | 100 |

Figura No.

1. Relación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura.....9

Gráfica No.

1. Disponibilidad de materia seca (Kg/ha) para el 08/05/07 y el 22/08/07.....63
2. Evolución de la altura del tapiz (cm) por potrero en el período de mediciones.....64
3. Consumo por categoría de hoja (expresado en % del total) por nivel de fertilización nitrogenada para Bromus.....79
4. Consumo por categoría de hoja (expresado en % del total) por nivel de fertilización nitrogenada para Stipa.....80
5. Evolución del peso vivo promedio por animal (Kg/animal) según tratamientos de fertilización.....99
6. Relación entre altura de la pastura (cm) y la disponibilidad de forraje (Kg MS/ha).....101
7. Tasa de elongación foliar (TEF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....103
8. Longitud foliar total (LFT) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....107
9. Relación entre el consumo medio (Kg MS/ha/día) por especie en función de la carga promedio (Kg PV/ha).....113
10. Tasa de senescencia foliar (TSF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....115
11. Tasa de elongación neta foliar (TENF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....118
12. Evolución del intervalo de defoliación (días) en función de la carga animal (Kg PV/ha).....119

| | |
|--|-----|
| 13. Relación entre el consumo diario (Kg MS/ha/día) y el intervalo de defoliación promedio (días)..... | 120 |
| 14. Relación entre el porcentaje de hoja defoliada (%) y la carga animal promedio (Kg PV/ha)..... | 121 |

1. INTRODUCCION

En Uruguay, la predominancia del tapiz natural, principal base forrajera de la ganadería, sigue siendo hasta hoy la base de la oferta forrajera en las actividades de producción extensiva, ocupando una superficie aproximada de 76 % del área total del país (URUGUAY. MGAP. DGRG. DICOSE, 2006). La magnitud y distribución de la oferta forrajera sigue un patrón definido y con un déficit invernal relevante. La producción, distribución, variabilidad y calidad de forraje del campo natural de basalto limita la productividad de la empresa ganadera (Bemhaja, 1998). Las principales prácticas de manejo adoptadas para levantar dicha limitante se basan en la fertilización fosfatada junto a la introducción de leguminosas. El agregado de fertilización nitrogenada pasa a ser una herramienta alternativa y su respuesta esperable resultará en su posible inclusión en una coyuntura productiva.

Como resultado de la asociación suelo-planta, las praderas naturales son un complejo mosaico constituido por un número muy grande de especies que cambian sus frecuencias y sus hábitos fisiológicos y ecológicos, adaptándose a las condiciones cambiantes del material geológico, suelo, topografía, bajo el efecto del manejo del pastoreo (relación planta/animal) (Milot, 1987).

El componente gramíneas está constituido por dos grupos fundamentales: especies invernales (tipo C₃) y especies estivales (tipo C₄). Ambos grupos se encuentran mezclados en proporciones variables de suelo a suelo, potrero a potrero y metro a metro, lo que da una idea de la complejidad del tapiz natural y de su manejo (Rosengurtt, 1946). No obstante, los tapices presentan una predominancia de especies estivales sobre las especies invernales lo que lleva por lo tanto a una tendencia generalizada de disponer una mayor producción de forraje en el período primavera-estivo-otoñal. Por consiguiente, las especies invernales, menos frecuentes, resultan de gran valor para sobrellevar la crisis invernal, debiéndose favorecer en todos los casos su desarrollo (Carámbula, 1997).

En pasturas desarrolladas sobre suelos de Basalto la vegetación nativa de los suelos profundos es herbácea formada por gramíneas perennes estivales (49 %) e invernales (13 %) con baja incidencia de leguminosas y un conjunto elevado de malezas (Bemhaja, 1998). Para que las gramíneas mantengan una alta producción es necesario contar con una fuente apropiada de nitrógeno, lo que se logra fundamentalmente con la aplicación de fertilizantes nitrogenados

(Carámbula, 2002). Por lo tanto esta técnica en el período otoño-invernal podría constituir de alto impacto para incrementar el crecimiento de forraje de los campos naturales y con ello aumentar la productividad animal de la región (Rodríguez Palma et al., 2006). La fertilización nitrogenada en otoño e invierno actuaría de dos formas. Por un lado, a través de su efecto directo sobre el crecimiento del forraje de gramíneas de ciclo otoño-inverno-primaveral, adelantando la producción de forraje en dicho período (Fernández Grecco et al. 1995, Fernández Grecco et al. 1997). Por otro lado, por su efecto indirecto sobre la eficiencia de utilización del forraje bajo condiciones de pastoreo continuo, derivado del aumento de la capacidad de carga animal que puede soportar los campos con incremento en la disponibilidad de nitrógeno. Esto se refleja en una mayor frecuencia de defoliación de los individuos y menores pérdidas relativas por senescencia en comparación con los campos que crecen en condiciones deficitarias en nitrógeno (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998).

El conocimiento de los efectos de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar, así como las variables morfogénicas que los determinan (tasa de elongación foliar, tasa de aparición foliar, entre otros), son una herramienta muy importante a la hora de la comprensión y elaboración de estrategias racionales de utilización de la fertilización nitrogenada para lograr aumentos en la producción forrajera. Integrando los principales componentes de los patrones de defoliación se podría avanzar en la generación de modelos de sistemas de pastoreo. De esta manera, es posible aumentar la eficiencia de utilización del crecimiento de la pastura, minimizando las pérdidas potenciales por senescencia que se producirían en situaciones de subpastoreo; asignándole un tiempo apropiado de descanso entre defoliaciones y generando un buen equilibrio entre el forraje consumido y crecido.

La carga animal y el método de pastoreo aparecen como herramientas para aumentar la producción del campo natural, siendo necesario para esto un ajuste del número de animales para mantener la estructura de la pastura dentro de determinado rango, que permita obtener la máxima productividad animal con el mayor retorno económico. Cada tipo de campo tiene una producción potencial que va a determinar la capacidad de carga. Cuando el campo se maneja con carga adecuada y períodos de alivio es posible mantener una vegetación vigorosa y productiva.

El objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de la fertilización nitrogenada de pasturas naturales en el período otoño-principio de invierno en los flujos de tejido foliar, la dinámica de la defoliación y la utilización animal, en condiciones de pastoreo continuo, manteniendo una altura del tapíz relativamente estable mediante carga animal variable.

El presente trabajo se desarrolla en varios ítems. En primer lugar se realiza una revisión de antecedentes, que introduce el marco conceptual en el cual se inserta esta investigación. En segundo lugar se describen las condiciones experimentales generales del ensayo. Luego se analiza y discute el efecto de la fertilización nitrogenada en pasturas defoliadas sobre el crecimiento y la utilización del forraje. Por último se presentan las conclusiones del experimento.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. INTRODUCCION

La mayor parte de la producción pecuaria del Uruguay se desarrolla sobre pasturas naturales, las cuales ocupan alrededor del 80 % del área dedicada a la ganadería. Las condiciones climáticas, edáficas y topográficas permiten, en la mayoría de las situaciones, el desarrollo de vegetaciones herbáceas con algunos arbustos y subarbustos.

Los sistemas productivos típicos de las principales zonas ganaderas del país se han caracterizado por un bajo empleo de insumos. Sin embargo, es cada vez más necesario incrementar el nivel de producción de carne vacuna y ovina, además de adecuar la calidad de los productos obtenidos a las crecientes exigencias de los diferentes mercados. Uno de los factores fundamentales en este sentido, es la mejora de la base forrajera a partir del campo natural, que continua siendo el componente principal de la dieta de ovinos y vacunos en esas zonas.

La producción de carne y lana en el país, se obtiene en base a pastoreo todo el año, con carga continua y mixta de bovinos y ovinos, excepto en zonas de ganadería intensiva. Estas pasturas naturales son predominantemente herbáceas con dominancia de gramíneas tipo C₄ y escasas C₃, las leguminosas nativas tienen baja frecuencia, lo mismo que especies de hierbas y arbustos, mientras que los árboles son raros (Berretta, 1998).

La utilización del nitrógeno debe ser considerada como una herramienta para modificar la distribución del forraje a lo largo del año y cubrir ciertos momentos de deficiencia forrajera. Mediante el uso de este nutriente no solo es posible alcanzar altos rendimientos de materia seca en determinadas épocas sino también promover un crecimiento más temprano logrando pastoreos anticipados, prolongar los períodos de crecimiento, aumentar los volúmenes de forraje para ser conservado y promover una distribución más ajustada del forraje con los requerimientos de los animales (Carámbula, 2002).

El incremento del nivel trófico del suelo debido a la introducción de especies leguminosas, fertilización y el manejo favorecen al aumento de la

frecuencia de invernales finas y tiernas (Berretta y Levratto 1990, Bemhaja y Berretta 1991). El empleo de fertilizantes inorgánicos nitrogenados hacia comienzos del otoño puede estimular el rebrote y crecimiento de las invernales y alargar el período vegetativo de las estivales, antes del descenso de las temperaturas. Por otra parte, la fertilización de fines de invierno seguiría estimulando las invernales y ayudaría al rebrote más temprano de las estivales. Por lo tanto el rebrote más temprano de ambos tipos de especies y el alargamiento del ciclo de estivales tenderían a reducir el período de escaso crecimiento invernal (Bemhaja et al., 1998).

La productividad y la perennidad de la pastura dependen de su capacidad para recubrir el área afectada luego de una intensa defoliación bajo pastoreo rotativo o para preservar su área bajo pastoreo continuo. Esta capacidad depende de factores ambientales como la luz, la temperatura, la fertilidad y humedad del suelo pero también es determinada por características genotípicas de la vegetación. El desarrollo, crecimiento y la senescencia de hojas y macollos forman el proceso fisiológico que caracteriza la dinámica de desarrollo de la pastura (Gomide, 1997).

En la presente revisión bibliográfica se presentará información obtenida por otros autores sobre las características morfo-fisiológicas de las plantas y el efecto del nitrógeno sobre el crecimiento de forraje bajo condiciones de corte y pastoreo.

2.2. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

La *Stipa setigera* Presl es una especie perenne cespitosa de ciclo invernal y de tipo productivo tierno-fino con fruto muy agresivo (Rosengurt, 1979). Hay formas glabrescentes y casi lisas, que pueden considerarse tiernas, mientras que otras, densamente vellosas y ásperas pueden considerarse ordinarias (Rosengurt, 1946). Presenta gran persistencia con un adecuado manejo del pastoreo y muy buena resiembra (Boggiano, 1990). Habita campos muy variados siendo la gramínea invernal más frecuente y la forrajera campestre más importante del país durante el período frío del año. Muestra alta resistencia a los factores climáticos, y desaparece solo con pastoreo de exagerada intensidad. Se destaca esta especie por sus hojas largas y anchas. La floración es poco abundante a causa del corte que realizan los animales hasta la aparición de la panoja. Esta especie sería muy útil si pudiera anularse

el daño que ocasiona la flechilla, pero en las condiciones actuales no puede recomendarse su cultivo (Rosengurtt, 1946).

El *Bromus auleticus* Trinius es una gramínea invernal nativa de excelente productividad y palatabilidad. Esta especie muestra una diversidad muy amplia en dimensiones foliares y vellosidades. Se diferencian tres tipos de plantas definidos por el ancho de las hojas y el grado de vellosidad de las mismas: hojas anchas y glabras, hojas angostas y semivellosas y hojas angostas y vellosas (Methol y Freire, 1990). Es una especie que encuentra mejores condiciones de implantación hacia fines de mayo y principios de junio. A partir de ese momento su crecimiento es relativamente lento, encontrándose apto para el pastoreo recién al otoño siguiente (Olmos, 1993). Presenta gran resistencia a la sequía, adaptación a una gran diversidad de suelos y facilidad de cosecha (Methol y Freire, 1990) y es una especie muy adaptable a pastoreos frecuentes e intensos debido a que sus meristemas (puntos de crecimiento) se encuentran por debajo de la superficie del suelo. Esta forrajera es de gran importancia desde el punto de vista animal ya que cubre el déficit de invierno de las pasturas naturales (Olmos, 1993). En relación a otras gramíneas invernales, presenta en los primeros años bajos rendimientos, atribuíbles estos a su muy lento crecimiento inicial, recuperándose en años sucesivos y siendo la especie de mayor producción total de forraje cuando es comparado con otras gramíneas invernales y estivales (Boggiano, 1990).

2.3. ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE LA PASTURA

La gran variedad botánica de pasturas forrajeras, cultivadas y naturales, es caracterizada por una amplia gama de tipos morfológicos o formas de la estructura aérea de las plantas, algunos ejemplos son: hábito de crecimiento de la planta, nivel de exposición de los meristemas de crecimiento y órganos de reserva y presencia y ausencia de estolones. Todos estos rasgos tienen grandes consecuencias en la capacidad de producción de forraje de cada especie, pero particularmente en las acciones a realizar para controlar la producción de la pastura a través del uso de la fertilización nitrogenada, pastoreo o corte (Cruz y Boval, 1999).

La producción de tejido foliar es un proceso continuo el cual es regulado por variables ambientales y por las características estructurales de la pastura. A medida que el tejido se acumula en las plantas, esta expuesto a envejecer y a

la senescencia la cual conduce a la acumulación de restos secos y a la descomposición en el suelo (Parsons, 1994).

La producción de tejido foliar puede ser analizada como el resultado de dos procesos interactivos: la producción de asimilados de cada planta como resultado de la intercepción de luz y fotosíntesis de las hojas y el uso de esos asimilados por los meristemas de las hojas para la producción de nuevas células y finalmente para la expansión del área foliar. Por lo anterior, la tasa de expansión de nuevos tejidos en la planta, puede ser limitada por la producción y por el uso de nuevos asimilados (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El uso de asimilados por los meristemas es directamente determinado por la temperatura, la cual gobierna las tasas de división y expansión celular (Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei, 1999) y crea una demanda de C y N para proveer de energía y material a la expansión del tejido foliar. Si la tasa de suministros de asimilados para el crecimiento foliar es menor que la demanda, la planta limita el número de meristemas activos reduciendo la densidad de tallos para mantener el potencial de crecimiento de las hojas del macollo principal. Por esta razón, mientras la tasa de expansión de la hoja en macollos maduros es muy poco afectada por el suministro de carbono, el macollaje es altamente sensible a las variaciones en los niveles de radiación. Por otro lado cuando el suministro de asimilados es mayor que la demandada por los meristemas, el crecimiento de la hoja alcanza un potencial que es determinado por la temperatura y los asimilados excedentes pueden ser almacenados como reservas de carbohidratos. Por último cuando la planta crece, mientras el suministro de asimilados aumenta como consecuencia de la expansión del área foliar, también aumentan el tamaño y el número de meristemas, y por lo tanto se mantiene un balance entre el suministro y la demanda de asimilados (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.3.1. Características morfogénéticas de las plantas

En las plantas, la unidad morfológica básica es el meristemo, también llamado vulgarmente punto de crecimiento o yema (Hodgson, 1990). La morfogénesis de las plantas puede ser definida como la dinámica de la generación y expansión de la forma de la planta en el espacio. Puede ser descrito en término de tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), su tasa de expansión (crecimiento) y su tasa de envejecimiento (senescencia) y descomposición (Chapman y Lemaire, 1993).

La aparición y expansión de las hojas, tallos y raíces están bajo el control de actividades coordinadas de los meristemas de la planta. La actividad de un meristema dado puede ser analizada a través de sus tasas potenciales de división y expansión celular, que son resultado de parámetros ambientales como la temperatura, calidad de luz percibida por las plantas, señales externas como termo o fotoperíodo, lo cual determina el comienzo para la planta del estado reproductivo. La tasa de formación de nuevos tejidos por el meristema depende del suministro y partición de C y N entre las partes componentes dentro de una planta (Lemaire, 1997b).

Las respuestas de las pasturas a la defoliación pueden ser clasificadas en dos niveles: respuestas fisiológicas y respuestas morfológicas. Las primeras son generalmente definidas como las que ocurren a corta escala de tiempo, mientras que las respuestas morfológicas son generalmente consideradas de más largo plazo. Cuando la defoliación es poco frecuente y laxa, las plantas pueden mantener balanceado el crecimiento de raíces y brotes por medio de respuestas fisiológicas de corto plazo. Sin embargo, cuando la severidad de la defoliación aumenta, ajustes morfológicos son necesarios para asegurar la homeostasis en el crecimiento total de la planta (Chapman y Lemaire, 1993). Por lo tanto, los efectos del patrón de defoliación en una comunidad de plantas bajo pastoreo tienen que ser analizadas a corto plazo, para determinar sus consecuencias en la modificación de los flujos de C y N que se encuentran asociados dentro de la pastura, y a largo plazo para entender las consecuencias de los procesos de adaptación de plantas individuales a diferentes estructuras de pasturas y actividad de pastoreo de los animales, y últimamente para entender y predecir los cambios en la composición botánica de las pasturas como consecuencia del manejo del pastoreo (Lemaire, 1997b).

El desarrollo vegetativo de la pastura es caracterizado por la aparición y desarrollo de hojas y macollos, la elongación del tallo y la evolución del sistema de raíces. La pastura produce una cadena sucesiva de fitómeros, la unidad fundamental de un macollo, consistente de una hoja con un nudo, un internudo y un meristema axilar (Gomide 1997, Cruz y Boval 1999). La aparición sucesiva de las hojas le permite a este último desarrollarse en macollos hijos (Cruz y Boval, 1999).

Para una pastura que se encuentra en estado vegetativo, en la cual solo se están produciendo hojas, la morfogénesis es función de tres características principales: tasa de aparición de hojas, tasa de elongación foliar y expectativa de vida de la hoja (vida media foliar), que están determinadas genéticamente

pero son luego modificados por condiciones del ambiente (temperatura, nitrógeno, agua, etc.) (Chapman y Lemaire, 1993).

El progresivo aumento de hojas por planta determina la intensidad en la tasa de aparición de las hojas, y por lo tanto aumenta la cosecha del forraje, esto se obtiene por aumentos porcentuales en la intersección y la captura de la radiación lumínica (Gomide, 1997).

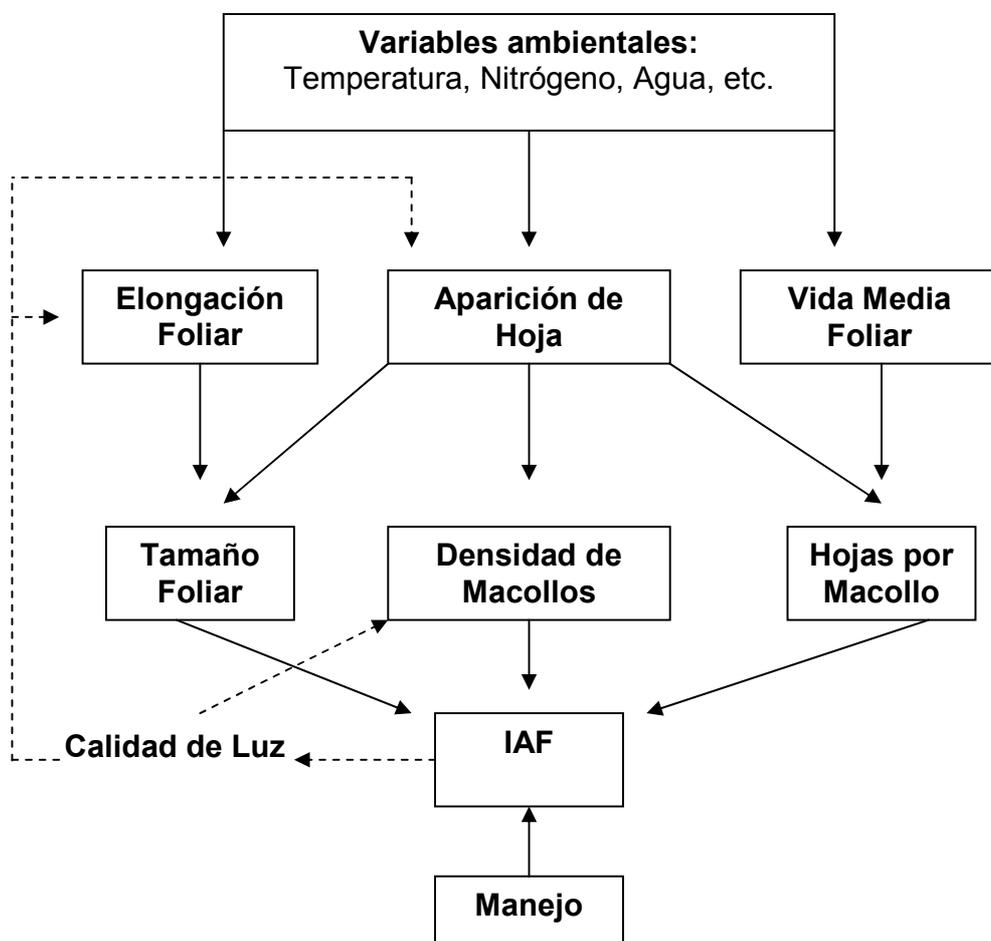


Figura N° 1. Relación entre las variables morfológicas y las características estructurales de la pastura (Chapman y Lemaire 1993, Cruz y Boval 1999).

Como lo muestra la figura 1, la combinación de las variables morfológicas como elongación foliar, aparición de hojas y vida media foliar,

determinan la estructura de la pastura por el camino de otras tres variables; el tamaño de la hoja, el número de hojas por macollo y la densidad de macollos. Estas características estructurales de la pastura determinan el índice de área foliar, el cual regula la dinámica de rebrote por medio de la intercepción de la luz.

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

Cambiando la calidad de la luz dentro de la canopia, los incrementos en el índice de área foliar pueden modificar algunas variables morfogenéticas tales como un aumento en la tasa de elongación foliar y una disminución en la tasa de macollaje y consecuentemente pueden cambiar algunas características estructurales de la pastura como la densidad y el tamaño de macollos (Deregibus et al., 1983).

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

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

Durante el desarrollo de una pastura se pueden observar cuatro tipos de hojas: hojas en senescencia, hojas completamente expandidas, hojas emergentes y las hojas aún no emergidas, absortas en el pseudotallo (Gomide, 1997). Para el caso de las hojas emergentes o elongando (hojas nuevas) una vez que la lígula queda expuesta a la luz, toda la hoja deja de crecer, muy probablemente debido a que la zona de crecimiento intercalar comienza a

recibir un tipo de radiación diferente, denominándose a ésta hoja adulta (Carámbula, 2002). Luego, se inician los procesos de senescencia, que varían en intensidad de acuerdo a las estaciones del año y los factores ambientales (Gomide, 1997).

2.3.1.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar (TEF) mide el incremento diario en longitud de hojas individuales (mm/día) (Lemaire y Agnusdei, 1999). La modificación en la TEF es función de dos características: el número de células que madura por día (división celular) y el cambio en el largo de las células (elongación celular) que ocurre entre la producción vía división y la maduración (Volenec y Nelson 1983, MacAdam et al. 1989).

Existe un efecto de la altura de la pastura (o de IAF) en la TEF (Lemaire y Agnusdei, 1999). Pasturas mantenidas con bajo IAF y frecuentes defoliaciones muestran una tasa de elongación menor que aquellas defoliadas intermitentemente (Grant et al., 1989). Mazzanti et al. (1994) demostraron que esta reducción en la tasa de elongación foliar podría ser del 20 %.

2.3.1.2. Tasa de aparición foliar y macollaje

La tasa en la cual las nuevas hojas son producidas en un macollo en un determinado período de tiempo (expresada en número de hojas por día), es denominada tasa de aparición foliar (TAF), la que es inversa al filocrón. A nivel del meristema, el tiempo transcurrido entre la iniciación de dos primordios de hojas sucesivas es llamado plastocrón. A nivel de macollo el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas es llamado filocrón (Lemaire y Agnusdei, 1999). En un macollo o individuo cualquiera, la velocidad con que sus hojas son formadas es relativamente constante, de este modo la acumulación de hojas sobre el macollo puede ser representado por una función lineal de acumulación de grados días (Nabinger, 1999). El filocrón es calculado usando 0° C como temperatura base (Lemaire y Agnusdei, 1999). El filocrón en especies de gramíneas C₃ es función del genotipo, nivel de inserción de la hoja y esta condicionado por factores ambientales tales como la luz, temperatura, humedad del suelo, nutrientes y la intensidad de la defoliación (Gomide, 1997).

La tasa de aparición de hojas constituye un parámetro de gran importancia puesto que al influir directamente sobre el peso del macollo, lo hace también sobre la tasa de macollaje (número de macollos/área) (Carámbula, 2002). Al respecto Langer, citado por Carámbula (2002) sostiene que cuantas más hojas se producen mayor será la capacidad de yemas axilares presentes y por lo tanto se registrará un mayor número de macollos, mediante un proceso eficiente de macollaje.

En las axilas de las hojas se forman yemas que bajo condiciones favorables dan origen a nuevos macollos y cuyos puntos de crecimiento son similares en estructura a los que les dieron origen. Estos, a su vez, desarrollan nuevas hojas en cuyas axilas se forman nuevos macollos. Este comportamiento se repite muchas veces, dando así origen al proceso que se conoce con el nombre de macollaje (Carámbula, 2002).

Una única planta puede presentar varias generaciones de macollos, pues cada yema axilar puede potencialmente formar un macollo o una ramificación. La producción de nuevos macollos y de sus hojas es altamente sincronizada con la formación de las hojas en el tallo de origen, lo que determina un patrón de surgimiento altamente predecible. De esta forma el potencial de macollaje de un genotipo es determinado por la velocidad de emisión de hojas, pues en cada hoja formada se genera una o más yemas axilares (Nabinger, 1999).

La tasa de aparición de la hoja juega un rol fundamental por su influencia directa sobre cada una de las características estructurales de la pastura. En este sentido, las especies con alta tasa de aparición de hojas tenderán a producir un alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos pequeños, llegando con esto a una densa y corta estructura de la pastura. Inversamente las especies con baja tasa de aparición de hojas tenderán a producir hojas largas por macollo con una baja densidad de macollos grandes, llegando a una alta estructura de la pastura (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.3.1.3. Vida media foliar

La vida media foliar (VMF) mide el período de tiempo durante el cual una porción de tejido foliar recientemente aparecido permanece verde (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La vida media foliar puede ser medida directamente en macollos marcados por medio de la demora entre la aparición de una nueva porción de tejido de hoja y su senescencia. Esta característica representa el período durante el cual, luego de una completa defoliación, los tejidos verdes de hojas se acumulan en macollos adultos individuales sin ninguna pérdida por senescencia. Después de esto comienza la acumulación de tejido muerto superponiéndose con la acumulación de material de hojas nuevas, estableciendo un balance entre la aparición y la desaparición de tejido de hojas en macollos individuales. En este estado de rebrote, se obtiene la máxima cantidad de tejido verde en la pastura. Por lo tanto, como lo propuso Lemaire y Chapman (1996), la vida media foliar puede ser usada para la caracterización de las diferentes aptitudes de las especies para acumular tejido foliar. Debido a esto la vida media foliar determina el número máximo de hojas vivas que un macollo individual pueda sostener cuando se alcanza el rendimiento “techo” (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La producción cosechable es la parte de la producción primaria que puede ser cosechada antes de la senescencia, esto depende principalmente de la vida media foliar en relación al intervalo de defoliación según las condiciones de manejo (frecuencia y severidad de la defoliación) (Chapman y Lemaire, 1993). La producción cosechable se deriva de la producción potencial, que es estimada por la fotosíntesis neta menos las pérdidas por senescencia y la translocación de asimilados para el crecimiento de tallos y raíces (Parsons y Penning, 1988). La producción cosechable es estimada por el consumo animal, teniendo en cuenta que los animales rechazan en mayor proporción hojas muertas y tallos (Gomide, 1997).

Existen variaciones estacionales en la vida media foliar entre especies C_3 (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.3.2. Características estructurales de la pastura e índice de área foliar

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

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

2.3.2.1. Tamaño foliar, densidad de macollos y nº de hojas verdes por macollo

El tamaño de la hoja puede ser determinado por la proporción entre la tasa de elongación foliar y la tasa de aparición foliar, ya que para un genotipo dado, la duración del período de elongación de una hoja es proporcional al intervalo de aparición de hoja (Robson 1967, Dale 1982).

La densidad de macollos está en parte relacionada a la tasa de aparición foliar lo que determina el número potencial de "sitios de relleno" para la aparición de nuevos macollos (Davies, 1974). Por esto genotipos con alta tasa de aparición tendrán altas tasas de potencial y producirán densidades más altas de macollos que aquellos con baja tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

En una situación de pastoreo ocurre mortalidad de macollos que puede ser debida a muchas causas. La mayor causa de mortalidad es la remoción del meristema apical por el pastoreo animal, esto es particularmente importante en el estado reproductivo cuando el alargamiento de entrenudos provoca su elevación sobre el nivel del pastoreo. En algunas especies en estado vegetativo, la remoción de hojas puede favorecer el alargamiento de los entrenudos basales y aumentar las posibilidades de defoliación de macollos (Davies 1988, Chapman y Lemaire 1993). Otra causa de muerte de macollos en pasturas densas es el déficit de carbono resultante de la competición por luz establecidas por los macollos maduros al sombrear macollos en desarrollo (Davies et al., 1983). Estos últimos al ser sombreados por los macollos maduros son los primeros en morir y algunas yemas abortan antes de emerger el

macollo. El equilibrio entre la aparición de macollos y la muerte de estos depende del régimen de defoliación, lo que determina la evolución del IAF, este puede ser considerado un factor determinante en la aparición y muerte de macollos (Nabinger, 1999).

Bajo pastoreo rotativo, la densidad de macollos aumenta levemente luego de retirados los animales hasta alcanzar un IAF de 3-4 y luego comienza a declinar debido a la muerte de estos (Nabinger, 1999). Por otro lado Onillion et. al., demostró que la densidad del tamaño además del IAF crítico depende de la morfología de la especie y del medio ambiente. En este contexto la declinación observada en pasturas de Festuca alta sugiere que bajas condiciones restrictivas del medio ambiente como por ejemplo baja disponibilidad de nutrientes limitantes, la densidad del tamaño podría ocurrir también en IAF más bajos que el nivel crítico (Agnusdei et al., 2007)

La densidad más baja de macollos de Festuca alta relativo a Raigrás perenne podría ser debida a su baja capacidad de macollaje y a su largo filocrón (Agnusdei et al., 2007)

Por último el número de hojas verdes por macollo es determinado por el producto entre la vida media foliar y la tasa de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996). Generalmente, la velocidad de mortalidad de las hojas es igual al de su aparición, pero el medio ambiente puede hacer variar esas proporciones (Carámbula, 2002).

Cuando un macollo alcanza su número máximo de hojas vivas, pasa a haber un equilibrio entre la tasa de aparición foliar y la tasa de senescencia foliar que alcanzarán su período de duración de vida. El número máximo de hojas vivas por macollo es una constante genotípica (Davies, 1988) relativamente independiente de la temperatura. Esto indica que el efecto simultaneo de la temperatura sobre la velocidad de aparición de hojas y sobre la duración de vida se efectúa en una relación efectivamente constante, es decir toda aceleración en la velocidad de aparición foliar se acompaña en una disminución equivalente de su duración.

El número máximo de hojas vivas por macollo puede ser calculado como la duración de vida de las hojas expresado en número de intervalo de aparición de hojas o en número de filocrones (Nabinger, 1999).

La diferencia en la vida media foliar entre especies determina su capacidad de acumular biomasa y con esto alcanzar el máximo rendimiento techo. Es importante notar que no es el máximo número de hojas vivas que determina el rendimiento techo sino la duración de la vida media de la hoja (Lemaire y Chapman, 1996).

2.4. FACTORES AMBIENTALES Y DE MANEJO QUE ACTUAN SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA

2.4.1. Factores ambientales

2.4.1.1. Efecto de la cantidad y calidad de luz

El rol de la calidad de la luz, más precisamente, del rojo lejano debido a altos niveles de índice de área foliar sobre el macollaje (Simón y Lemaire, 1987) esta bien documentado: las plantas perciben los cambios de la calidad de la luz, específicamente a la relación rojo/rojo lejano y responden limitando la emergencia de los brotes desde las yemas axilares de las hojas, como consecuencia de esto se reduce el macollaje. Otras variables morfológicas como la tasa de aparición de hoja y la duración de la expansión de hojas individuales pueden ser también modificadas por el índice de área foliar de la pastura, esto podría estar explicado, como lo demostró Gautier et al., Varlet y Gautier, citados por Lemaire (1997b), Lemaire y Agnusdei (1999), estos autores encontraron una respuesta de las plantas al cambio en la calidad de la luz (luz azul). Grandes diferencias entre genotipos son también reportados por estos autores.

La profundidad de las capas tupidas de la pastura y la distribución de hojas y tallos dentro de la canopia, tienen una importante influencia afectando las características del tejido foliar por una menor intercepción de luz y asimilación de carbono. También se modifica la tasa de consumo del forraje (profundidad de bocado y consumo/bocado) y con esto el valor nutritivo del forraje ingerido (Hodgson, 1985).

En pasturas continuamente defoliadas la cantidad de radiación absorbida por la canopia de la pastura depende del IAF promedio en que se mantiene a

través de un equilibrio dinámico entre la expansión foliar, consumo y senescencia, dependiendo de la carga animal (Hogdson, 1985).

Mazzanti y Lemaire (1994) mostraron un gran efecto de la altura de la pastura sobre la tasa de elongación de la hoja. Este efecto del IAF sobre esta variable no es aún claramente explicado. En este sentido Begg y Wright, citados por Mazzanti y Lemaire (1994), observaron que el crecimiento de la hoja es fuertemente reducido por la luz completa, y esta respuesta podría ser mediada por fitocromos. Por otro lado Davies (1974), Davies y Thomas (1983) sugirieron que el tubo de la vaina, protegiendo la elongación de la hoja de la luz completa, podría influenciar en la tasa de elongación foliar.

La cantidad de carbono fijado por la parte aérea de la planta por unidad de tiempo depende de la cantidad de radiación fotosintéticamente absorbida por el material de hoja verde fotosintéticamente activo. Esta cantidad es determinada por la radiación incidente y por la eficiencia de intercepción de la canopia (Lemaire y Chapman, 1996). Una parte de este carbono asimilado por la canopia de las plantas es respirado por estas para la producción de energía para la mantención del tejido existente o para la síntesis de nuevos tejidos (Lemaire, 1997b).

El IAF determina la proporción de la radiación fotosintéticamente activa incidente, la que es absorbida por los tejidos de la hoja fotosintéticamente activa (Lemaire y Chapman, 1996). Aparte de la eficiencia de absorción, es determinada por las siguientes variables de las pasturas: IAF, ángulo medio de la lámina y las propiedades ópticas de los tejidos de las hojas como la transmisión y reflexión de la longitud de onda. Algunas características de la radiación solar también influyen en la eficiencia con la que la radiación fotosintéticamente activa es absorbida por la canopia de la planta, tales como la proporción de luz difusa/directa y el ángulo de radiación incidente (Lemaire, 1997b). Cuanto mayor sea el IAF de una pastura mayor será la proporción de radiación interceptada por la canopia. Durante el rebrote, la velocidad de desarrollo de la pastura aumenta hasta el punto donde el 95 al 100 % de la luz incidente es interceptada, este punto es denominado como el IAF óptimo (Donald, citado por Chapman y Lemaire, 1993). Este último varía con la estación del año (más alta en primavera y verano por mayor intensidad de luz), cantidad de radiación directa interceptada y el hábito de crecimiento de la especie (mayor para las especies erectas en las cuáles las hojas están desplazadas verticalmente) (Chapman y Lemaire, 1993).

Con niveles bajos de forraje o área foliar, donde se va a afectar la intercepción de luz, la fotosíntesis de la pastura es fuertemente reducida debido a que las hojas nuevas y verdes de más alta eficiencia fotosintética son escasas para interceptar toda la luz incidente (Parsons et al., 1983).

Luego de un período de rebrote después de una defoliación completa, al aumentar el IAF de la pastura tanto la fotosíntesis bruta máxima y el rendimiento lumínico máximo aumentan (Gastal y Belanger, 1993), por lo tanto la fotosíntesis de la canopia aumenta rápidamente hasta que se alcance el IAF óptimo. En ese punto se obtiene el máximo de acumulación neta de forraje. La tasa de respiración de mantenimiento aumenta por ser proporcional a la biomasa de la planta y el balance del carbono diario de la pastura declina, luego de esto continúa declinando debido a que este carbono es utilizado para sustentar la respiración de los tejidos sombreados, como consecuencia de la reducción en la fotosíntesis bruta la acumulación de forraje comienza a declinar (Chapman y Lemaire, 1993). Las pasturas continuamente pastoreadas y que se mantienen con un IAF relativamente constante muestran una fotosíntesis bruta máxima y rendimiento lumínico máximo más bajo que las defoliadas intermitentemente (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1997b). La defoliación frecuente lleva a una menor fotosíntesis de la canopia debido a una insuficiente área foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

La deficiencia de N afecta solamente la fotosíntesis bruta máxima pero no altera el rendimiento lumínico máximo cuando se comparan pasturas con un mismo IAF (Lemaire, 1997b).

En pasturas no defoliadas la biomasa área alcanza el máximo cuando la tasa de producción de la nueva hoja es compensada con la tasa de senescencia. Por otro lado en pasturas continuamente defoliadas, la biomasa aérea alcanza un estado estable cuando las pérdidas de tejido foliar (senescencia + consumo animal) iguala a la tasa de producción de tejido (Lemaire y Chapman, 1996).

2.4.1.2. Efecto de la temperatura

La senescencia y la vida media foliar son afectados por la temperatura, de igual manera que la tasa de aparición foliar, por esto mismo la vida media foliar permanece relativamente constante cuando es expresada en tiempo

térmico y parece estar determinada genéticamente (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1997b).

La temperatura afecta la tasa de aparición, así como la expansión de nuevas hojas. Esta variable también afecta el tamaño y la forma final de la hoja, su tasa y duración de extensión. En general, las hojas producidas en situaciones de alta temperatura se extienden más rápidamente, por un período más corto de tiempo y tienen un tamaño final mayor que las hojas producidas en situaciones de baja temperatura; éstas tienden a ser más largas en relación con su ancho, con menor espesor y tienen proporcionalmente más lámina con relación a su vaina (Holmes, citado por García Latasa et al., 2005).

La tasa de elongación foliar responde inmediatamente a cualquier cambio en la temperatura (Peacock 1975, Parsons y Robson 1980). Para un gran número de gramíneas templadas la respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura es exponencial en el rango 0-12 °C de temperatura promedio diario y lineal sobre estos valores hasta un óptimo cerca de 20-25 °C, dependiendo de la especie (Lemaire y Chapman, 1996). Debido a esta respuesta lineal, el tamaño final de las hojas que es determinada por la relación TEF/TAF aumenta rápidamente con incrementos de la temperatura ambiente hasta alcanzar una estabilización o leve declinación hacia altos valores de este factor (Lemaire, 1997b). Para la mayoría de las especies C₃, la respuesta de la tasa de aparición de hojas a la temperatura es lineal (Lemaire y Agnusdei, 1999).

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

Cuando una hoja emerge crece a una tasa diaria de elongación, determinada por la temperatura. Luego de un período correspondiente a la duración de la elongación de la hoja, el cual es proporcional al intervalo de aparición de la hoja, la hoja en elongación alcanza su tamaño final y permanece verde durante la vida media foliar. Luego, la porción de la hoja que apareció en

el día “j” empieza a senescer al día “j + VMF (vida media foliar), este proceso de senescencia ocurre desde el ápice hasta la base de la hoja (Lemaire y Angusdei, 1999).

Lemaire y Angusdei (1999) proponen un modelo que además de observaciones empíricas, muestra que la longitud final de la hoja tiende a decrecer desde otoño a invierno por estar relacionado a la tendencia de temperaturas decrecientes, y registrándose incrementos progresivos con el aumento de la temperatura durante la primavera. En un período de temperaturas decrecientes, como en otoño, la porción de tejidos de hojas que senesce es mayor que la que se está produciendo actualmente, esto conduce a un balance negativo entre el crecimiento y senescencia. Por el contrario, durante un período de temperaturas en aumento, como en primavera se obtiene un balance positivo entre ambos flujos. Comentado de otra forma, las hojas producidas durante el otoño senescen progresivamente en el invierno y son reemplazadas por hojas más cortas que se producen con temperaturas menores de la estación. El modelo simula los flujos para la población de macollos asumiendo que la aparición de hojas no es sincronizada entre macollos y que la probabilidad de aparición de hojas es distribuída al azar. En condiciones naturales, cualquier evento que aumente la tasa de elongación foliar y la longitud de la hoja, como incrementos en la temperatura o la aplicación de nitrógeno, aumentarán la tasa de crecimiento de las pasturas sin alterar la senescencia, con esto se modificaría el balance de flujos de tejidos.

2.4.1.3. Efecto de la disponibilidad de agua

El agua es un elemento esencial en la actividad fisiológica de las plantas, no solo por actuar de solvente para la absorción y movimiento de gases, minerales y solutos, sino también como reactivo en varios procesos químicos, siendo además básico en el mantenimiento de la turgencia, e imprescindible para el crecimiento y el alargamiento celular que conducen a la producción de la materia seca (Kramer, Turner y Burch, citados por Carámbula, 2002),

Los requerimientos de agua de una planta están dados por la relación existente entre la cantidad de agua absorbida por la planta y la cantidad de sustancia seca producida (Carámbula, 2002).

En general, una deficiencia de agua provoca según Hsiao y Acevedo, Turner y Begg, Jones, Nabinger, Santiñaque, Barrer y Caradus, Santiñaque y De Battista, citados por Carámbula (2002), los siguientes efectos: reducción en el área foliar, reducción en el macollaje, incremento en la muerte de hojas y macollas, aumento en la relación raíz/tallo, aumento del sistema radicular, aumento en la profundidad de enraizamiento, disminución en la fijación de N por los nódulos, disminución en la accesibilidad a nutrientes y disminución en el tamaño de las células.

La disponibilidad hídrica afecta la TEF, donde una reducción del 50 % en el suministro de agua resulta en una disminución cercana al 60 % de la TEF en el tallo principal. La deficiencia hídrica también se traduce en efectos marcados sobre la tasa de aparición de macollos de forma mucho más marcada que sobre la TAF y la TEF (Morales et al., citados por Nabinger, 1999).

2.4.2 Factores de manejo

2.4.2.1. Influencia del pastoreo

La técnica de macollos marcados (Hodgson y Ollerenshaw 1969, Mazzanti y Lemaire 1994) permite determinar la tasa de consumo por animales del material foliar a nivel de la hoja y a nivel de macollo individual. Este método permite cuantificar los componentes de la defoliación: la frecuencia de la defoliación y la intensidad de cada evento de defoliación a nivel de un macollo individual o a nivel de la hoja individual y también el registro del número de eventos de defoliación observado en la población de individuos marcados durante el intervalo entre medidas sucesivas (2-3 días) (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En pasturas continuamente pastoreadas, la probabilidad de defoliación de una hoja individual antes de su senescencia es mayormente determinada por la carga animal y, debida a la intensidad constante de la defoliación, la proporción de tejido foliar de cada hoja individual removido por el pastoreo depende también de la carga animal. Consecuentemente en un sistema bajo pastoreo, el aumento de la carga animal generará una disminución lineal en la senescencia como resultado del incremento en la probabilidad de defoliación de hojas individuales (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En este mismo sentido Wade et al., citados por Lemaire y Agnusdei (1999) bajo pastoreo mostraron que la probabilidad de la defoliación de macollos individuales está directamente relacionada con la carga animal, aumentando cada día la proporción de macollos defoliados al aumentar la carga animal.

En sistemas bajo pastoreo continuo, debido a la fuerte dependencia de la frecuencia de defoliación con la densidad de carga, la eficiencia de utilización del forraje es positivamente correlacionada con el crecimiento bruto del forraje y este a su vez afecta proporcionalmente la producción animal en tapices mantenidos en un nivel constante. En tapices con pastoreo intermitente, la frecuencia de defoliación de hojas individuales es principalmente determinada por la duración del intervalo entre dos períodos sucesivos de pastoreo (Lemaire, 1997b).

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

La defoliación no solo reduce la cantidad de radiación interceptada por la comunidad de plantas (disminución de la actividad fotosintética), el suministro de carbono y la tasa de crecimiento; sino también cambia el nivel de competición entre plantas individuales para la interceptación de luz. Por lo que los efectos de la defoliación deben ser estudiados a corto y largo plazo como consecuencia de cambios en el suministro de carbono y nitrógeno (Lemaire y Chapman, 1996).

En condiciones de pastoreo, los tejidos están expuestos a eventos directos de defoliación cuya frecuencia e intensidad afectan severamente la fisiología de las plantas, y por lo tanto, la tasa o velocidad a la cual los nuevos tejidos son luego producidos. Por todo esto, la optimización de los sistemas de pastoreo no pueden ser concebidos como la maximización independiente de la cantidad de forraje producido o el suministro a los animales sino como el

resultado de un compromiso entre tres flujos de tejido foliar en sistemas pastoriles: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons et al., 1994).

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

Cuando la probabilidad de la defoliación es analizada a nivel de la hoja individual, es posible notar que cuando la edad de la hoja aumenta (hojas más viejas), las hojas son menos defoliadas. Por otro lado las hojas en elongación (hojas nuevas) son las más preferidas para ser defoliadas (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Las plantas individuales bajo pastoreo, al ser sometidas a defoliaciones sucesivas cuya frecuencia e intensidad dependen del manejo, responden restaurándose o manteniendo los patrones de crecimiento homeostático. Se pueden diferenciar dos tipos de respuesta a la defoliación. En primer término una aclimatación fisiológica a la restricción del suministro de carbohidratos en las plantas en crecimiento, por la remoción de los tejidos fotosintéticos. En segundo lugar, una respuesta morfológica a largo plazo por consecuencia de variaciones en el suministro de carbono entre diferentes órganos en crecimiento logrando la planta adaptar su morfología ante defoliaciones frecuentes, reduciendo la probabilidad de defoliación de plantas individuales y confiriéndole resistencia al pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

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

los rasgos distintivos morfológicos de la planta individual. La plasticidad fenotípica juega un rol importante en la adaptación de las especies forrajeras al pastoreo (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Esta plasticidad fenotípica contribuye a la resistencia de las especies al pastoreo. La resistencia al pastoreo puede ser dividida en dos componentes, la tolerancia al pastoreo y el escape al pastoreo. La tolerancia al pastoreo concierne mecanismos fisiológicos que permiten a la planta maximizar su crecimiento luego de una defoliación. La tolerancia puede ser estimada como el tiempo necesario por la planta para recuperar su crecimiento a una tasa similar a la de antes de ser defoliada (Briske, citado por Lemaire, 1997b).

Según Avice et al., citados por Lemaire (1997b), la rapidez del rebrote de la planta luego de una severa defoliación depende directamente de la cantidad de reservas de N que son susceptibles a ser removilizadas para la formación de nuevas hojas. Thornton y Millard, citados por Lemaire (1997b), mostraron que esta habilidad de almacenar y usar reservas puede variar entre especies y determinar diferencias en la tolerancia al pastoreo.

Para diferentes especies, los mecanismos de escape al pastoreo pueden ser desarrollados por una respuesta plástica a frecuentes defoliaciones con diferentes intensidades y frecuencias. Cortes frecuentes y severos llevan a una reducción en el tamaño de los macollos acompañada de un incremento en la densidad de estos. También la defoliación frecuente y severa lleva a la planta a desarrollar hojas con vainas más cortas cuyas lígulas están situadas justo debajo del nivel de corte y cuyas láminas se vuelven más horizontales, permitiéndole a las plantas mantener material verde y preservar el C. Esta habilidad de las plantas para modificar su vaina parece ser de gran importancia para determinar la gama de sus respuestas plásticas y su adaptación a los regímenes variados de defoliación (Lemaire, 1997b).

La plasticidad fenotípica puede ser expresada por la relación entre la densidad poblacional y el tamaño de individuos en una comunidad en pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

Las respuestas morfológicas le permiten a la planta adaptarse en su arquitectura a la defoliación, por lo tanto, la plasticidad de las plantas al régimen

de la defoliación juega un rol central en la regulación de nuevos tejidos y el acceso de estas hojas al pastoreo de los animales (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La mantención de una alta tasa de macollaje puede deberse a la prohibición de cambios en la calidad de la luz dentro de la canopia. Davies (1974), Davies y Thomas (1983) mostraron que la vaina que protege la elongación de la hoja de la luz directa puede influenciar en la tasa de elongación foliar y en consecuencia en la longitud final de la hoja. Según Grant et al. (1981) la longitud de las nuevas hojas es influenciada a largo plazo por la longitud del tubo de la vaina a través del cual la hoja emerge. Por todo lo anterior la longitud del tubo de la vaina parece jugar un importante rol en la respuesta plástica del régimen de defoliación en distintas especies.

Cuando el intervalo de defoliación es menor que la vida media foliar solo la fracción del material de hoja que queda por debajo de la altura de la defoliación va a senescer. La utilización de la pastura va a depender de la severidad de la defoliación y las características estructurales de la pastura. Por otro lado, cuando el intervalo de defoliación es mayor a la vida media foliar, una proporción mayor de material verde de la hoja producida puede ser perdida por senescencia, como consecuencia de esto la diferencia entre la producción primaria y cosechable aumenta. La frecuencia y la severidad de la defoliación puede ser fuertemente controlada bajo diferentes manejos del pastoreo (continuo, rotativo) para optimizar la producción cosechable si es conocida la vida media foliar de las hojas de los componentes dominantes de la pastura (Chapman y Lemaire, 1993).

2.4.2.2. Efecto de la fertilización nitrogenada

El nitrógeno es el elemento que más comunmente limita en el mundo la productividad tanto de los sistemas agrícolas como de los agrícolas- ganaderos y ganaderos.

El incremento en el suministro de nitrógeno a causa de la fertilización nitrogenada afecta la productividad de la pastura por sus efectos directos sobre la fisiología y morfología de las plantas forrajeras, estando la respuesta en términos de crecimiento fuertemente afectada por las condiciones del medio ambiente (Wilman y Wrigth, 1983).

La función principal del nitrógeno en los seres vivos es formar parte de las moléculas de aminoácidos y proteínas. El nitrógeno también es constituyente de otros compuestos como vitaminas, coenzimas, clorofila y ácido nucleico (ADN, ARN). En términos generales, para la mayoría de los países, se puede afirmar que el N es el nutriente más limitante para el crecimiento de las plantas (Morón, 1994).

La economía del carbono de las plantas es directamente influenciada por el suministro de nitrógeno y tanto la capacidad fotosintética de las hojas como el suministro de carbono dependen del nitrógeno. El uso de carbono para la actividad meristemática, como la tasa de elongación foliar, depende de la nutrición de nitrógeno de la planta (Gastal et al., 1992), por lo tanto los flujos de carbono son influenciados por la cantidad de nitrógeno y su repartición y reciclado dentro de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

El nitrógeno tiene un efecto importante en la expresión de la morfogénesis de las plantas por la acción diferencial sobre las variables morfogenéticas que determinan la estructura de la pastura. En pasturas templadas como el *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata* y *Festuca arundinacea*, el nitrógeno incrementa notoriamente la tasa de elongación foliar y tiene un efecto menor en la tasa de aparición de hojas a nivel de macollos (Cruz y Boval, 1999).

En condiciones de pastoreo continuo debido a que las hojas nuevas están más iluminadas y con alto contenido de nitrógeno y son más preferibles por el consumo animal, es necesario que un mayor porcentaje de nitrógeno proveniente del suelo sea absorbido para la continua producción de estas nuevas hojas (Lemaire y Chapman, 1996).

Analizando macollos que son defoliados continuamente, la deficiencia de nitrógeno tiene un pequeño efecto negativo en la tasa de elongación foliar comparado con macollos que estaban protegidos por jaulas y por lo tanto no eran defoliados severamente. También debido a la escasez de nitrógeno hubo una reducción en la producción de hojas/macollo. Sin embargo, el principal factor que afectó la producción de forraje/hectárea fue la reducción en la población de macollos en situación de déficit de nitrógeno. El mayor efecto de esta deficiencia puede ser explicado por una reducción en la tasa de expansión foliar y consecuentemente por una reducción en la cantidad de radiación fotosintéticamente absorbida, como consecuencia de esto también una menor

proporción de asimilados van a ser transportados a la parte aérea de la planta. Con referencia a esto último solo un 20% del efecto total de la deficiencia de nitrógeno sobre el crecimiento del forraje puede ser directamente atribuido a la reducción de la actividad fotosintética de la hoja (Mazzanti et al., 1994).

Gastal y Belanger (1993), Mazzanti, citado por Lemaire y Chapman (1996) demostraron que la deficiencia de nitrógeno afecta solamente la fotosíntesis bruta máxima, no alterando significativamente el máximo rendimiento lumínico cuando se compararon con el mismo IAF. Sin embargo según Belanger et al. (1992) este efecto del nitrógeno sobre la fotosíntesis de la superficie foliar fue menor en comparación con el efecto observado sobre el crecimiento del forraje, particularmente en pasturas intermitentemente defoliadas donde el principal efecto del nitrógeno operó a través de la dinámica de expansión del IAF y cambios en los patrones de asignación de asimilados entre la parte aérea y raíces.

Cuando el IAF disminuye por un intenso pastoreo, no solo se ve afectado negativamente el suministro de carbono, sino que también el nitrógeno, debido a la disminución en su reciclaje, llevando a un aumento de la deficiencia del nitrógeno en la pastura, siendo necesario para recuperar nuevamente el área foliar que se realice una removilización relativamente importante de reservas de nitrógeno desde las raíces y tallos. La persistencia de la pastura luego de una defoliación no está directamente determinada por el nivel de carbohidratos de reserva sino por el almacenamiento de nitrógeno y su capacidad de removilización, según lo reportado por Richards, citado por Lemaire y Chapman (1996). La disminución en el suministro de carbono soluble en plantas luego de defoliaciones es debida mayormente a las pérdidas por respiración y poco se debe a una removilización directa del carbono (Lemaire y Chapman, 1996).

Lemaire y Culleton, citados por Lemaire (1997b) demostraron que el 75 a 80 % del N de la hoja era reciclado dentro de la planta y solo el restante 20 a 25 % era perdido y devuelto al suelo a través de la senescencia y la descomposición de la hoja no defoliada, por lo que cuando la senescencia de hojas en una pastura aumenta como consecuencia de una defoliación severa y laxa, una mayor proporción de N necesario para el crecimiento de la planta puede ser provisto por el reciclaje desde las hojas en senescencia, mientras que con una severa y frecuente defoliación esta fuente de N será cosechada y estará directamente disponible para la planta vía reciclaje por orina y heces. Por lo tanto la severidad del pastoreo determina la importancia entre las dos vías de reciclaje del N, el primero, reciclaje interno, que consiste en la removilización

desde las hojas senescentes y es más eficiente que el segundo, por otro lado el reciclaje externo que consiste en el ciclo del nitrógeno vía consumo animal y orina y depósitos de materia fecal. Por esto, la maximización del consumo animal incrementando la severidad del pastoreo lleva a una menor eficiencia de utilización del nitrógeno en el sistema (Lemaire y Chapman, 1996).

Sobre las características morfológicas

Efecto en la tasa de elongación foliar

La disponibilidad de nitrógeno tiene un pronunciado efecto en la TEF, pudiendo resultar en valores tres a cuatro veces menores cuando hay deficiencia severa de este nutriente comparado con un nivel no limitante (Gastal et al., 1992). Como lo verificaron Gastal y Nelson (1994) el efecto del nitrógeno sobre la TEF depende de la acumulación de este nutriente en la zona de elongación de la hoja, más específicamente en la división celular.

La TEF durante el período de fines de otoño y principios de invierno, sería progresivamente limitada por el descenso que muestran las temperaturas (Mazzanti et al., 1997). Así para especies forrajeras, como *Lolium perenne* (Wilman y Wrigth, 1983) y *Festuca arundinacea* (Mazzanti et al., 1994), la respuesta de la TEF a la fertilización nitrogenada tiende a disminuir cuando las temperaturas medias diarias del aire son menores a los 8 °C.

Como consecuencia de la fertilización nitrogenada los tejidos se vuelven más turgentes, con paredes primarias más delgadas, facilitándose de esta forma la división y la elongación celular (Tisdale et al., 1993). Los incrementos en la TEF producto del fertilizante nitrogenado se asocian con modificaciones en el número de células epidérmicas producidas por día, mientras que el largo celular permanece constante (Volenc y Nelson 1983, MacAdam et al. 1989, Gastal et al. 1992).

Con la aplicación de 500 Kg N/ha/año comparado con cultivos sin N la tasa de elongación foliar de raigrás perenne aumentó 109 %, desde 0,64 a 1,34 cm/día (Wilman y Wrigth, 1983).

Rodríguez Palma (1998) reportó que la tasa diaria de elongación de gramíneas O-I-P se incrementó con la fertilización nitrogenada un 17 % entre N0 y N100 y un 15 % entre N50 y N100. De manera similar, en condiciones de pastoreo, con altas aplicaciones de nitrógeno Laidlaw y Steen (1989) observaron incrementos en la tasa de elongación foliar de 19 % en Raigrás perenne y Boggiano (2000) reporta aumentos del 25 % en *Paspalum notatum*.

Con altas dosis de nitrógeno (360 Kg/ha/año) la TEF en *Festuca arundinacea* fue de 15 a 28 % más alta que con menor aplicación de nitrógeno (160 Kg/ha/año), esta tasa más alta fue consecuencia de su mayor IAF (Mazzanti et al., 1994).

Gastal y Lemaire (1988) indican en *Festuca arundinacea* que la TEF depende en gran parte del nivel de nutrición nitrogenada.

La tasa de elongación de láminas foliares puede duplicarse al aplicar N, resultando en una rápida recuperación de las cubiertas luego de una defoliación (Wilman y Wright, 1983).

Con medias a altas aplicaciones de N aumenta la actividad de los ápices vegetativos resultando en un incremento del número de primordios foliares formados por macollo, esto podría ser uno de los factores que promueve la mayor TEF contribuyendo a una recuperación más rápida luego de una defoliación y período de estrés como sequía y frío (Wilman y Wright, 1983).

Por otro lado Pinto mostró que la elongación, la aparición y la expansión foliar de plantas jóvenes de *Panicum maximum* y *Setaria anceps* no fueron modificados por el nivel de nitrógeno entre 100 y 300 ppm (Cruz y Boval, 1999).

Efecto en la tasa de aparición de hojas

Para pasturas templadas la tasa de aparición de hojas es determinada principalmente por la temperatura y depende menos de la nutrición nitrogenada (Gastal y Lemaire 1988, Cruz y Boval 1999). Gomide (1997) indica que la luz y la temperatura son los factores climáticos más importantes que determinan la tasa de aparición y elongación de las hojas. Sin embargo, algunos autores

mencionan que el N aumenta la tasa de aparición de hojas (Ryle 1964, Davies 1979, Wilman y Mohamed 1980, Wilman y Wrigth 1983, Thomas 1983, Pearse y Wilman 1984, Longnecker y Robson 1994, Marino 1996, Lattanzi et al. 1997).

Deficiencias de nitrógeno determinan bajos valores de “sitios potenciales de desarrollo” (site filling) (Lemaire, 1985) y mantienen a las tasas de aparición de macollos debajo de sus valores potenciales, lo mismo que en pasturas con bajo IAF (Nabinger, 1999).

Cuando las condiciones climáticas son estables, el período de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas (filocrón), depende mayormente de la longitud de la vaina de la hoja para un nivel dado de nitrógeno. La longitud depende también del tipo de defoliación en la pastura, es decir del tamaño inicial de la vaina al inicio del proceso de rebrote y del nivel de nutrición con nitrógeno (Duru et al., citados por Cruz y Boval, 1999). En el mismo sentido también Gomide (1997) expresa que el intervalo de tiempo para la aparición de dos hojas sucesivas, expresado en grados-días es genéticamente determinado y condicionado por factores ambientales.

Sato, citado por Cruz y Boval (1999) comparó el estado inicial de la temperatura y su efecto sobre la tasa de aparición de hojas de especies de forraje templado y tropical. El ha mostrado que la tasa de aparición de hojas en especies templadas C_3 aumentó cuando la temperatura disminuía desde 35 a 15 °C, y en especies tropicales C_4 disminuyó.

Efecto en la vida media foliar

La vida media foliar es ligeramente reducida por la deficiencia de nitrógeno (Gastal y Lemaire, 1988). Sin embargo, debido al efecto del nitrógeno sobre la tasa de elongación foliar y sobre el tamaño de la hoja, la tasa de senescencia foliar aumenta en términos absolutos con el nivel de fertilización (Mazzanti y Lemaire, 1994). Por tanto, un incremento de los niveles de nitrógeno en combinación con una mala adaptación en el manejo del pastoreo podría aumentar drásticamente la senescencia y disminuir la acumulación de biomasa verde en la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

Rodríguez Palma (1998) detectó que la vida media foliar estimada promedio de las gramíneas otoño-inverno-primaverales fue 16 % menor en N100 respecto a N0 e intermedio en N50. Según este autor esta disminución es la resultante de una reducción del 12% en el intervalo de aparición de hojas y del 6 % en el número máximo de hojas vivas.

Sobre las características estructurales

Efecto en el tamaño foliar

El tamaño final de la hoja en pasturas en estado vegetativo es ampliamente incrementado por la disponibilidad de nitrógeno. Este efecto positivo del nitrógeno puede ser dividido en dos procesos diferentes; por un lado, si se toma el filocrón constante, el mayor tamaño foliar final es producto del efecto del nitrógeno en la elongación foliar, por otro lado el nitrógeno provoca un aumento en el largo de las vainas por las que las nuevas hojas deben aparecer, incrementando el filocrón (Cruz y Boval, 1999).

El efecto positivo del nitrógeno en el tamaño de la hoja en especies C_4 , se incrementa con el número de hojas sucesivas. Esto puede ser parcialmente explicado por el aumento progresivo del filocrón debido al aumento en la longitud de las vainas de las hojas (Duru et al., citados por Cruz y Boval, 1999).

Efecto en la densidad de macollos

Según Carámbula (2002) numerosos autores han demostrado el efecto positivo de la fertilización nitrogenada en el macollaje, tanto para especies templadas (Wilman y Pearse, Simon y Lemaire, Gastal y Lemaire) como en especies tropicales (Meras y Humphreys, Corsi, Schemoul).

La densidad de macollos en un tapiz pastoreado es el resultado de un equilibrio dinámico entre la tasa de aparición y muerte de macollos. El efecto del N depende del IAF. Con bajo IAF el N tiene un efecto positivo sobre la densidad de macollos maximizando los "site filling" (Lemaire, 1985), pero este efecto no persiste cuando la aceleración del desarrollo del IAF lleva a una severa extinción de la luz con un cambio en la calidad de la misma, lo cual inhabilita el

desarrollo de brotes axilares en los nuevos macollos. El período prolongado de oscuridad lleva también a la muerte de los macollos más pequeños como consecuencia de la falta de C y la reducción en la densidad de macollos. Por lo que si la aplicación de N no es seguida por un manejo de defoliación frecuente el efecto positivo de esto podría ser totalmente compensado por un efecto negativo en la inhibición de los brotes y su muerte (Lemaire, 1997b).

Alta disponibilidad de nitrógeno puede incrementar la proporción de macollos creciendo en los “sitios potenciales de desarrollo”, y consecuentemente la tasa de macollaje sin modificar la tasa de aparición de hojas. Independientemente de cualquier efecto del nitrógeno, la tasa de macollaje depende de la tasa de aparición de la hoja y el macollaje potencial de cada especie depende de las variaciones interespecíficas en la tasa de aparición de la hoja (Cruz y Boval, 1999).

En pastoreo continuo, la densidad de macollos es determinada fundamentalmente por el IAF que se consigue mantener en la pastura: un pastoreo intenso determina mayor densidad de macollos que en una baja presión de pastoreo. En ambas situaciones la densidad de macollos es influenciada por la disponibilidad del nitrógeno, cuando son comparadas con el mismo IAF (Mazzanti et al., 1994).

La alta aplicación de nitrógeno (360 Kg/ha/año) aumentó la densidad de macollos en un 22 % en relación a la baja aplicación de nitrógeno (160 Kg/ha/año). Esta característica constituyó la principal vía de respuesta al aplicar nitrógeno y el mejor estimador del forraje/unidad de superficie (Mazzanti et al., 1994).

Rodríguez Palma (1998) para especies como *Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana* y *Hordeum stenostachys* detectó aumentos significativos del 40 % en la densidad de macollos para N100 respecto a N0.

Wilman y Wright (1983) indican que con la aplicación de 500 Kg N/ha/año en relación a la no aplicación de nitrógeno aumentó el número de macollos en 67 %. No obstante, se necesita de defoliaciones moderadamente frecuentes con adecuado suministro del nitrógeno para permitir un efecto sostenido de la aplicación de nitrógeno en el número de macollos.

Efecto en el no. de hojas verdes por macollo

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 (Wilman y Wrigth, 1983).

El efecto de la fertilización nitrogenada sobre la cantidad de hojas emergidas por macollo es variable. En la mayoría de los casos se indica que la estimula (Ryle 1964, Wilman y Wrigth 1983, Pearse y Wilman 1984, Longnecker y Robson 1994, Whitehead 1995), aunque algunos autores no encontraron efecto del N sobre el número de hojas nacidas por macollo (Davies 1979, Wilman y Mohamed 1980).

Efecto en otras características estructurales

La aplicación de 500 Kg N/ha/año comparado con la no aplicación de N en raigrás perenne, aumentó el peso seco por macollo en 101 % y el peso de macollo en 162 % (Wilman y Wright, 1983).

Cuando se aplicaron 500 Kg N/ha/año con respecto a cultivos sin fertilizar el área foliar se incrementó en un 86 %. Otras características como: longitud de pseudotallos, ancho, espesor y peso seco de la lámina aumentan con el incremento de la fertilización y esta respuesta se reduce con muy altas aplicaciones. Por otro lado el peso fresco por unidad de área de lámina se reduce (Wilman y Wright, 1983).

El ancho de la hoja no fue afectado al aplicar nitrógeno y fue diferente entre los dos genotipos de Festuca alta utilizada en el experimento. El peso seco de la hoja no se diferenció entre las dos variedades, pero varió con el tratamiento nitrogenado (Mazzanti et al., 1994). Gastal y Lemaire (1988) indican un ligero aumento del ancho de la hoja con el incremento de la aplicación de nitrógeno.

Los suministros de N pueden tener un gran efecto en el número y particularmente en el tamaño de los macollos, estas características de la

pastura pueden ser manipuladas con una correcta combinación de suministro de N y manejo de la defoliación (Wilman y Wright, 1983).

El tamaño maduro de las hojas individuales puede duplicarse al aplicar nitrógeno sin afectarse negativamente el número de hojas en la canopia, siempre que la defoliación no sea demasiado infrecuente. Las hojas más grandes y las canopias más altas proveen un área foliar mayor para fotosíntesis y hace más accesible el material foliar a la cosecha de forraje (Wilman y Wright, 1983).

Efecto sobre el crecimiento del forraje

La aplicación de nitrógeno tiene un marcado efecto en aumentar la producción de forraje ya que aumenta notoriamente el crecimiento por macollo y la densidad de estos (Mazzanti et al., 1994). La respuesta global del crecimiento del forraje a la fertilización nitrogenada en condiciones agronómicas de corte se explicaría en un 60 a 70 % por el incremento del área foliar, explicado esto por mayor longitud de hojas y pseudotallos y por la mayor cantidad de energía activa que acumula la canopia de las pasturas. El 30 a 40 % restante se debería a los efectos sobre la capacidad fotosintética por unidad de área foliar y la acción que ejerce sobre la mayor proporción de asimilados que se destinan al crecimiento de órganos aéreos en comparación con los subterráneos (Gastal y Lemaire, 1988). La tasa de elongación foliar es la principal variable que explica las respuestas al nitrógeno en el crecimiento por macollo. Bajo pastoreo continuo la importancia de la tasa de elongación foliar como un componente de la respuesta del crecimiento del forraje al nitrógeno pareció ser menor que en pasturas infrecuentemente defoliadas o en condiciones de corte, determinando que la densidad de macollos sea el principal componente que se modifica en respuesta al nitrógeno agregado. La elongación foliar no es la única variable que estima las diferencias en la producción de forraje, por esto mismo la tasa de macollaje puede ser vista en pasturas continuamente defoliadas como una vía adicional para la respuesta al nitrógeno en tales regímenes de manejo (Mazzanti et al., 1994).

2.5. FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR

2.5.1. Efecto de la estructura de la pastura

Se pueden describir tres principales flujos de tejido foliar: crecimiento, senescencia y consumo animal. El crecimiento es limitado por el suministro de carbono, que es dependiente del IAF, y por la capacidad de uso del carbono por los meristemas, con un equilibrio entre la elongación de la hoja y la aparición de hojas como resultado de la respuesta plástica de las plantas hacia el ambiente creado por su propio régimen de defoliación (Lemaire y Chapman, 1996).

En ausencia de pastoreo la acumulación neta de forraje es el resultado de los procesos de crecimiento y senescencia, mientras que en pasturas bajo corte la acumulación neta de forraje representa el balance entre crecimiento, senescencia y consumo, todo esto expresado en tasas por unidad de área. En estas circunstancias las diferencias en la acumulación neta de forraje podrían estar explicadas por las diferencias en los procesos de crecimiento, senescencia o consumo, o a las combinaciones en dos o más de estas variables.

Para lograr mantener la pastura en un estado estable, su altura parece ser la característica que mejor racionaliza la respuesta en producción de forraje, independientemente del lugar, año y estación en la que se encuentra, y es la variable a la cual el comportamiento ingestivo de los animales es más sensible. La altura también puede ser utilizada para definir las respuestas en la producción y el consumo de forraje o el comportamiento animal ante variaciones en la estructura de la pastura. En este sentido el control del estado de la pastura puede ser descrito en términos de números de animales requeridos para mantener la pastura a una altura determinada. El control del pastoreo puede ser definido sobre la base de la altura de la pastura (Hodgson, 1985).

Las tasas de crecimiento y senescencia de lámina por macollo aumentan al incrementarse la altura de la pastura, esto puede generar modificaciones en la relación con las variables del clima como temperatura, radiación y agua y al nivel de fertilización (Grant et al., 1983).

Como lo señalan Lemaire y Agnusdei (1999), el crecimiento lineal típico en la relación de senescencia por macollo (o por unidad de área) con la altura de la pastura, normalmente observada bajo pastoreo continuo, es un resultado del efecto directo de relación de acumulación de tejido verde en la lámina que es defoliada antes de la senescencia.

Manteniendo las pasturas con un IAF alto, pueden ocurrir pérdidas en el potencial de producción lo que va a limitar la utilización del forraje, independientemente de la eficiencia de la utilización. La tasa de consumo de forraje, y de esta forma la eficiencia de utilización, también tenderán a decrecer en pasturas mantenidas con un IAF alto como resultado de una reducida densidad de macollos y una baja relación hoja verde/tallo (Hogdson et al., 1977).

Bircham y Hodgson (1983), Grant et al. (1983) demostraron la existencia de un mecanismo homeostático en pasturas bajo pastoreo continuo, en donde los cambios compensatorios en densidad de población y en la renovación de tejidos son combinados para mantener constante la producción neta de forraje verde sobre un rango de biomasa e índice de área foliar.

Para índices de área foliar superiores a 5 se reduce marcadamente la población de macollos (Bircham y Hodgson, 1983), como consecuencia de la falta de estímulo de los sitios potencialmente productores de macollos provocada por reducción en la cantidad y modificaciones en la calidad de la luz que llega a la base de la canopia (Casal et al. 1985, Deregibus et al. 1985). Al aumentar el área foliar de la pastura, la cantidad de forraje cosechable por el animal disminuye, aumentando con esto la senescencia. De esta manera la tasa de crecimiento neto de la pastura se estabiliza en valores del índice de área foliar inferiores al crítico y se mantiene relativamente constante en un rango de índice de área foliar de 2 a 4,5 y altura de la cubierta de 2,5 a 6 cm, como consecuencia de la compensación entre el crecimiento por macollo y la densidad de macollos (Birchman y Hodgson 1983, Grant et al. 1983).

2.5.2. Patrones de defoliación (severidad, frecuencia) y eficiencia de utilización del forraje

La intensidad de la defoliación puede ser expresada como la proporción de la longitud inicial de las hojas, las cuales han sido removidas al finalizar el

período de pastoreo, por lo que la intensidad de defoliación resulta directamente de la densidad de carga y la duración del período de pastoreo, ambos determinados por el sistema de manejo (Lemaire, 1997b).

La intensidad de defoliación de hojas individuales puede ser analizada en cada evento de defoliación individual, además durante su vida media foliar. La intensidad de una defoliación individual puede ser estimada por la relación entre la longitud de la porción de hoja removida por el animal en un evento de defoliación dado y la longitud de la hoja antes de ser defoliada (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Como lo demostraron Mazzanti y Lemaire (1994) para *Festuca arundinacea*, la intensidad de defoliación aparece relativamente constante e independiente de la categoría de edad de la hoja.

En el mismo sentido Agnusdei en una comunidad natural de la Pampa Argentina bajo condiciones de pastoreo muestra que para *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* y *Cynodon dactylon* una proporción constante de por lo menos 50-55 % de la longitud de la hoja es removida en cada defoliación cualquiera sea la categoría de edad de la hoja y la altura de la pastura (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Carrere también encontró una intensidad constante de defoliación del 55 % para *Lolium perenne* (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Rodríguez Palma (1998) no encontró diferencias en la intensidad de defoliación, siendo de 66,1 % para todos los tratamientos de fertilización.

La diferencia en la frecuencia de defoliación observada con niveles contrastantes de nitrógeno aplicado en una pastura de *Festuca* bajo pastoreo continuo, no era una consecuencia directa de la fertilización nitrogenada, sino de las altas cargas animales necesarias para mantener un IAF equivalente a los altos niveles de nitrógeno aplicado (Mazzanti y Lemaire, 1994).

Rodríguez Palma (1998) observó que el intervalo de defoliación promedio de las especies evaluadas fue un 98% superior en N0 respecto a N100.

La información presentada por Mazzanti y Lemaire (1994) en *Festuca arundinacea* muestra que una intensidad máxima de defoliación del 70 % en términos de longitud foliar fue obtenida con una alta aplicación de nitrógeno asociado con una alta carga animal.

La proporción de lámina foliar que escapa a la defoliación y eventualmente senesce puede ser estimada por la relación entre la duración de vida de la hoja y el intervalo de defoliación, esta proporción determina el número máximo de veces que una hoja individual puede ser defoliada antes de la senescencia. En situaciones de pastoreo continuo, la proporción de lámina foliar removida en cada pastoreo es relativamente constante (50 %) (Mazzanti y Lemaire, 1994)

En pasturas bajo pastoreo rotativo, la frecuencia de defoliación es determinada por la frecuencia de los animales moviéndose de potrero en potrero, la cual es determinada por la estrategia de manejo como resultado de la combinación del tamaño del potrero, el número de potreros, la acumulación neta de forraje y el número de animales. La longitud promedio del período de descanso puede ser ajustada y ser más corta que la vida media foliar de las especies para minimizar las pérdidas de tejido por senescencia, pero si la carga y la duración del período de pastoreo son suficientes para remover la máxima proporción de forraje acumulado (Lemaire y Chapman, 1996).

La eficiencia de utilización del forraje en el sistema de pastoreo puede ser definida como la proporción de la producción de tejido de hoja neto, el cual es removido por los animales antes de entrar al estado de senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

También la utilización del forraje se define como la proporción de la biomasa presente que es cosechada, calculándose como la relación entre el forraje cosechado y el forraje presente al momento de la defoliación (Spedding, citado por Rodríguez Palma, 1998).

En general la eficiencia de utilización se puede expresar de dos maneras. Por un lado, en pasturas mantenidas en un estado de la cubierta estable, en donde el forraje potencialmente utilizable por el animal es el crecimiento neto, que resulta de la diferencia entre el crecimiento bruto y la senescencia, la eficiencia de utilización potencial se expresa por la relación entre el crecimiento

neto y el crecimiento bruto (Bircham y Hodgson, 1983). Por otro lado, si el consumo animal puede estimarse de manera simultánea e independiente del crecimiento y la senescencia, la eficiencia de utilización real o actual puede expresarse por la relación entre el forraje consumido y el crecimiento bruto (Mazzanti y Lemaire, 1994).

En sistemas bajo pastoreo continuo, la reducción del crecimiento del forraje y las densidades de carga resultado de la extensificación de los sistemas provocarían una disminución en la eficiencia de utilización del forraje y en la producción animal, más relevante que la reducción en el crecimiento del forraje. En sistemas de pastoreo rotativo debería de ser posible mantener una eficiencia de utilización del forraje constante seleccionando un adecuado intervalo entre defoliaciones para evitar la disminución en la producción animal (Lemaire, 1997b).

La eficiencia de utilización del forraje en sistema bajo pastoreo tiene que ser analizada no solo a corto plazo maximizando la proporción entre el forraje producido y lo consumido, sino también en el largo plazo para mantener la persistencia de la pastura. Por todo esto, las adaptaciones estructurales y botánicas de las pasturas al régimen de pastoreo tienen que ser consideradas (Lemaire y Agnusdei, 1999).

2.5.3. Efecto del nitrógeno sobre los flujos de tejido foliar y la eficiencia de utilización

Los efectos del N en la producción de forraje de las gramíneas han sido objeto de gran cantidad de estudios, habiéndose demostrado que mediante la fertilización con este elemento es posible elevar la producción de materia seca y alcanzar niveles imposibles de lograr con ningún otro manejo (Carámbula, 2002).

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 (Ramaje et al., Cowling, Albuquerque, Castle y Reid, Vera, Cowling y Lockyer, Cowling, Brockman, citados por Carámbula, 2002). Estos autores observaron que si bien por cada incremento en la dosis de N se produce un aumento en la producción de materia seca, el mismo es porcentualmente menor a medida que la dosis se eleva, hasta que por encima de 500 Kg/ha de N, los

aumentos alcanzan un nivel máximo y se estabilizan (Ramage et al., Schmidt y Tenpas, Cowling, Reid, citados por Carámbula, 2002). La curva de respuesta en producción de materia seca de la pastura a la fertilización nitrogenada es lineal en dosis bajas hasta que alcanza un máximo, para luego decrecer en dosis altas (Morrison et al., citados por Carámbula, 2002).

El suministro y la asignación de C son directamente afectados por la nutrición de nitrógeno de la planta. El estado del nitrógeno en la planta y su efecto sobre la dinámica de crecimiento y el flujo de C dentro de la canopia de la planta son entonces determinados por la tasa de absorción de N y la distribución de este entre los órganos de las plantas (Lemaire, 1997b).

Los flujos de nitrógeno en condiciones de pastoreo son afectados por los patrones de defoliación. En pasturas que son defoliadas intermitentemente y severamente, el suministro de nitrógeno (fijación de N_2) o absorción del nitrato pasa alternativamente de bajas a altas tasas siguiendo la frecuencia de defoliación. En condiciones de pastoreo continuo, el suministro de nitrógeno debería ser más lento y sus tasas deberían de ser determinadas por el IAF promedio (Lemaire y Chapman, 1996).

A medida que la superficie foliar se desarrolla, una proporción mayor de hojas son sombreadas y una parte del N de estas hojas sombreadas es removilizado y translocado a hojas en crecimiento. Esta reducción aparente en el requerimiento de N para la expansión del área foliar extra es acompañada por una inversión suplemental del N en el tallo para poner estas nuevas hojas en la superficie y por lo tanto en estratos más iluminados. Por lo tanto, a causa de esto existe un balance entre la inversión de nitrógeno en el tejido fotosintético con alta concentración de N y una inversión de nitrógeno en los tejidos de soporte con baja concentración de N (Lemaire, 1997b).

Cuando la disponibilidad de nitrógeno en el suelo no cubre el requerimiento de la planta para mantener el porcentaje de N cercano a su valor crítico, la tasa de crecimiento de la planta decrece proporcionalmente a la relación entre el porcentaje de N actual y el porcentaje de N crítico (Lemaire y Gastal, 1997a). Esta relación puede ser considerada como un indicador del estado de nutrición de N de la pastura y puede ser usado como diagnóstico (Lemaire, 1997b).

La regulación de la absorción de N por las plantas cualquiera sea su fuente de N, nitrato o amonio, fijación de N, está bajo el control del suministro de C y el consumo de N. Cualquier variación en el suministro de C por la modificación en la intensidad de la luz lleva a variaciones más o menos proporcionales en el consumo de N (Gastal y Saugier, citados por Lemaire, 1997b).

Para pasturas frecuentemente defoliadas y mantenidas a un IAF más o menos constante la tasa de absorción de N de plantas individuales en una comunidad de plantas no debería ser alterada y debería ser mantenida más o menos constante y proporcional a la luz interceptada individualmente por cada planta (Lemaire, 1997b).

La tasa de crecimiento de brotes después de una defoliación severa parece depender directamente de las reservas de N almacenadas durante el período de crecimiento precedente (Ourry et al., citados por Lemaire, 1997b) y no directamente de las reservas de C (Lemaire, 1997b).

Avice et al., citados por Lemaire (1997b) demostraron que cuando se desarrolla la canopia de una pastura y hay plantas que son sombreadas por otras plantas dominantes, las plantas que resultan afectadas tienen dificultades para restaurar sus reservas después de la defoliación por su baja capacidad de absorción de N debido a su bajo suministro de C, y como consecuencia, el crecimiento de brotes se reduce luego de un nuevo corte.

Si la producción de forraje aumenta por cualquier factor, tal como nitrógeno, la aplicación de otro mineral, temperatura o irrigación, debe aplicarse un aumento en la densidad de carga animal para mantener el IAF de la pastura y, por tanto, una mayor proporción del tejido foliar será removido por los animales (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La frecuente defoliación no tiene efecto sobre la removilización de las reservas de N porque la adaptación morfogenética de la pastura a la defoliación repetida le permite a las plantas mantener un área foliar suficiente que soporte la alta tasa de absorción de N que es necesaria para cubrir los requerimientos de nitrógeno del crecimiento del brote, por lo tanto para asegurar el rebrote solo deben de ser removilizadas pequeñas cantidades de nitrógeno o incluso hay situaciones en las cuales no es necesaria la removilización. Por todo lo anterior,

los flujos de N dentro de tapices pastoreados son profundamente afectados por el régimen de defoliación (Thornton y Millard, citados por Lemaire, 1997b). En tapices defoliados intermitentemente, los períodos de alta tasa de extracción de N del suelo y la formación de reservas de N alternan con períodos de baja tasa de extracción de N y de removilización de las reservas, mientras que en pasturas continuamente defoliadas mantenidas a un IAF constante la tasa de extracción de N debería de ser más o menos constante (Lemaire, 1997b).

Cuando la aplicación de nitrógeno en una comunidad de pastoreo aumentó, la senescencia de la hoja fue más baja en relación a la producción foliar bruta, este resultado no es un efecto directo del nitrógeno en el consumo de forraje/animal, pero si un efecto indirecto del aumento de la carga animal (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La deficiencia de nitrógeno baja la eficiencia de utilización del forraje (57 % comparado con 73 % de suministro óptimo de nitrógeno) por causa de un más largo intervalo de defoliación como consecuencia de una baja carga (Mazzanti y Lemaire, 1994). En pasturas bajo continuo pastoreo mantenidas a un índice de área foliar constante, cualquier reducción en la producción de tejidos debido a déficit de nitrógeno, estrés hídrico o baja temperatura es acompañado con una reducción de la carga animal para mantener el estado de la pastura y lleva a un incremento en el intervalo de defoliación de la hoja y a un incremento en la senescencia del tejido foliar, afectando todo esto la eficiencia del uso del forraje del sistema. La magnitud de este efecto podría depender de la vida media foliar en las especies forrajeras y esta característica morfogénica podría ser un parámetro importante a tener en cuenta para la adaptación del manejo a la pastura. La reducción en la eficiencia al pastoreo que es inducida por la disminución en el crecimiento del forraje y la carga animal podría ser mayor para especies de corta vida foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

Rodríguez Palma (1998) detectó aumentos de 120% en la eficiencia de utilización del forraje en N100 respecto a N0.

2.6. EFECTO DEL NITROGENO SOBRE LA CALIDAD DEL FORRAJE

El efecto principal de la aplicación de N es producir más materia seca, ya que desde el punto de vista de la calidad, este nutriente no afecta la mayoría de los parámetros involucrados de la misma (Carámbula, 2002).

La fertilización nitrogenada permite alcanzar porcentajes mayores de proteína cruda en las pasturas, este efecto es particularmente importante en otoño-invierno. En lo que hace referencia a la digestibilidad y fibra detergente ácida, no se registraron efectos significativos frente al agregado de fertilizantes nitrogenados (Ayala y Carámbula, 1994).

Según Rodríguez Palma (1998) para especies como *Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana* y *Hordeum stenostachys* no se detectaron diferencias significativas entre los diferentes niveles de fertilización nitrogenada (N0, N50 y N100) en la digestibilidad "in vitro" de la materia seca del material verde del pastizal. Sin embargo para estas mismas especies y con los mismos niveles de fertilización nitrogenada hubo diferencias significativas en los porcentajes de proteína cruda con aplicaciones de 100 Kg/N/ha respecto a los restantes tratamientos.

La fertilización nitrogenada reduce el contenido de carbohidratos solubles en el forraje excepto a bajos niveles de aplicación (Wilman y Wrigth, 1983).

2.7. CONCLUSIONES

Cabe aclarar que hasta el momento es limitada la información disponible sobre el efecto de la fertilización nitrogenada en las características morfológicas y estructurales de las principales especies nativas y naturalizadas de la región.

La morfogénesis de las principales especies tiene que ser analizada en detalle y la gama de respuestas plásticas de cada especie a la defoliación tiene que ser investigada más profundamente para entender la dinámica de la vegetación en comunidades de plantas que son pastoreadas en respuesta a los cambios de manejo y ambientales (Lemaire, 1997b).

En las especies de ciclo otoño-inverno-primaveral, la producción de forraje durante el invierno es pobre debido a que las bajas temperaturas determinan una lenta velocidad de aparición de hojas, lo cual a su vez limita la formación de nuevas macollas. Por el contrario este proceso se ve favorecido cuando mediante un manejo apropiado se obtiene una mayor exposición del suelo al sol, lo cual permite disponer a nivel de las yemas no solo de temperaturas más altas, sino también de intensidades de luz más elevadas. Esto estimula el crecimiento en general y en especial promueve una mayor eficiencia en la utilización del nitrógeno disponible, ya que este nutriente se aprovecha poco por bajas temperaturas y baja intensidad de luz (Carámbula, 2002).

La pastura natural es el principal recurso forrajero en las empresas ganaderas del Uruguay, presentando en general escasa frecuencia de especies invernales en particular las de tipo productivo tierno y fino. La fertilización nitrogenada en otoño y fin de invierno estimula el crecimiento de estas especies y promueve el rebrote más temprano de las especies estivales, generando mayor producción de forraje en invierno y en consecuencia, en el otoño. Asimismo se favorece el desarrollo y crecimiento de los sistemas radiculares lo cual será fundamental para enfrentar los déficits hídricos del verano (Berreta et al., citados por Carámbula, 2002). Esto permitirá un aumento en la carga animal que afectaría la dinámica de la defoliación, traduciéndose en incrementos en los niveles de productividad secundaria (Risso et al. 1998, Rodríguez Palma et al. 2004).

El uso de la fertilización nitrogenada es un recurso importante para aumentar la producción de forraje, pero es necesario que se utilice con eficiencia desde el punto de vista económico y de conservación de la energía (Wilman y Wrigth, 1983).

La aplicación de nitrógeno afecta claramente muchos aspectos del crecimiento del forraje y su composición. Todos los efectos que causa el nitrógeno pueden ser modificados por otros aspectos de manejo, particularmente la defoliación, para esto es fundamental ajustar el manejo de la defoliación y usar más eficientemente el nitrógeno para un mejor entendimiento de las características de respuesta a la aplicación de nitrógeno (Wilman y Wrigth, 1983).

2.8. OBJETIVOS

En una pastura natural con gran predominio de gramíneas invernales sobre suelos medios a profundos de Basalto, manteniendo una altura del tapiz homogéneo mediante una carga animal variable, se analiza el efecto de la fertilización nitrogenada en el período otoño-principios de invierno sobre:

- ★ la dinámica de los flujos de tejido foliar (crecimiento, senescencia y consumo de forraje), la eficiencia y utilización del forraje producido y los patrones de defoliación.
- ★ la capacidad de carga animal y la producción de carne del sistema.
- ★ la variación ocurrida en las variables morfogénicas y estructurales de la pastura en las dos especies invernales que predominan en la comunidad vegetal analizada.

2.9. HIPOTESIS

En una pastura natural bajo pastoreo continuo y con carga animal variable, la fertilización nitrogenada realizada en el período otoñal incrementará el crecimiento de forraje de las especies otoño-inverno-primaverales del campo natural, principalmente a través de un efecto sobre la densidad de individuos de las especies de ciclo invernal, con un efecto menos notorio en la elongación foliar.

El aumento de la tasa de crecimiento en dicho período permitirá incrementar la carga animal y con ello la frecuencia de defoliación a nivel de individuo, resultando en un aumento de la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje y de los niveles de productividad secundaria.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1. Ubicación

El trabajo se llevó a cabo en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS), más precisamente en el potrero N° 46 (Latitud: 31° 25' S, Longitud: 57° 55' W). Se accede al potrero en el Km 21 con 500 metros de la ruta 31 (Ver anexo No. 1).

El área en donde se realizó el experimento fue de 8 hectáreas fraccionadas en 4 potreros (denominados potrero 1, 2, 3 y 4) con una superficie promedio cada uno de 2 hectáreas (Ver anexo No. 2).

3.1.2. Suelos

El sitio experimental esta localizado en una zona de contacto entre la Formación Arapey y la Formación Fray Bentos. La primera se compone de una sucesión de derrames basálticos y la segunda es un loess limo-arenoso sin estratificar, con aporte de carbonatos de calcio.

Los suelos relevados en el experimento en orden de importancia son Brunosoles Éútricos típicos y Litosoles Éútricos melánicos.

A continuación se presenta la descripción del perfil de los suelos relevados.

Cuadro No. 1: Perfil de Brunosol.

| Horizonte | Características |
|----------------------------|---|
| Au ₁ (0-21 cm) | Arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual |
| Bt ₂ (21-51 cm) | Arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual |
| BC (51-68 cm) | Arcillo limoso, pardo, con abundantes concreciones de carbonato de calcio, transición gradual. |
| C (+68 cm) | Tosca de Formación Fray Bentos, pardo claro, con abundantes concreciones de carbonato de calcio |

Fuente: Peirano y Rodríguez (2004).

Cuadro No. 2: Perfil de Litosol.

| Horizonte | Características |
|---------------|---|
| Au1 (0-21 cm) | Franco arcillo limoso, pardo con gravas |
| R (+15cm) | Basalto consolidado |

Fuente: Peirano y Rodríguez (2004).

3.1.2.1. Características de los suelos

Los Brunosoles Éutricos típicos, son suelos profundos de 70 cm y más, de color pardo oscuro a negro, alto contenido de materia orgánica, elevada saturación de bases, textura franco-arcillo-limosa con gravilla de basalto en todo el perfil y calcáreo en concreciones y/o dispersos. El perfil pasa gradualmente a un sedimento rico en limo (lodolitas) aunque a veces pasa en forma abrupta a roca basáltica. El drenaje es moderadamente bueno a algo pobre y la fertilidad natural es muy alta.

Por otro lado los Litosoles son de color pardo, pardo grisáceo o pardo rojizo aunque en la zona predominan los de color negro. Normalmente son suelos muy superficiales, de textura franco-limosa a franco-arcillosa, bien drenado y de alta fertilidad natural.

3.1.3. Condiciones climáticas

A continuación se presenta en el siguiente cuadro la comparación entre la temperatura media mensual del aire y las precipitaciones acumuladas con los datos promedios de la serie histórica (URUGUAY. MDN. DNM, 1996) y por otro lado la ocurrencia de heladas agrometeorológicas obtenidas en el observatorio agrometeorológico de la EEFAS durante el período en estudio:

Cuadro No. 3: Temperatura media mensual (°C), precipitaciones mensuales (mm) y número de ocurrencia de heladas durante el experimento.

| Mes / Fecha | Temperatura media mensual (°C) | | Precipitación mensual (mm) | | Nº de heladas |
|-------------|--------------------------------|-----------|----------------------------|-----------|---------------|
| | 2007 | 1961-1990 | 2007 | 1961-1990 | 2007 |
| Junio | 11,6 | 11,7 | 35,4 | 81,0 | 16 |
| Julio | 8,8 | 12,0 | 7,4 | 73,0 | 25 |

Fuente: Elaboración propia.

Como se puede observar las temperaturas medias mensuales para el año en evaluación fueron iguales para el mes de junio y por debajo de la serie histórica para el restante mes de evaluación. En lo que respecta a las precipitaciones, éstas fueron notoriamente inferiores a las registradas en la serie histórica, ésta gran diferencia se aprecia principalmente en el mes de julio en donde las lluvias fueron un 10 % de las ocurridas en el período histórico. Por otro lado se observa una alta ocurrencia de heladas para ambos meses, principalmente en el mes de julio.

En el anexo No. 3 se adjuntan las temperaturas medias diarias, las precipitaciones diarias acumuladas y las temperaturas mínimas sobre césped que se produjeron durante los dos meses en que se llevó a cabo el trabajo de campo y en el anexo No. 4 el número de heladas meteorológicas y agrometeorológicas registradas en el parque agrometeorológico de la EEFAS para los meses de junio y julio en el período 2000-2007.

3.1.4. Material vegetal utilizado y especies evaluadas

La vegetación presente en el lugar del experimento se corresponde a una pastura atípica en relación a la mayoría de los campos de basalto medio a profundo del país.

Al inicio del experimento (otoño 2002) se determinó la composición botánica, mediante dos interceptas fijas de 25 m cada una, en las que cada 0.5 m se colocaba un cuadro de 0.1 x 0.1 m. En estos se estimaba la disponibilidad de forraje, (por el Método de Rangos Comparativos de Haydock y Shaw, 1975) y cuánto de dicho forraje era aportado por cada especie presente (por estimación visual), agrupando las mismas en grupos morfofisiológicos (gramíneas invernales, gramíneas estivales, malezas y leguminosas). En este relevamiento se encontró una predominancia de 40,3 % para gramíneas invernales de las cuales el 33 % eran *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*, las gramíneas estivales representaban un 20,3 %, las malezas y otros un 12 % y los restos secos correspondieron a un 27,2 %. A las gramíneas, leguminosas y malezas se las clasificó por tipo productivo según Rosengurtt (1979), de las cuales el 35 % corresponden a finas, el 15 % a tiernas y otro 15 % a ordinarias y duras¹.

En el anexo No. 5 se detallan los valores promedios de Kg de materia seca por hectárea para cada potrero y contribución en % para toda la vegetación presente en el área experimental, obtenidos en ese muestreo.

Las especies evaluadas fueron *Bromus auleticus* Trinius y *Stipa setigera* Presl, estas gramíneas perennes invernales se seleccionaron a partir de su contribución a la biomasa presente.

3.1.5. Historia del potrero

En la actualidad este potrero cuenta con una gran proporción de especies invernales finas como *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*. Esto podría ser consecuencia del manejo anterior del pastoreo (aproximadamente 15 años),

¹ Saldanha, S. 2007. Com personal.

que consistió en cierres estratégicos para permitir la semillazón de las especies invernales.

Además en este potrero se realizan fertilizaciones desde el año 2002 con 100 UN y 20-40 UP anuales. La fertilización fosfatada se realiza exclusivamente en el otoño y la nitrogenada fraccionada 50 UN en el otoño y 50 UN a fines de invierno. Esta fertilización ha provocado un incremento del aporte de las especies invernales, en particular *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* (Rodríguez Palma et al., 2004a, 2006, 2007a).

3.1.6. Animales

La categoría animal utilizada para llevar a cabo el experimento fueron terneras nacidas en la primavera 2006, de la raza Hereford. De la totalidad de terneras nacidas en esa fecha se seleccionaron 16 animales, que estuvieran en un rango de peso vivo de 183 a 191 Kg, sin destare previo e identificadas individualmente con caravanas. Estas terneras ingresaron al experimento el 28 de mayo de 2007, con una edad aproximada de 8 meses y un peso promedio de 187,3 Kg +/- 2,4 Kg.

3.2. TRATAMIENTOS Y PERIODO EXPERIMENTAL

El trabajo se realizó en el otoño-invierno del año 2007.

El experimento consistió en comparar 2 tratamientos de fertilización nitrogenada: 0 y 100 unidades de N/ha/año (N0 y N100), en un diseño completamente aleatorio con 2 repeticiones en el espacio. Por un lado los potreros 1 y 4 fueron los testigos sin fertilizar (N0) y los potreros 2 y 3 fueron los fertilizados (N100).

La fertilización otoñal se realizó el 19 de abril de 2007 y consistió en 60 Kg/ha de 10-50 (6 UN/ha y 30 UP/ha), por otro lado también se fertilizó con 100 Kg/ha de urea (46 UN/ha). La fertilización invernal se efectuó el 28 de agosto de 2007, esta fue solamente nitrogenada con 100 Kg/ha de urea (46 UN/ha). Cabe señalar que en nuestro experimento solamente se midió el efecto de la fertilización otoñal debido al período en que se realizaron las mediciones.

3.3. MANEJO DEL PASTOREO

Se utilizó un sistema de pastoreo continuo con carga animal variable (Mott y Lucas, 1952). Al inicio del experimento se estableció un número de 4 animales fijos por repetición para los dos tratamientos, ingresando o saliendo animales, que denominamos volantes, según el ajuste por altura.

Este sistema se implementa con el fin de tratar de lograr una homogeneización del tapiz entre las repeticiones, con una altura promedio de la cubierta en un rango aproximado de 6 a 13 cm. Se trabajó con este rango de altura, porque sería aquel en el cual la acumulación neta de forraje no es afectada por la disponibilidad de materia seca². Cuando la altura de la pastura es inferior a 6 cm se retiran animales volantes y cuando es superior a 13 cm se agregan animales. Este ajuste de la carga animal se realiza cada vez que se pesa a los animales, considerando la evolución de la altura promedio de la pastura desde la pesada anterior.

3.4. DETERMINACIONES GENERALES EN LA PASTURA

3.4.1. Altura de la pastura

Se determinó con 50 lecturas/repetición/semana, utilizando para esto un bastón graduado cada 0,5 cm, sobre el cual se desplaza una ventana de 1 por 1 cm en sentido vertical hasta alcanzar el primer toque con la lámina verde de la pastura (Barthram, 1986). El objetivo es mantener un nivel estable y similar entre repeticiones.

En este trabajo se presenta información desde 30 de mayo al 19 de julio de 2007.

² Rodríguez Palma, R. Com. personal.

3.4.2. Crecimiento

En el período entre el 1 de junio y el 19 de julio del 2007 se midió la tasa de crecimiento del forraje (Kg MS/ha/día) con dos jaulas de exclusión al pastoreo móviles por repetición. En cada jaula se cortó a 1,5-2 cm del suelo el forraje crecido en un área de 0,4 m² el cuál fue pesado en fresco y luego secado hasta peso constante en estufa de aire forzado a 60° C para luego ser pesado en seco. A partir de esta información se determinaron las tasas de crecimiento (Kg MS/ha/día).

3.4.3. Disponibilidad de forraje

El 8 de mayo y el 22 de agosto de 2007 se determinó la cantidad de forraje disponible (Kg/MS/ha) en cada repetición, mediante el método de rendimientos comparativos (Haydock y Shaw, 1975). Se marcó en una de las repeticiones la escala de cinco puntos, desde mínimo (1) a máxima (5) cantidad de forraje. En cada repetición se cortaron a ras de suelo 9 marcos de 20 x 20 cm, abarcando situaciones desde mínimo a máxima cantidad de forraje, completando 36 determinaciones. Estos se pesaron en fresco y en seco luego del secado en estufa de aire forzado.

3.4.4. Relación entre altura y disponibilidad de forraje

A mediados de la estación otoñal (8/5/2007) se determinó la cantidad de forraje disponible (Kg MS/ha) en cada repetición, por el método de rendimientos comparativos (Haydock y Shaw, 1975). En cada repetición se cortaron a ras de suelo 9 marcos de 20 x 20 cm, abarcando situaciones desde mínimo a máxima cantidad de forraje. El material colectado se pesó en fresco y en seco luego del secado en estufa de aire forzado.

Simultáneamente se realizó en cada marco cinco mediciones de altura de la pastura, con el dispositivo y técnica indicada en el ítem 3.4.1. Luego se determinó la relación funcional (regresión) entre ambas variables.

3.5. MEDICIONES ESPECÍFICAS EN LA PASTURA

El período de mediciones en la pastura fue desde el 4 de junio al 12 de julio contemplando una duración de aproximadamente 40 días.

En el potrero en estudio dentro de cada repetición se instalaron al azar y en diferentes zonas representativas seis transectas de aproximadamente 2 metros cada una. Estas estaban determinadas al inicio por una estaca de madera con su respectivo número y al final marcadas con una varilla de alambre.

El total de transectas del experimento fue de 24, las transectas impares correspondieron a *Bromus* y las pares a *Stipa*. Dentro de cada una de ellas luego de reconocer cada especie se marcaron 10 macollos correspondientes a la transecta, estos se marcaron con cables de diferentes colores respetando la siguiente secuencia: azul, blanco y rojo, y sostenidas al suelo con un clavo. En el total del experimento se marcaron 120 individuos por especie. Si por diferentes motivos se desmarcaba el macollo como por ejemplo por el efecto del pastoreo, remoción total de la hoja nueva o total del macollo, se remarcaba otro individuo y sobre el se continuaban las mediciones.

Las mediciones se efectuaron 2 veces por semana durante el período de 40 días. Se midió en cada macollo la longitud de lámina verde de hojas maduras desde la lígula hasta la punta de la lámina y en el caso de hojas maduras con áreas senescentes se midió hasta el inicio de esta. Para las hojas en elongación (nuevas) se tomo como base la lígula de la hoja madura anterior a esta. También se contabilizó la aparición de hojas y macollos hijos.

Para recabar estos datos ordenadamente en el campo se utilizaron planillas en las cuales se registraba la fecha de cada medición, la longitud de cada hoja y la presencia, sí correspondía de número de macollos hijos. En función del estado en que se encontraba la hoja (elongando, madura, senescente, consumida, arrancada) se utilizaron diferentes códigos con el fin de facilitar futuras mediciones. Para el caso de hojas defoliadas se marcaba la lámina longitudinalmente para poder cuantificar futuras defoliaciones.

3.6. MEDICIONES DE LABORATORIO

Se colectaron al principio y fin del experimento un número representativo de individuos de cada especie en las 4 repeticiones con el objetivo de tener material vegetal suficiente para realizar una serie de determinaciones que se indicarán a continuación.

En primer lugar se procedió a separar hojas maduras y en elongación y se midió una longitud constante para todas las muestras de 30 metros. También se midió solamente para hojas maduras el ancho de lámina en su parte media (ancho máximo). Posteriormente a las mediciones anteriores de ancho y largo se secó en estufa durante un período de 48 horas para luego determinar el peso seco y con esto calcular el peso gravimétrico de la hoja en mg/cm de lámina verde, en hojas maduras y en elongación. Los valores presentados de ancho foliar y peso gravimétrico corresponden al valor promedio de ambas colectas.

Por otro lado hacia la etapa final de campo se recolectaron un total de 48 panes de suelo con un marco de 400 cm². Se extrajeron 12 panes por repetición en zonas bien representativas de éstas. El total de panes se conservó a temperatura de congelación para no deteriorar las muestras. Luego se procedió al análisis de cada muestra en donde se contabilizó el número de individuos para los siguientes componentes: *Bromus auleticus* (clasificados en 3 tamaños: chico, medio, grande), *Stipa setigera* (chico, medio, grande), gramíneas estivales, otras gramíneas invernales, malezas agrupadas a leguminosas por la baja proporción de estas últimas y restos secos. Todos estos componentes fueron secados en estufa durante 48 horas para determinar el peso seco promedio en gramos por individuo. Para cada especie se presenta información del peso promedio del individuo y porcentaje de macollos en función del tamaño (chico, mediano y grande). Se cuantificó el peso promedio del macollo ponderando el peso de los distintos tamaños de macollo por su participación.

3.7. ESTIMACIONES REALIZADAS EN LAS PASTURAS

3.7.1. Elongación foliar

La tasa de elongación foliar (cm/macollo/día) en las especies evaluadas se calculó a partir de los incrementos en el largo foliar de las láminas en elongación entre dos mediciones sucesivas. La tasa de elongación foliar expresada en cm/GD (grados día) se calculó a partir de la información de la elongación foliar (cm/macollo/día) y tomando una temperatura base de 0 °C.

3.7.2. Senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día) en cada una de las especies se calculó a partir de la disminución entre dos medidas sucesivas en el largo de la lámina en hojas maduras, excluyendo la pérdida de láminas por defoliación. A partir de este dato y la temperatura acumulada tomando una temperatura base de 0 °C se calculó la tasa de senescencia foliar expresada en cm/GD.

3.7.3. Determinación de la tasa de elongación neta foliar

La tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día) se calculó en cada una de las especies evaluadas como la diferencia entre las tasas diarias de elongación foliar y de senescencia foliar.

3.7.4. Tasa de consumo foliar

La estimación de la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día) se estableció a partir de la reducción en el largo de la lámina foliar ocurrida en la población de hojas consumidas entre dos mediciones sucesivas. Para las hojas maduras, la tasa de consumo se determinó directamente como la diferencia en el largo de las hojas consumidas entre dos fechas sucesivas. En las hojas en elongación la tasa de consumo se calculó como la diferencia entre la longitud foliar al comienzo del intervalo de defoliación más la tasa de elongación y la longitud foliar al final del mismo.

3.7.5. Tasas de crecimiento por individuo y por unidad de superficie

A partir de las tasas foliares en cm/macollo/día y el peso en mg/cm de lámina obtenida a partir de los muestreos destructivos se calcularon las tasas en mg MS/macollo/día: crecimiento bruto por macollo, senescencia por macollo, crecimiento neto por macollo y consumo por macollo.

Para la tasa de crecimiento bruto se utilizó el peso obtenido en las hojas en elongación, para la tasa de senescencia se utilizó el peso obtenido en las hojas maduras (se asumió que solo existió senescencia en hojas maduras) y para el cálculo de la tasa de consumo por individuo se contabilizó en cada individuo la proporción de hojas defoliadas que estaban en crecimiento y que estaban maduras y se aplicó el peso del cm de lámina en elongación y madura en función de esa proporción.

A partir de los cálculos de tasas en mg MS/macollo/día y la población de individuos/m² obtenida en el muestreo de panes de suelo se determinaron los flujos de tejido por unidad de superficie (en Kg MS/ha/día): crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo.

3.7.6. Intervalo de aparición de hoja

Se estimó como el período de tiempo promedio en días entre la aparición de dos hojas sucesivas.

3.7.7. Tasa de aparición foliar

Esta se calculó como el inverso del intervalo de aparición de hojas.

3.7.8. Número de hojas vivas por macollo

El número de hojas vivas por macollo se obtuvo a partir del registro de hojas vivas que presentó cada macollo.

3.7.9. Vida media foliar

Se estimó como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número máximo de hojas vivas por macollo (Champan y Lemaire, 1993), expresándose en días.

3.7.10. Longitud foliar promedio y longitud foliar total del individuo

La longitud foliar promedio por macollo se determinó incluyendo todas las hojas que no fueron defoliadas en el período de mediciones. A partir de la longitud foliar promedio y el número de hojas vivas por macollo se calculó la longitud foliar total del individuo.

3.8. ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN

Se establecieron los patrones de defoliación en ambas especies en cada uno de los tratamientos, estimando la frecuencia e intensidad de la defoliación a nivel del macollo y de las diferentes categorías de edad de las hojas.

3.8.1. Frecuencia de defoliación

La frecuencia de defoliación se estimó para cada categoría de edad de la hoja y para el macollo. Para cada categoría de edad de la hoja se calculó la tasa de defoliación, mientras que a nivel del individuo se calculó la tasa promedio de defoliación y el intervalo de defoliación promedio.

La tasa de defoliación, tanto a nivel de una hoja como del individuo se calculó como el número de eventos de defoliación ocurridos durante el período de mediciones, dividido el total de hojas/día o el total de macollos/día. A nivel del individuo, la inversa de la frecuencia de defoliación corresponde al intervalo de defoliación el cual es expresado en días y es el período de tiempo transcurrido entre dos eventos de defoliación sucesivos.

3.8.2. Intensidad de defoliación

La intensidad de defoliación se expresó en cada una de las categorías de edad de las hojas y a nivel del individuo. A nivel de la hoja se denominó porcentaje de defoliación y se calculó como la parte de la lámina retirada por el animal en cada evento de defoliación respecto a la longitud de hoja previo a la defoliación (Mazzanti y Lemaire, 1994), expresada en porcentaje. A nivel del individuo se denominó porcentaje de defoliación por macollo y se calculó como la relación entre la longitud de las hojas cosechadas luego de un evento de defoliación y la longitud foliar total del individuo antes de la defoliación (Hodgson y Ollerenshaw, 1969).

3.9. EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE

La eficiencia de utilización de forraje, expresada en términos de porcentaje, para ambas especies en cada tratamiento se calculó de dos formas.

En primer lugar la eficiencia de utilización potencial se calculó como el cociente entre el crecimiento neto y el crecimiento bruto de forraje (Bircham y Hodgson, 1983), esta forma de cálculo representa la cantidad de forraje potencialmente disponible para el consumo animal, en situaciones en que las características estructurales de la pastura se mantienen relativamente constantes.

La otra forma de cálculo se realizó como la eficiencia actual de utilización de forraje, estimada como la proporción de forraje consumido del total del crecimiento bruto (Mazzanti y Lemaire, 1994). Esta forma representa la cantidad de forraje efectivamente consumida por el animal y es sensible a las variaciones que puedan ocurrir en la biomasa aérea o en la altura de la cubierta a pesar del ajuste que se realice en la carga animal.

3.10. RESPUESTA A LA SUMA TERMICA

Se calculó durante el período de mediciones del experimento la temperatura acumulada o suma térmica, ésta se realizó tomando los registros promedios de las temperaturas diarias máximas y mínimas del aire medidas a

1,5 m y considerando una temperatura base de 0 °C (Lemaire y Agnusdei, 1999). Como ya se dijo anteriormente las variables tasa de elongación, senescencia, elongación neta, tasa de aparición de macollos y longitud foliar (promedio y total) por individuo se relacionaron con la suma térmica.

3.11. MEDICIONES EN ANIMALES

Los animales se pesaron al inicio del período del experimento (24/05/07) y posteriormente cada 20 a 30 días sin destare previo.

Mediante regresión lineal de la evolución del peso de los animales fijos durante el período de evaluación (24/05 al 23/07/07) se determinaron las ganancias diarias de peso vivo (Kg/animal/día). También se cuantificó la productividad secundaria o producción de carne por unidad de superficie (Kg de PV/ha), a esta se la calculó como el producto de la producción de carne individual de cada animal (Kg de PV producido/animal) por la carga animal promedio que incluye la totalidad de los animales (fijos y volantes, en animales/ha) (Ver anexo No. 6).

A continuación se presenta el control sanitario contra parásitos internos y externos que se les realizó a la totalidad de las terneras que ingresaron al experimento.

Cuadro No. 4: Tratamiento sanitario.

| Fecha | Tratamiento |
|----------|---|
| 24/05/07 | Ivermectina 1% + Closantel 12,5% Vacuna contra Aftosa Baño contra garrapata |
| 20/06/07 | Closantel 12,5% |
| 08/08/07 | Ivermectina 1% + Closantel 12,5% |

Fuente: Rodríguez Palma²

3.12. ANALISIS ESTADÍSTICO

Toda la información obtenida se procesó mediante un programa desarrollado en el paquete estadístico SAS, por el grupo de Producción y Utilización de Pasturas de la Unidad Integrada Balcarce. Este programa permite el cálculo de las tasas de los distintos flujos, de las variables morfogénicas y los patrones de defoliación a partir del registro de la información obtenida durante el período de mediciones a cada individuo.

Los modelos estadísticos utilizados fueron:

1-

$$Y = u + T_i + E_j + T_i * E_j + e_{ijk}$$

Donde:

- Y corresponde a la variable de interés
- u es la media general
- T_i es el efecto del tratamiento de la fertilización nitrogenada ($i = 1, 2$; con 1 = 0 y 2 = 100 unidades de nitrógeno por hectárea)
- E_j es el efecto especie ($j = 1, 2$; con 1 = Bromus, 2 = Stipa)
- $T_i * E_j$ es el efecto de interacción tratamiento por especie
- e_{ijk} es el error experimental $e_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$ (0 ; varianza)

Se utilizó el modelo anterior para comparar el efecto especie y tratamiento en las tasas foliares lineales (tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa de crecimiento neto foliar, tasa de consumo), en el crecimiento por individuo y en los flujos por unidad de superficie, en las variables morfogénicas (intervalo de aparición de hojas, tasa de aparición foliar, vida media foliar), en las variables estructurales de la pastura (longitud foliar, número de hojas) y en los patrones de defoliación (tasa de defoliación, intervalo de defoliación, severidad de defoliación).

2-

$$Y = u + T_i + e_{ij}$$

Donde:

- Y es la variable de interés
- u es la media general
- T_i es el efecto del tratamiento de la fertilización nitrogenada ($i = 1, 2$; con 1 = 0 y 2 = 100 unidades de nitrógeno por hectárea)
- e_{ij} es el error experimental

Este modelo se utilizó para las variables generales de la pastura (disponibilidad de forraje, altura y tasa de crecimiento), eficiencia de utilización del forraje y para comparar las variables de producción animal (animales/ha, productividad animal y secundaria y ganancia media diaria).

El análisis estadístico se realizó a través del programa SAS (6.12) por medio de análisis de varianza (procedimiento glm), utilizando para la comparación de medias el test de t. Los criterios para comparar las medias entre tratamientos en las variables estudiadas consideran los siguientes niveles de probabilidad: inferiores a 0,01 se toma como diferencias muy significativas, desde 0,01 hasta 0,05 se toma como diferencias significativas, desde 0,05 hasta 0,10 se toma como diferencias significativas al 10 % y desde 0,10 hasta 0,15 tendencias a que existan diferencias entre variables, y por encima de este valor no se consideran diferencias significativas. También se realizó análisis de regresión entre las tasas lineales de elongación, senescencia, crecimiento neto y la tasa de aparición foliar con la suma térmica; y entre la tasa de consumo, intervalo de defoliación e intensidad de defoliación con la carga animal. Los parámetros de las ecuaciones se compararon entre tratamientos usando variables Dummy (Berenson et al., 1983).

4. RESULTADOS

4.1. CONDICIONES GENERALES EXPERIMENTALES

4.1.1. Tasas de crecimiento

A continuación se presenta el efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento de la pastura (Kg MS/ha/día) medida en jaulas de exclusión durante el período 1/06/2007-19/07/2007.

Cuadro No. 5: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento del forraje (Kg MS/ha/día) durante el período de mediciones detalladas.

| Período/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. |
|----------------------|------|------|--------|
| 01/06/07 al 19/07/07 | 18,6 | 28,4 | 0,0847 |

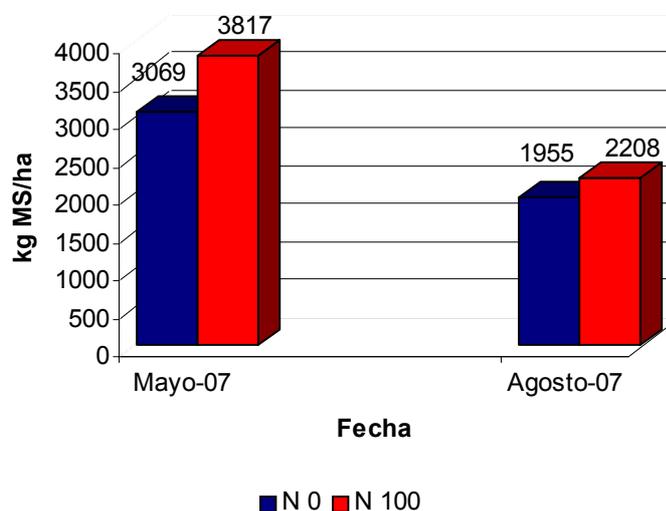
N.S.= Nivel de significación

La fertilización nitrogenada (N100) difirió significativamente al 10 %, aumentando un 53% la tasa del crecimiento del forraje (Kg MS/ha/día) en el período en que se registraron las mediciones en la pastura.

4.1.2. Forraje disponible

A mediados de la estación otoñal (08/05/2007) se midió un disponible de 3069 y 3817 Kg MS/ha para los tratamientos sin y con fertilización respectivamente, registrándose una tendencia ($p= 0,1052$) a incrementarse en el tratamiento fertilizado.

En invierno (22/08/07) la disponibilidad de forraje fue de 1955 y 2208 Kg MS/ha ($p= 0,6058$) para los tratamientos sin y con fertilización respectivamente.



Gráfica No. 1: Disponibilidad de materia seca (Kg/ha) para el 08/05/07 y el 22/08/07.

4.1.3. Altura del tapiz

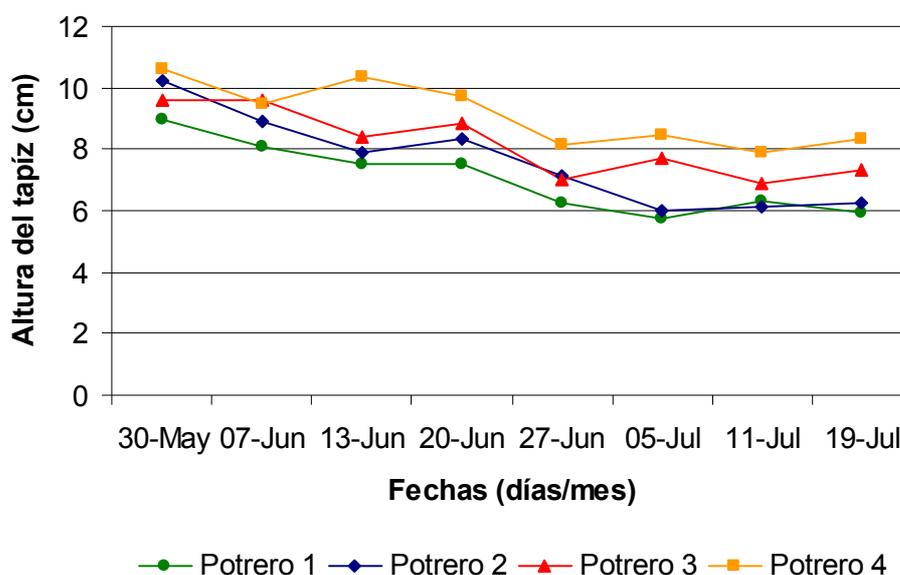
Como se observa en el siguiente cuadro la altura promedio del tapiz entre los tratamientos de fertilización durante el período en estudio no presentó diferencias significativas, esto se logró por medio de un sistema de carga animal variable con ingreso y salida de animales volantes.

Cuadro No. 6: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz (cm).

| Período/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. |
|----------------------|------|------|--------|
| 30/05/07 al 19/07/07 | 8,09 | 7,68 | 0,8766 |

N.S.= Nivel de significación

En el siguiente gráfico se observa la evolución de la altura del tapiz en los diferentes potreros para el período en estudio (junio-mediados de julio), observándose que la altura del tapiz se mantuvo constante entre 5 y 10 cm, por lo tanto podemos decir que se logró un grado de control en la altura del tapiz mediante el ajuste de la carga.



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

Como se puede observar en la gráfica anterior, la altura de la pastura fue disminuyendo desde aproximadamente 10 cm al inicio del período de mediciones hasta aproximadamente 7 cm al final del mismo.

4.2. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LAS TASAS FOLIARES

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para las tasas foliares (cm/macollo/día).

Cuadro No. 7: Nivel de significancia de los análisis de varianza para las tasas de elongación foliar, senescencia foliar, crecimiento neto foliar y consumo en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | TEF | TSF | TENF | TC |
|---------------------|-----|-----|------|----|
| Nivel N | ** | ns | ns | ns |
| Especie | ** | ** | * | ns |
| Especie*Nivel N | ** | ** | ns | ns |

TEF = Tasa de elongación foliar

TSF = Tasa de senescencia foliar

TENF = Tasa de elongación neta foliar

TC = Tasa de consumo

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) para dos de las variables analizadas: Tasa de elongación foliar y Tasa de senescencia foliar.

4.2.1. Tasa de Elongación Foliar (TEF)

La TEF (cm/macollo/día) fue superior en N100 para Bromus en un 30 %, mientras que para Stipa no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 8: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,478 | 0,622 | 0,0001 | 0,550 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,234 | 0,265 | 0,1680 | 0,249 |
| N.S. | 0,0001 | 0,0017 | | 0,0031 |
| Prom. de las especies/N | 0,356 | 0,444 | 0,0003 | |

N.S.= Nivel de significación

La TEF en ambos niveles de fertilización nitrogenada fue mayor en *Bromus* respecto a *Stipa*, en un 104 % en N0 y un 135 % en N100.

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

La relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica fue significativa en *Bromus* y *Stipa* para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada. La suma térmica en el modelo lineal explicó más del 98% de las variaciones observadas en la elongación foliar.

Cuadro No. 9: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|-----------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | TEF= -0,363+0,012*ST | r ² =0,9952 | 0,0001 |
| N0 <i>S. setigera</i> | TEF= -0,230+0,006*ST | r ² =0,9889 | 0,0001 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | TEF= -0,419+0,017*ST | r ² =0,9956 | 0,0001 |
| N100 <i>S. setigera</i> | TEF= - 0,289+0,007*ST | r ² =0,9897 | 0,0001 |

TEF= Tasa de elongación foliar (cm/individuo/día)

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de elongación foliar y la suma térmica difirieron significativamente entre ambos tratamientos de fertilización nitrogenada en *Bromus*, tanto en la ordenada al origen (p= 0,0001)

como en la pendiente ($p= 0,0001$), como en Stipa en la ordenada al origen ($p= 0,0007$) y la pendiente ($p= 0,0110$).

4.2.2. Tasa de Senescencia Foliar (TSF)

La aplicación de N provocó un aumento significativo de 45 % en la TSF (cm/macollo/día) en Bromus, mientras que para Stipa tendió a disminuir un 29 %.

Cuadro No. 10: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,385 | 0,558 | 0,0408 | 0,472 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,295 | 0,210 | 0,1180 | 0,253 |
| N.S. | 0,0751 | 0,0134 | | 0,0008 |
| Prom. de las especies/N | 0,339 | 0,384 | 0,1400 | |

N.S.= Nivel de significación

La TSF varió entre especies en ambos niveles de fertilización. En N0 difirió significativamente al 10 % siendo 31 % mayor en Bromus con respecto a Stipa, mientras que en el tratamiento N100 la TSF para Bromus fue 166 % superior que para Stipa.

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

La relación entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica fue significativa en Bromus y Stipa para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada. La suma térmica en el modelo lineal explicó entre el 90 y el 97 % de las variaciones observadas en la senescencia foliar.

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

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|---------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | TSF= 0,045+0,009*ST | r ² =0,9572 | 0,0001 |
| N0 <i>S. setigera</i> | TSF= 0,259+0,007*ST | r ² =0,9620 | 0,0001 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | TSF= 0,554+0,013*ST | r ² =0,9680 | 0,0001 |
| N100 <i>S. setigera</i> | TSF= 0,339+0,005*ST | r ² =0,8990 | 0,0001 |

TSF= Tasa de senescencia foliar (cm/individuo/día)

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de senescencia foliar y la suma térmica difirieron significativamente entre ambos tratamientos de fertilización nitrogenada en Bromus, tanto en la ordenada al origen (p= 0,0001) como en la pendiente (p= 0,0002), y en Stipa, en la ordenada al origen (p= 0,0001) y la pendiente (p= 0,0063).

4.2.3. Tasa de Elongación Neta Foliar (TENF)

La TENF (cm/macollo/día) en el promedio de las especies y en Bromus no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que Stipa tendió a incrementarse en el tratamiento fertilizado.

Cuadro No. 12: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de elongación neta foliar (cm/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom.de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,094 | 0,063 | 0,4809 | 0,078 |
| <i>Stipa setigera</i> | -0,061 | 0,055 | 0,1226 | -0,003 |
| N.S. | 0,0294 | 0,8806 | | 0,0455 |
| Prom. de las especies/N | 0,016 | 0,059 | 0,2040 | |

N.S.= Nivel de significación

En el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en N0 la TENF fue mayor en Bromus respecto a Stipa, mientras que en 100 no se encontraron diferencias significativas entre especies.

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

La relación entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica fue significativa en Bromus para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada y en Stipa en N100. La suma térmica en el modelo lineal explicó entre el 53 y el 68 % de las variaciones observadas en la tasa de elongación neta foliar.

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

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|------------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | TENF= -0,817+0,004*ST | r ² =0,6831 | 0,0009 |
| N0 <i>S. setigera</i> | TENF= -0,489-0,0005*ST | r ² =0,0590 | 0,4467 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | TENF= -0,974+0,004*ST | r ² =0,6023 | 0,0030 |
| N100 <i>S. setigera</i> | TENF= -0,628+0,002*ST | r ² =0,5342 | 0,0069 |

TENF= Tasa de elongación neta foliar (cm/individuo/día)

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

En Bromus las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de elongación neta foliar y la suma térmica no difirieron significativamente entre ambos tratamientos de fertilización nitrogenada, tanto en la ordenada al origen (p= 0,6213) como en la pendiente (p= 0,9691).

4.2.4. Tasa de consumo foliar

El consumo foliar (cm/macollo/día) en el promedio de las especies y en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 14: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,328 | 0,474 | 0,2713 | 0,401 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,294 | 0,455 | 0,3881 | 0,374 |
| N.S. | 0,7395 | 0,9127 | | 0,7802 |
| Prom. de las especies/N | 0,311 | 0,464 | 0,1565 | |

N.S.= Nivel de significación

Para el consumo foliar en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos no se encontraron diferencias significativas entre especies.

4.3. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LAS TASAS EN MATERIA SECA POR MACOLLO

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para las tasas por macollo (mg MS/macollo/día).

Cuadro No. 15: Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por macollo en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | TCBM | TSM | TCNM | TCM |
|---------------------|------|-----|------|-----|
| Nivel N | * | ns | ns | ns |
| Especie | ** | ** | ns | ns |
| Especie*Nivel N | ns | * | * | ns |

TCBM = Tasa de crecimiento bruto por macollo

TSM = Tasa de senescencia por macollo

TCNM = Tasa de crecimiento neto por macollo

TCM = Tasa de consumo por macollo

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) para las variables tasa de senescencia y tasa de crecimiento neto por macollo.

4.3.1. Tasa de Crecimiento Bruto por Macollo (TCBM)

La TCBM (mg MS/macollo/día) presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada en el promedio de las especies, mientras que en Bromus y Stipa tendió a ser superior en N100.

Cuadro No. 16: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el crecimiento bruto (mg MS/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,634 | 0,711 | 0,1055 | 0,672 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,346 | 0,391 | 0,1187 | 0,368 |
| N.S. | 0,0014 | 0,0089 | | 0,0001 |
| Prom. de las especies/N | 0,489 | 0,551 | 0,0191 | |

N.S.= Nivel de significación

El crecimiento bruto por macollo fue superior en Bromus un 83 % en el promedio de los niveles de fertilización, un 82 % en N100 y un 83 % en N0.

4.3.2. Tasa de Senescencia por Macollo (TSM)

La TSM (mg MS/macollo/día) fue superior en N100 para Bromus en un 45 %, mientras que para Stipa no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 17: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia (mg MS/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,669 | 0,973 | 0,0496 | 0,821 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,556 | 0,413 | 0,2296 | 0,485 |
| N.S. | 0,2114 | 0,0251 | | 0,0036 |
| Prom. de las especies/N | 0,612 | 0,693 | 0,2187 | |

N.S.= Nivel de significación

La TSM en N0 no presentó diferencias significativas entre especies, mientras que en N100 fue 135 % superior en Bromus respecto a Stipa.

4.3.3. Tasa de Crecimiento Neto por Macollo (TCNM)

La TCNM (mg MS/macollo/día) disminuyó en N100 para Bromus, sin embargo para Stipa no se encontró diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 18: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de crecimiento neto (mg MS/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|---------------|---------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | -0,035 | -0,262 | 0,0399 | -0,149 |
| <i>Stipa setigera</i> | -0,211 | -0,022 | 0,2023 | -0,116 |
| N.S. | 0,1369 | 0,1046 | | 0,5930 |
| Prom. de las especies/N | -0,123 | -0,014 | 0,7539 | |

N.S.= Nivel de significación

La TCNM en N0 tendió a ser menor en Stipa, mientras que en N100 tendió a ser menor en Bromus.

4.3.4. Tasa de Consumo por Macollo (TCM)

La TCM (mg MS/macollo/día) en el promedio de las especies y en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 19: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo (mg MS/macollo/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,503 | 0,703 | 0,3020 | 0,603 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,498 | 0,774 | 0,3500 | 0,636 |
| N.S. | 0,9779 | 0,7827 | | 0,817 |
| Prom. de las especies/N | 0,501 | 0,739 | 0,1531 | |

N.S.= Nivel de significación

Tampoco se encontraron diferencias significativas en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos entre especies.

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

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para los flujos de tejidos por unidad de superficie (Kg MS/ha/día).

Cuadro No. 20. Nivel de significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por superficie en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | TCBS | TSS | TCNS | TCS |
|---------------------|------|-----|------|-----|
| Nivel N | ns | ns | ns | ** |
| Especie | * | ns | ns | ns |
| Especie*Nivel N | ns | ns | ns | ns |

TCBS = Tasa de crecimiento bruto por superficie

TSS = Tasa de senescencia por superficie

TCNS = Tasa de crecimiento neto por superficie

TCS = Tasa de consumo por superficie

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, no se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) para ninguna de las variables analizadas.

4.4.1. Tasa de Crecimiento Bruto por Superficie (TCBS)

La TCBS (Kg MS/ha/día) en el promedio de las especies presentó diferencias significativas al 10 %, mientras que en *Stipa* tendió a ser superior en N100. En *Bromus* no se encontró diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 21: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (Kg MS/ha/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 7,065 | 13,354 | 0,2614 | 10,209 |
| <i>Stipa setigera</i> | 2,634 | 5,235 | 0,1078 | 3,936 |
| N.S. | 0,1234 | 0,1657 | | 0,0394 |
| Prom. de las especies/N | 4,851 | 9,254 | 0,0997 | |

N.S.= Nivel de significación

La TCBS fue superior en *Bromus* en el promedio de los niveles de fertilización en un 160 % y tendió a aumentar en *Bromus* un 168 % con respecto

a Stipa en N0, mientras que en N100 no hubo diferencias significativas entre especies.

4.4.2. Tasa de Senescencia por Superficie (TSS)

La TSS (Kg MS/ha/día) tendió a ser superior en N100 en el promedio de las especies, mientras que en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 22: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de senescencia por superficie (Kg MS/ha/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|---------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 7,513 | 18,421 | 0,2124 | 12,967 |
| <i>Stipa setigera</i> | 4,072 | 5,625 | 0,4294 | 4,848 |
| N.S. | 0,2266 | 0,1628 | | 0,0599 |
| Prom. de las especies/N | 5,792 | 12,022 | 0,1164 | |

N.S.= Nivel de significación

La TSS en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada fue significativamente mayor al 10 % en Bromus, mientras que en cada uno de los tratamientos no se encontraron diferencias significativas entre especies.

4.4.3. Tasa de Crecimiento Neto por Superficie (TCNS)

La TCNS (Kg MS/ha/día) en el promedio de las especies y en Stipa no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que en Bromus tendió a disminuir en N100.

Cuadro No. 23: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de crecimiento neto por superficie (Kg MS/ha/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|---------------|---------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | -0,448 | -5,067 | 0,1477 | -2,757 |
| <i>Stipa setigera</i> | -1,343 | -0,389 | 0,4129 | -0,913 |
| N.S. | 0,0970 | 0,1701 | | 0,1761 |
| Prom. de las especies/N | -0,942 | -2,728 | 0,1872 | |

N.S.= Nivel de significación

En el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en N100 la TCNS no mostró diferencias significativas, mientras que en N0 fue significativamente menor al 10 % en *Stipa* con respecto a *Bromus*.

4.4.4. Tasa de Consumo por Superficie (TCS)

La TCS (Kg MS/ha/día) en el promedio de las especies presentó diferencias muy significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada. En *Bromus* fue superior en N100, mientras que en *Stipa* tendió a ser superior en este mismo tratamiento.

Cuadro No. 24: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de consumo por superficie (Kg MS/ha/día).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|---------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 5,452 | 12,497 | 0,0188 | 8,975 |
| <i>Stipa setigera</i> | 4,070 | 10,159 | 0,1448 | 7,115 |
| N.S. | 0,5906 | 0,3110 | | 0,2528 |
| Prom. de las especies/N | 4,761 | 11,328 | 0,0092 | |

N.S.= Nivel de significación

En el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos la TCS no presentó diferencias significativas entre especies.

4.4.4.1. Relación entre el consumo diario por superficie y la carga animal promedio

Como se puede observar en el cuadro la relación lineal entre el consumo diario por superficie y la carga promedio fue sólo significativa en la ecuación general (independientemente del efecto del nivel de fertilización o de la especie) y en *Bromus*. En la ecuación general la carga explicó el 80 % del consumo diario, mientras que *Bromus* explicó el 97 %.

Cuadro No. 25: Relación entre consumo diario total por superficie y la carga animal promedio.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|-------------------------|--------------------------------------|-------------------------------|--------|
| N0 | $C = -125,86 + 0,167 * \text{carga}$ | $r^2 = 0,583$ | 0,2365 |
| N100 | $C = 578,05 - 0,472 * \text{carga}$ | $r^2 = 0,035$ | 0,8136 |
| <i>Bromus auleticus</i> | $C = -7,74 + 0,017 * \text{carga}$ | $r^2 = 0,967$ | 0,0164 |
| <i>Stipa setigera</i> | $C = -7,47 + 0,014 * \text{carga}$ | $r^2 = 0,749$ | 0,1347 |
| Ecuación general | $C = -7,60 + 0,016 * \text{carga}$ | $r^2 = 0,801$ | 0,0027 |

C= Consumo diario promedio por superficie (kg MS/ha/día)

Carga= Carga promedio (kg PV/ha)

N.S.= Nivel de significación

4.4.4.2. Relación entre el consumo diario por superficie y el intervalo de defoliación

Como se puede observar en el cuadro la relación lineal entre el consumo diario por superficie y el intervalo de defoliación, sólo fue significativa en la ecuación general (independientemente del efecto del nivel de fertilización o de la especie) y en el tratamiento N0. En el tratamiento N0 se observó que el intervalo de defoliación explicó el 98 % del consumo diario ($p = 0,0122$), mientras que en la ecuación general el intervalo de defoliación explicó el 63 % del consumo.

Cuadro No. 26: Relación entre consumo diario total por superficie y el intervalo de defoliación.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|-------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------|
| N0 | $C = 21,34 - 0,599 * ITD$ | $r^2 = 0,9757$ | 0,0122 |
| N100 | $C = 13,38 - 0,102 * ITD$ | $r^2 = 0,0847$ | 0,7090 |
| <i>Bromus auleticus</i> | $C = 22,74 - 0,5818 * ITD$ | $r^2 = 0,4537$ | 0,3265 |
| <i>Stipa setigera</i> | $C = 19,34 - 0,5081 * ITD$ | $r^2 = 0,8611$ | 0,0720 |
| Ecuación general | $C = 29,81 - 0,535 * ITD$ | $r^2 = 0,6253$ | 0,0195 |

C= Consumo diario promedio por superficie (kg MS/ha/día)

ITD= Intervalo de defoliación (días)

N.S.= Nivel de significación

4.5. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACION Y EL CONSUMO POR CATEGORIA DE LA HOJA

4.5.1. Porcentaje de defoliación por categoría de hoja

El porcentaje de defoliación por categoría de edad de la hoja, entre las especies no presentó diferencias significativas para N0, siendo el promedio de este de 58,7 %. Por otro lado en el tratamiento fertilizado se encontraron diferencias significativas tanto para las hojas 1, 2 y 4, siendo siempre el porcentaje de hoja defoliada mayor para Stipa en todos los casos.

Cuadro No. 27: Efecto de la especie sobre el porcentaje de defoliación por categoría de edad de la hoja en cada nivel de fertilización nitrogenada.

| | N0 | | | | | N100 | | | | |
|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------|------|-----------|------|------|
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| Br. a. | 56,1 | 58,3 | 72,1 | 79,9 | 18,7 | 59,9 | 51,5 | 70,6 | 71,6 | 77,7 |
| St. s. | 64,1 | 60,9 | 61,9 | 56,9 | 0,0 | 67,8 | 74,4 | 68,0 | 94,9 | 0,0 |
| N.S. | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | 0,07 | 0,03 | <i>ns</i> | 0,01 | 0,02 |

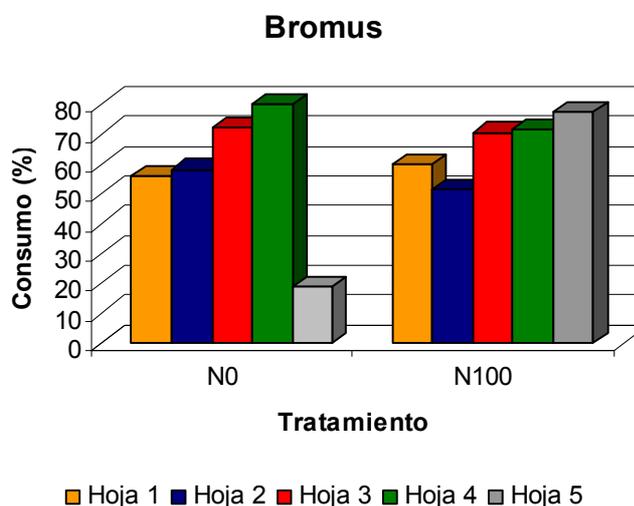
H1, H2, H3, H4, H5 = Hoja 1, 2, 3, 4, 5; donde H1 = Hoja más nueva y H5 = Hoja más vieja

Br. a. = *Bromus auleticus*

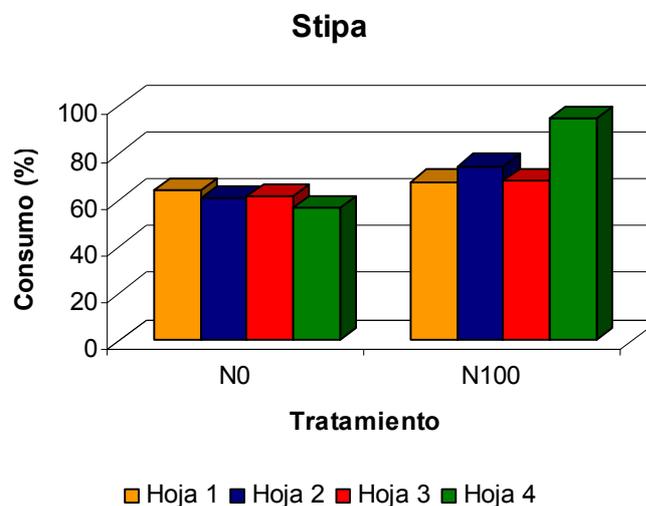
St. s. = *Stipa setigera*

N.S. = Nivel de significación

Al comparar el porcentaje de hoja defoliada por categoría de edad de la hoja entre tratamientos de fertilización nitrogenada en cada especie, se encontraron diferencias significativas en la hoja 2 en Bromus ($p= 0,0219$), diferencias significativas al 10 % en la hoja 2 en Stipa ($p= 0,0816$) y tendencia a ser superior en N100 en Bromus en la hoja 5 ($p= 0,1103$).



Gráfica No. 3: Consumo por categoría de hoja (expresado en % de la hoja defoliada) por nivel de fertilización nitrogenada para Bromus.



Gráfica No. 4: Consumo por categoría de hoja (expresado en % de la hoja defoliada) por nivel de fertilización nitrogenada para Stipa.

4.5.2. Tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para las tasas de defoliación por categoría de edad de las hojas.

Cuadro No. 28: Nivel de significancia de los análisis de varianza para las tasas de defoliación por categoría de edad de las hojas en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | Tasa de defoliación | | | | |
|---------------------|---------------------|----|----|----|----|
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| Nivel N | ns | ns | ns | ns | ns |
| Especie | * | ns | ns | ** | ns |
| Especie*Nivel N | * | ns | ns | ns | ns |

H1, H2, H3, H4, H5 = Hoja 1, 2, 3, 4, 5; donde
 H1 = Hoja más nueva y H5 = Hoja más vieja
 ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) solamente para la hoja más nueva (H1).

En el siguiente cuadro se puede observar que cuando se comparan las especies en el tratamiento sin fertilizar, se encontró que las hojas 2 y 4 presentaron diferencias significativas al 10 % a ser defoliadas a una mayor tasa en Bromus que en Stipa, mientras que la hoja 3 tendió a ser mas defoliada en Bromus. En el tratamiento fertilizado se puede observar que en la hoja 4 se encontró diferencias significativas, siendo la especie Bromus la defoliada a una mayor tasa, mientras que en la hoja 1 se encontraron diferencias significativas al 10 % a ser Stipa la especie defoliada a una mayor tasa.

Cuadro No. 29: Efecto de la especie sobre la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja (hojas/día) en cada nivel de fertilización nitrogenada.

| | N0 | | | | |
|-------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,014 | 0,023 | 0,013 | 0,007 | 0,001 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,019 | 0,022 | 0,007 | 0,001 | 0,000 |
| N.S. | <i>Ns</i> | <i>0,086</i> | <i>0,109</i> | <i>0,076</i> | <i>ns</i> |
| | N100 | | | | |
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,014 | 0,027 | 0,024 | 0,008 | 0,003 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,038 | 0,029 | 0,018 | 0,002 | 0,000 |
| N.S. | <i>0,057</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>0,047</i> | <i>0,145</i> |

H1, H2, H3, H4, H5 = Hoja 1, 2 ,3 ,4 ,5; donde H1 = Hoja más nueva y H5 = Hoja más vieja

N.S.= Nivel de significación.

4.5.3. Consumo por categoría de edad de hoja

A continuación se puede observar que el consumo por categoría de edad de la hoja cuando se comparan las especies en el tratamiento sin fertilizar fue mayor en la hoja 1 y tendió a ser mayor en la hoja 2 en Stipa. Por el contrario la hoja 3 presentó diferencias significativas al 10 % a ser más consumida en Bromus, mientras que la hoja 4 tendió también a ser más consumida en esta especie. Para el tratamiento fertilizado se observó que en las hojas 1 y 2 hubo

un mayor consumo de Stipa, mientras que las hojas 3 y 4 el mayor consumo se dio en Bromus.

Cuadro No. 30: Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de hoja (%) en cada nivel de fertilización nitrogenada.

| | N0 | | | | |
|-------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,172 | 0,391 | 0,295 | 0,135 | 0,008 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,343 | 0,549 | 0,095 | 0,012 | 0,000 |
| N.S. | 0,038 | 0,105 | 0,077 | 0,141 | ns |
| | N100 | | | | |
| | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 |
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,150 | 0,302 | 0,383 | 0,113 | 0,051 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,401 | 0,407 | 0,175 | 0,017 | 0,000 |
| N.S. | 0,026 | 0,011 | 0,034 | 0,001 | ns |

H1, H2, H3, H4, H5 = Hoja 1, 2, 3, 4, 5; donde H1 = Hoja más nueva y H5 = Hoja más vieja.

N.S.= Nivel de significación.

En relación al efecto de los tratamientos sobre el consumo por categoría de edad de la hoja, fue significativamente mayor al 10 % en N0 en relación a N100 en la hoja 2 en Bromus ($p= 0,0980$) y en Stipa ($p= 0,0988$), mientras que tendió a ser mayor en N100 en relación a N0 en la hoja 5 en Bromus ($p= 0,1068$) y fue significativamente superior en N100 respecto a N0 en la hoja 3 en Stipa ($p= 0,0826$).

4.6. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACION POR MACOLLO

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para los patrones de defoliación por macollo.

Cuadro No. 31: Nivel de significancia de los análisis de varianza para porcentaje, tasa e intervalo de defoliación promedio por macollo en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | PHD | TDE | ITD |
|---------------------|-----|-----|-----|
| Nivel N | * | ns | ns |
| Especie | ns | ns | ns |
| Especie*Nivel N | ns | ns | ns |

PHD = Porcentaje de defoliación

TDE = Tasa de defoliación

ITD = Intervalo de defoliación

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior no se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) para ninguna de las variables analizadas.

4.6.1. Porcentaje de defoliación promedio por macollo

El porcentaje de defoliación promedio por macollo en el promedio de las especies y en *Stipa* fue significativamente mayor al 10 % en N100, mientras que en *Bromus* no hubo diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 32: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el porcentaje de hoja promedio defoliada por macollo.

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 62,94 | 67,24 | 0,4928 | 65,09 |
| <i>Stipa setigera</i> | 62,35 | 70,76 | 0,0767 | 66,56 |
| N.S. | 0,8267 | 0,5688 | | 0,6354 |
| Prom. de las especies/N | 62,64 | 69,00 | 0,0907 | |

N.S.= Nivel de significación

En el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos el porcentaje de defoliación promedio por macollo no presentó diferencias significativas entre especies.

4.6.1.1. Relación entre el porcentaje de hoja promedio defoliada y la carga animal promedio

Como se puede observar en el siguiente cuadro en la relación lineal entre el porcentaje de hoja promedio defoliada y la carga animal promedio, la misma fue significativa en la ecuación general (independientemente del efecto del nivel de fertilización o de la especie), explicado la carga animal el 52 % del porcentaje de hoja defoliada promedio.

Cuadro No. 33: Relación entre porcentaje de hoja promedio defoliada y la carga animal promedio.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|-------------------------|-------------------------|-------------------------------|--------|
| N0 | PHD= -99,47+0,207*carga | $r^2= 0,8843$ | 0,0596 |
| N100 | PHD= -5625,9+4,75*carga | $r^2= 0,6052$ | 0,2220 |
| <i>Bromus auleticus</i> | PHD= 54,79+0,010*carga | $r^2= 0,2639$ | 0,4863 |
| <i>Stipa setigera</i> | PHD= 46,47+0,020*carga | $r^2= 0,8685$ | 0,0681 |
| Ecuación general | PHD= 50,63+0,015*carga | $r^2= 0,5183$ | 0,0440 |

PHD= Porcentaje de hoja promedio defoliada (%)

Carga= Carga animal promedio (Kg PV/ha)

N.S.= Nivel de significación

4.6.2. Tasa de defoliación promedio por macollo

La tasa de defoliación promedio por macollo en el promedio de las especies fue significativamente mayor al 10 % en N100, mientras que para Bromus y Stipa no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 34: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por individuo (hojas/día)

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,037 | 0,051 | 0,2718 | 0,044 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,036 | 0,059 | 0,2260 | 0,047 |
| N.S. | 0,8136 | 0,6380 | | 0,6805 |
| Prom. de las especies/N | 0,036 | 0,055 | 0,0855 | |

N.S.= Nivel de significación

En el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos la tasa de defoliación promedio por macollo no presentó diferencias significativas entre especies.

4.6.3. Intervalo de defoliación por macollo

El intervalo de defoliación por macollo (días) en el promedio de las especies tendió a ser menor en N100, mientras que en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 35: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de defoliación promedio (días) por individuo.

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 26,91 | 20,41 | 0,2170 | 23,66 |
| <i>Stipa setigera</i> | 28,38 | 19,74 | 0,3349 | 24,06 |
| N.S. | 0,7362 | 0,9302 | | 0,9235 |
| Prom. de las especies/N | 27,64 | 20,07 | 0,1232 | |

N.S.= Nivel de significación

No se encontraron diferencias significativas en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos entre especies.

4.6.3.1. Relación entre el intervalo de defoliación y la carga animal promedio

Como se puede observar en el siguiente cuadro en la relación lineal entre el intervalo de defoliación y la carga animal promedio, la misma fue significativa en la ecuación general y en el tratamiento N100. La carga explicó el 49 % del intervalo de defoliación promedio en la ecuación general y el 94 % del intervalo de defoliación promedio en N100.

Cuadro No. 36: Relación entre el intervalo de defoliación y la carga animal promedio

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|-------------------------|---------------------------|-------------------------------|--------|
| N0 | ITD= 251,36-0,286*carga | $r^2= 0,6302$ | 0,2062 |
| N100 | ITD= -8361,35+6,989*carga | $r^2= 0,9442$ | 0,0283 |
| <i>Bromus auleticus</i> | ITD= 39,09-0,015*carga | $r^2= 0,6152$ | 0,2156 |
| <i>Stipa setigera</i> | ITD= 44,80-0,020*carga | $r^2= 0,4542$ | 0,3260 |
| Ecuación general | ITD= 41,95-0,018*carga | $r^2= 0,4897$ | 0,0533 |

ITD= Intervalo de defoliación (días)

Carga= Carga animal promedio (Kg PV/ha)

N.S.= Nivel de significación

4.7. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para las variables morfogénicas y estructurales de la pastura.

Cuadro No. 37: Nivel de significancia de los análisis de varianza para las variables morfogénicas y estructurales de la pastura en función de las fuentes de variación analizadas.

| Fuente de variación | Nivel N | Especie | Especie*Nivel N |
|-------------------------------------|---------|---------|-----------------|
| Intervalo de aparición de hojas | ** | ** | * |
| Tasa de aparición foliar | * | ** | ns |
| Vida media foliar | ** | ** | * |
| Longitud foliar promedio | ns | ns | ns |
| Longitud foliar total | ns | ** | * |
| Población de macollos | ns | ns | ns |
| Tasa de aparición de macollos | ns | ** | ns |
| % macollos chicos | ns | ns | ns |
| % macollos medianos | ns | ns | ns |
| % macollos grandes | ns | ns | ns |
| Peso promedio de macollos | ns | ns | ns |
| Peso del macollo chico | ns | ns | ns |
| Peso del macollo mediano | ns | ns | ns |
| Peso del macollo grande | ns | ns | ns |
| Peso gravimétrico de hoja elongando | * | ** | * |
| Peso gravimétrico de hoja madura | ns | * | ns |
| Ancho de lámina | ns | ns | ns |
| Nº de hojas vivas por macollo | ns | ** | ns |

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) para las siguientes variables: Intervalo de aparición de hojas, vida media foliar, longitud foliar total y peso gravimétrico de la hoja elongando.

4.7.1. Intervalo de aparición de hojas

El intervalo de aparición de hojas (días) fue menor en N100 para Stipa un 18 %, mientras que para Bromus no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 38: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (días).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 22,11 | 19,17 | 0,1593 | 20,64 |
| <i>Stipa setigera</i> | 46,09 | 37,99 | 0,0208 | 42,05 |
| N.S. | 0,0012 | 0,0069 | | 0,0001 |
| Prom. de las especies/N | 34,10 | 28,58 | 0,0035 | |

N.S.= Nivel de significación

El intervalo de aparición de hojas en ambos niveles de fertilización nitrogenada fue superior en *Stipa* respecto a *Bromus*, en un 108 % en N0 y un 98 % en N100.

4.7.2. Tasa de aparición de hojas

La tasa de aparición de hojas en el promedio de las especies y en *Stipa* presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que *Bromus* no presentó diferencias significativas.

Cuadro No. 39: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición de hojas (hojas/días).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,045 | 0,052 | 0,1855 | 0,049 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,022 | 0,026 | 0,0229 | 0,024 |
| N.S. | 0,0015 | 0,0182 | | 0,0002 |
| Prom. de las especies/N | 0,033 | 0,039 | 0,0325 | |

N.S.= Nivel de significación

La tasa de aparición de hojas fue superior en *Bromus* en el promedio de los niveles de fertilización nitrogenada en un 105 %, en N0 un 104 % y en N100 un 100 %.

4.7.3. Vida media foliar

La vida media foliar (días) fue menor en N100 para Stipa un 17 %, mientras que para Bromus no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 40: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (días).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 69,22 | 65,91 | 0,4919 | 67,56 |
| <i>Stipa setigera</i> | 114,32 | 94,85 | 0,0015 | 104,58 |
| N.S. | 0,0057 | 0,0055 | | 0,0001 |
| Prom. de las especies/N | 91,77 | 80,38 | 0,0049 | |

N.S.= Nivel de significación

La vida media foliar en ambos niveles de fertilización nitrogenada fue superior en Stipa, en un 65 % en N0 y un 44 % en N100.

4.7.4. Longitud foliar promedio

La longitud foliar promedio (cm) en el promedio de las especies y en Bromus no presentó diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que en Stipa tendió a ser un 24 % inferior en N100.

Cuadro No. 41: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar promedio (cm).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 6,001 | 7,004 | 0,3332 | 6,502 |
| <i>Stipa setigera</i> | 6,395 | 4,852 | 0,1191 | 5,624 |
| N.S. | 0,6897 | 0,0482 | | 0,1493 |
| Prom. de las especies/N | 6,198 | 5,928 | 0,6132 | |

N.S.= Nivel de significación

La longitud foliar promedio en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada tendió a ser mayor en Bromus respecto a Stipa, y fue 44 % superior en N100, no encontrándose diferencias significativas en N0.

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

La relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica fue significativa en Bromus y Stipa para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada. La suma térmica en el modelo lineal explicó mas del 99 % de las variaciones observadas en la longitud foliar promedio.

Cuadro No. 42: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la longitud foliar promedio y la suma térmica.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|----------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | LFP= 7,467+0,150*ST | $r^2=0,9959$ | 0,0001 |
| N0 <i>S. setigera</i> | LFP= 9,091+0,159*ST | $r^2=0,9962$ | 0,0001 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | LFP= 10,795+0,171*ST | $r^2=0,9962$ | 0,0001 |
| N100 <i>S. setigera</i> | LFP= 7,738+0,118*ST | $r^2=0,9956$ | 0,0001 |

LFP= Longitud foliar promedio (cm/individuo/día)

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

Las ecuaciones de regresión lineal entre la longitud foliar promedio y la suma térmica difirieron significativamente entre ambos tratamientos de

fertilización nitrogenada en *Bromus*, tanto en la ordenada al origen ($p= 0,0001$) como en la pendiente ($p= 0,0001$), y en *Stipa* tanto en la ordenada al origen ($p= 0,0001$) como en la pendiente ($p= 0,0001$).

4.7.5. Longitud foliar total

La longitud foliar total (cm) difirió significativamente al 10 % entre tratamientos en *Stipa*, siendo 24 % inferior en N100, mientras que para *Bromus* no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 43: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar total (cm/macollo).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 18,85 | 24,11 | 0,2238 | 21,48 |
| <i>Stipa setigera</i> | 15,85 | 12,09 | 0,0846 | 13,97 |
| N.S. | 0,4337 | 0,0071 | | 0,0098 |
| Prom. de las especies/N | 17,35 | 18,11 | 0,6657 | |

N.S.= Nivel de significación

La longitud foliar total en N100 mostró diferencias significativas, siendo superior en *Bromus* respecto a *Stipa* en un 99 %, mientras que en N0 no se encontraron diferencias significativas entre especies.

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

La relación entre la longitud foliar total y la suma térmica fue significativa en *Bromus* y *Stipa* para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada. La suma térmica en el modelo lineal explicó más del 99 % de las variaciones observadas en la longitud foliar total.

Cuadro No. 44: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la longitud foliar total y la suma térmica.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|----------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | LFT= 22,962+0,484*ST | $r^2=0,9945$ | 0,0001 |
| N0 <i>S. setigera</i> | LFT= 23,689+0,398*ST | $r^2=0,9964$ | 0,0001 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | LFT= 33,460+0,608*ST | $r^2=0,9961$ | 0,0001 |
| N100 <i>S. setigera</i> | LFT= 22,037+0,302*ST | $r^2=0,9950$ | 0,0001 |

LFT= Longitud foliar total (cm/individuo/día)

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

Las ecuaciones de regresión lineal entre la longitud foliar total y la suma térmica difirieron significativamente entre ambos tratamientos de fertilización nitrogenada en *Bromus*, tanto en la ordenada al origen ($p= 0,0001$) como en la pendiente ($p= 0,0001$), y en *Stipa* en la ordenada al origen ($p= 0,0001$) y la pendiente ($p= 0,0001$).

4.7.6. Población de macollos

La población de macollos (n° macollos/ m^2) en el promedio de las especies presentó diferencias significativas al 10 % a favor de N100 en un 71 %, mientras que en cada especie no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 45: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la población de macollos (n° macollos/ m^2).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|---------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 1116,6 | 1861,4 | 0,2890 | 1489,0 |
| <i>Stipa setigera</i> | 756,2 | 1343,7 | 0,1578 | 1050,0 |
| N.S. | 0,3939 | 0,3934 | | 0,2076 |
| Prom. de las especies/N | 936,4 | 1602,6 | 0,0850 | |

N.S.= Nivel de significación

No se encontraron diferencias significativas entre especies en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos.

4.7.7. Tasa de aparición de macollos

No hubo diferencias significativas en la tasa de aparición de macollos entre tratamientos de fertilización nitrogenada en el promedio de las especies y en cada una de ellas.

Cuadro No. 46: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición de macollos (macollos/días).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,019 | 0,021 | 0,5780 | 0,020 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,009 | 0,009 | 0,4831 | 0,009 |
| N.S. | 0,0367 | 0,0128 | | 0,0008 |
| Prom. de las especies/N | 0,014 | 0,015 | 0,6709 | |

N.S.= Nivel de significación

La tasa de aparición de macollos fue superior en *Bromus* respecto a *Stipa* en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada, en N0 y N100.

4.7.7.1. **Relación entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica**

La relación entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica fue significativa en *Bromus* y *Stipa* para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada. La suma térmica en el modelo lineal explicó más del 99 % de las variaciones observadas en la tasa de aparición de macollos.

Cuadro No. 47: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en la relación entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica.

| Tratamiento y Especie | Ecuación lineal | Coefficiente de determinación | N.S. |
|--------------------------|----------------------|-------------------------------|--------|
| N0 <i>B. auleticus</i> | TAM= -0,203+0,004*ST | $r^2=0,9789$ | 0,0001 |
| N0 <i>S. setigera</i> | TAM= -0,112+0,002*ST | $r^2=0,9634$ | 0,0001 |
| N100 <i>B. auleticus</i> | TAM= -0,155+0,005*ST | $r^2=0,9816$ | 0,0001 |
| N100 <i>S. setigera</i> | TAM= -0,129+0,002*ST | $r^2=0,9719$ | 0,0001 |

TAM= Tasa de aparición de macollos

ST= Suma térmica (°C)

N.S.= Nivel de significación

Las ecuaciones de regresión lineal entre la tasa de aparición de macollos y la suma térmica difirieron significativamente entre ambos tratamientos de fertilización nitrogenada en *Bromus*, tanto en la ordenada al origen ($p= 0,0001$) como en la pendiente ($p= 0,0374$), mientras que en *Stipa* difirió significativamente la ordenada al origen ($p= 0,0959$) pero no la pendiente ($p= 0,1735$).

4.7.8. Porcentaje de macollos según tamaño

No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de macollos según el tamaño por el efecto de la fertilización nitrogenada en ninguna de las especies evaluadas, ni tampoco se encontraron diferencias significativas entre especies.

Cuadro No. 48: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el porcentaje de macollos de ambas especies según el tamaño.

| | N0 | | N100 | | N.S. | | N.S. | |
|---------|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| | Br. | St. | Br. | St. | Br. | St. | N0 | N100 |
| Chico | 52,5 | 59,8 | 48,1 | 54,5 | 0,713 | 0,568 | 0,611 | 0,282 |
| Mediano | 41,1 | 35,3 | 41,7 | 37,3 | 0,945 | 0,785 | 0,605 | 0,392 |
| Grande | 6,43 | 4,9 | 10,2 | 8,1 | 0,302 | 0,259 | 0,632 | 0,423 |

N.S.= Nivel de significación

Br. = *Bromus auleticus*

St. = *Stipa setigera*

4.7.9. Peso promedio del macollo promedio y por tipo de individuo

En el siguiente cuadro se observa que no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización en el peso promedio de los distintos tipos de macollo en ninguna de las especies evaluadas, mientras que el peso promedio del macollo tendió a diferir entre niveles de fertilización en Bromus, pero no en Stipa. En el tratamiento N0 no se encontraron diferencias significativas entre las especies, mientras que en N100 el peso del macollo tendió a ser mayor en Bromus respecto a Stipa en los macollos chicos y fue significativamente mayor al 10 % en los macollos medianos.

Cuadro No. 49: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio del macollo (gramos) según su tamaño.

| | N0 | | N100 | | N.S. | | N.S. | |
|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Br. | St. | Br. | St. | Br. | St. | N0 | N100 |
| Prom. | 0,017 | 0,018 | 0,028 | 0,022 | 0,142 | 0,469 | 0,922 | 0,181 |
| Chico | 0,012 | 0,013 | 0,018 | 0,012 | 0,286 | 0,902 | 0,850 | 0,143 |
| Mediano | 0,021 | 0,024 | 0,033 | 0,028 | 0,257 | 0,204 | 0,712 | 0,064 |
| Grande | 0,032 | 0,078 | 0,053 | 0,055 | 0,432 | 0,231 | 0,453 | 0,887 |

N.S.= Nivel de significación

Br. = *Bromus auleticus*

St. = *Stipa setigera*

4.7.10. Peso gravimétrico de la hoja

En las hojas en elongación el peso gravimétrico (mg/mm) en Bromus fue significativamente menor al 10 % en N100 en relación a N0, mientras que en Stipa no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada. En el peso gravimétrico de las hojas maduras no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada en el promedio de las especies o en cada una de ellas.

El peso gravimétrico (mg/mm) en hojas en elongación fue superior en Stipa en ambos niveles de fertilización nitrogenada, mientras que en las hojas maduras fue significativamente mayor al 10 % en Stipa en N100 y no difirió entre especies en N0.

Cuadro No. 50: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/mm) en hojas en elongación y maduras.

| | N0 | | N100 | | N.S. | |
|----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|---------------|
| | H. el. | H. ma. | H. el. | H. ma. | H. el. | H. ma. |
| <i>Bromus auleticus</i> | 1,324 | 1,739 | 1,142 | 1,739 | 0,0525 | 0,9874 |
| <i>Stipa setigera</i> | 1,476 | 1,881 | 1,476 | 1,957 | 0,9821 | 0,4867 |
| N.S. | 0,0405 | 0,1570 | 0,0215 | 0,0850 | | |
| Promedio de las especies/N | 1,400 | 1,810 | 1,308 | 1,849 | 0,0355 | 0,4587 |

H. el. = Hoja en elongación

H. ma. = Hoja madura

N.S.= Nivel de significación

4.7.11. Ancho de lámina

El ancho de lámina (cm) en el promedio de las especies y en *Bromus* no presentó diferencias significativas, mientras que en *Stipa* fue 11 % superior en N100.

Cuadro No. 51: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie en el ancho de lámina (cm).

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 0,294 | 0,172 | 0,5540 | 0,234 |
| <i>Stipa setigera</i> | 0,293 | 0,325 | 0,0469 | 0,309 |
| N.S. | 0,9533 | 0,4688 | | 0,4301 |
| Prom. de las especies/N | 0,294 | 0,249 | 0,6311 | |

N.S.= Nivel de significación

No se encontraron diferencias significativas en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y en cada uno de ellos entre especies

4.7.12. Número de hojas verdes por macollo

El número de hojas verdes por macollo en el promedio de las especies tendió a ser superior un 6 % en N100, mientras que en Bromus y Stipa no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 52: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el número de hojas vivas por macollo.

| Especie/Tratamiento | N0 | N100 | N.S. | Prom. de los niveles de N/especie |
|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus auleticus</i> | 3,129 | 3,446 | 0,1700 | 3,287 |
| <i>Stipa setigera</i> | 2,480 | 2,497 | 0,7890 | 2,489 |
| N.S. | 0,0214 | 0,0179 | | 0,0006 |
| Prom. de las especies/N | 2,805 | 2,971 | 0,1063 | |

N.S.= Nivel de significación

El número de hojas vivas por macollo fue superior en Bromus respecto a Stipa en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada, en N0 y en N100.

4.8. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LA EFICIENCIA DE UTILIZACION DEL FORRAJE

En el siguiente cuadro se observa la significancia de las fuentes de variación principales y su interacción para la eficiencia de utilización del forraje expresada en porcentaje.

Cuadro No. 53: Nivel de significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de utilización potencial y actual en función de las fuentes de variación analizadas.

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

EUP = Eficiencia de utilización potencial

EUA = Eficiencia de utilización actual

ns = $p > 0.05$ * = $p < 0.05$ ** = $p < 0,01$

Como se observa en el cuadro anterior, se detectó interacción doble (Especie*Nivel de N) solamente para la variable eficiencia de utilización potencial.

La eficiencia de utilización potencial fue inferior en N100 para *Bromus*, mientras que para *Stipa* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización. Entre las especies no se registraron diferencias significativas en N100, mientras que en N0 la eficiencia de utilización potencial tendió a ser menor en *Stipa*.

Cuadro No. 54: Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la eficiencia de utilización potencial y actual (%).

| | N0 | | N100 | | N.S. | |
|----------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | EUP | EUA | EUP | EUA | EUP | EUA |
| <i>Bromus auleticus</i> | -5,61 | 79,33 | -36,69 | 99,72 | 0,0313 | 0,4855 |
| <i>Stipa setigera</i> | -61,64 | 143,32 | -6,27 | 196,57 | 0,1958 | 0,4192 |
| N.S. | 0,1261 | 0,2088 | 0,2605 | 0,1713 | | |
| Promedio de las especies/N | -33,63 | 111,33 | -21,48 | 148,15 | 0,4562 | 0,2730 |

EUP = Eficiencia de utilización potencial

EUA = Eficiencia de utilización real

N.S.= Nivel de significación

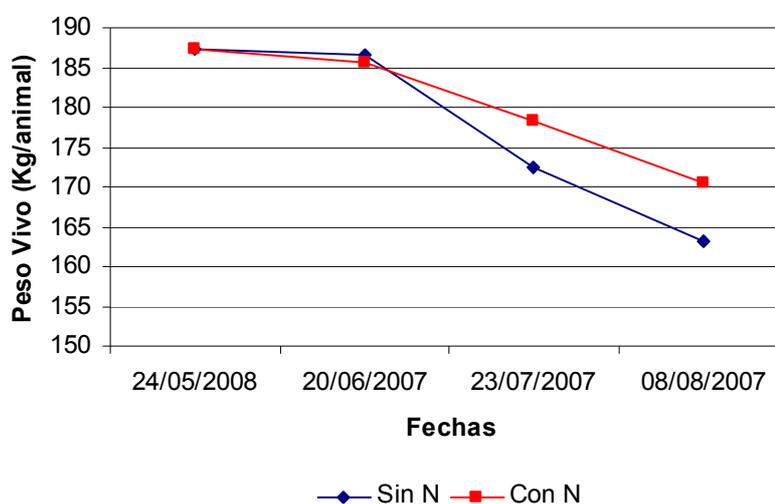
La eficiencia de utilización actual en el promedio de las especies y en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre los tratamientos

de fertilización nitrogenada ni tampoco presentó diferencias significativas entre especies.

4.9. EFECTO DE LA FERTILIZACION NITROGENADA EN LA PRODUCCION ANIMAL

4.9.1. Evolución del peso promedio por animal

Como se puede apreciar en el siguiente gráfico la evolución del peso vivo de los animales no difiere mayormente entre los tratamientos. Al inicio del experimento los animales ingresaron a los potreros con un peso promedio que fue 187,3 +/- 2,4 Kg sin diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización y finalizaron con un peso promedio de 175,4 +/- 4,8 Kg, con diferencias muy significativas entre tratamientos ($p= 0,0073$). Esto da una pérdida promedio total de 11,9 Kg por animal para los dos tratamientos de fertilización en el período de estudio (24/05/07 al 23/07/07).



Gráfica No. 5: Evolución del peso vivo promedio por animal (Kg/animal) según tratamientos de fertilización.

4.9.2. Productividad animal

Se presenta en el siguiente cuadro información que refiere a los resultados obtenidos para las variables de producción animal que fueron analizadas durante el período en estudio.

Cuadro No. 55: Efecto de la fertilización nitrogenada sobre las variables de producción animal.

| | N0 | N100 | N.S. |
|---|--------|---------|-------|
| Carga (animales/ha) | 4,20 | 6,38 | 0,001 |
| Carga (Kg PV/ha) | 781,04 | 1199,20 | 0,004 |
| Ganancia diaria (Kg PV/animal/día) 24/05/07 al 20/06/07 | -0,018 | -0,067 | 0,273 |
| Ganancia diaria (Kg PV/animal/día) 20/06/07 al 23/07/07 | -0,432 | -0,215 | 0,096 |

Como se puede observar en el cuadro anterior para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada existió una capacidad diferencial para sostener niveles de carga animal. Las cargas utilizadas en el período de pastoreo fueron de 4,20 y 6,38 animales/ha para N0 y N100 respectivamente, este aumento de carga del 52 % fue muy significativo. Por otro lado las cargas en Kg PV/ha fueron de 781,04 y 1199,20 para N0 y N100 respectivamente con un aumento muy significativo del 54 %.

Como se observa los animales perdieron peso durante el período en que se realizó el experimento. Las tasas de ganancias diarias de peso vivo corresponden a dos fechas durante el período en evaluación. La primera registrada entre el 24/05/07 y 20/06/07 no presentó diferencias significativas entre tratamientos, por otro lado la ganancia diaria estimada entre el 20/06/07 y 23/07/07 fue significativamente menor al 10 % en N100 con respecto a N0.

La productividad secundaria (Kg PV/ha) para ambos tratamientos fue negativa, esta fue de -62,25 y -57,11 Kg PV/ha para N0 y N100 respectivamente, en el período 24/05/07 al 23/07/07.

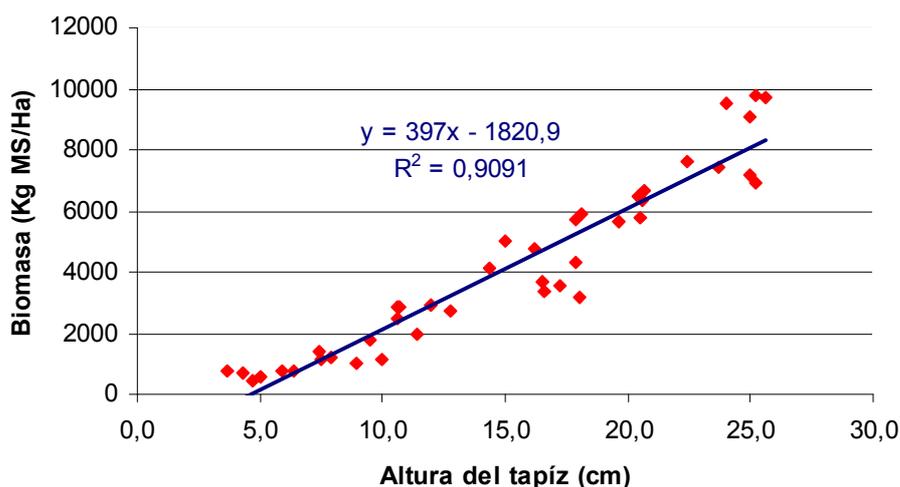
5. DISCUSION

5.1. EFECTO SOBRE EL CRECIMIENTO DE LA PASTURA Y DISPONIBILIDAD DE FORRAJE

Se logró mantener la pastura en un similar estado de altura entre tratamientos de fertilización nitrogenada y dentro del rango preestablecido de 6 a 13 cm, producto del manejo de pastoreo con entrada y salida de animales volantes.

Al inicio del experimento se estableció una relación entre disponibilidad del forraje y altura de la pastura con un coeficiente de determinación de 0,91 (Gráfica No. 6), con una disponibilidad de forraje al ingreso de los animales de 3069 y 3817 Kg MS/ha para los tratamientos sin y con fertilización respectivamente. Se logró el objetivo de homogeneización entre tratamientos de fertilización, tanto en altura de la pastura como en disponibilidad de forraje.

La ecuación de regresión indica que en el rango de alturas y disponibilidades observadas, por cada incremento en una unidad de altura se da un aumento de 397 Kg MS/ha.



Gráfica No. 6: Relación entre altura de la pastura (cm) y la disponibilidad de forraje (Kg MS/ha).

La tasa de crecimiento del forraje evaluada mediante jaulas de exclusión al pastoreo, presentó diferencias significativas al 10 % a favor del tratamiento fertilizado (valores de 18,6 y 28,4 Kg MS/ha/día para N0 y N100, respectivamente).

La fertilización nitrogenada provocó un aumento en el crecimiento de forraje para el período en estudio, siendo los dos factores que explicarían esta respuesta el incremento en la densidad de macollos y en la tasa de elongación foliar (Mazzanti et al., 1994). Estos autores indicaron que la tasa de elongación foliar es la principal variable que explica la respuesta al nitrógeno en el crecimiento por macollo en condiciones agronómicas de corte.

5.2 EFECTO SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS

5.2.1. Tasa de elongación foliar

La fertilización nitrogenada incrementó la tasa de elongación foliar 30 % en *Bromus* y no la modificó en *Stipa* (Cuadro No. 8). La respuesta observada en *Bromus* es algo superior a lo obtenido por Laidlaw y Steen (1989) en raigrás perenne y Mazzanti et al. (1994) en *Festuca*, en pasturas bajo pastoreo continuo en donde obtuvieron aumentos del orden del 19 y 23 %, respectivamente y similar a la observada por Boggiano (2000) en *Paspalum notatum*, quien indica un rango de aumento de 25 a 50 %. Varios autores como Davies (1979), Wilman y Wrigth (1983), Gastal et al. (1992) indican que el efecto más importante del N se observa sobre la tasa de elongación foliar, pudiendo resultar en valores tres a cuatro veces menores cuando hay deficiencia severa de este nutriente comparado con un nivel no limitante.

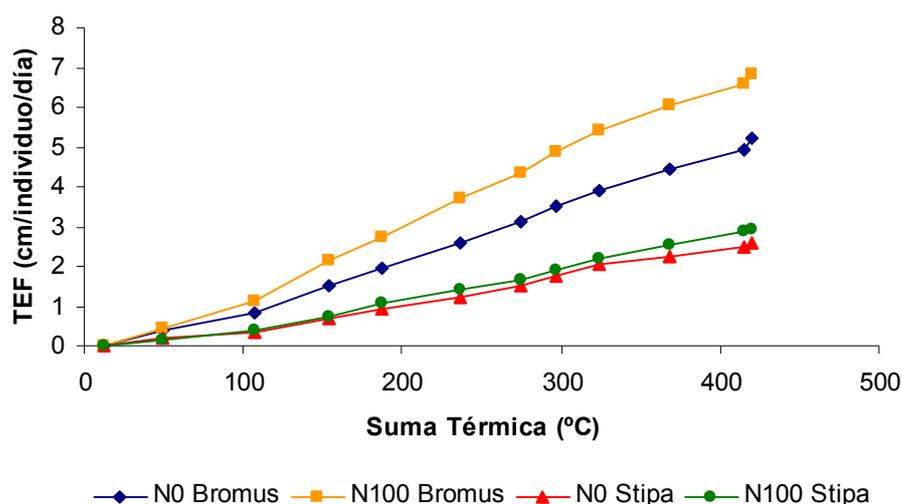
La tasa de elongación foliar depende en gran parte del nivel de nutrición nitrogenada, como lo demostraron Gastal y Lemaire (1988), Gastal et al. (1992) en *Festuca arundinacea*.

Por otro lado la falta de respuesta a la aplicación de N en esta variable puede estar explicado por la defoliación frecuente del animal, la cual limita la expresión del potencial de elongación foliar producto de la remoción de tejidos, como fue indicado por Grant et al. (1989), Mazzanti et al. (1994). Este último autor revela que la importancia de la tasa de elongación foliar como

componente de la respuesta en producción de forraje al nitrógeno en pasturas continuamente defoliadas puede ser menor que en las pasturas defoliadas infrecuentemente. Peirano y Rodríguez (2004) en el mismo sitio experimental al del presente trabajo no encontraron efecto de la fertilización nitrogenada en la tasa de elongación foliar ni en Bromus ni en Stipa en el período invernal. En el período primaveral Azanza et al. (2004) encontraron efecto de la fertilización en la tasa de elongación solo en Stipa pero no en Bromus.

Como se mencionó anteriormente la tasa de elongación foliar tuvo diferentes respuestas para las dos especies dentro de cada tratamiento de fertilización con mayores valores para Bromus. Esto concuerda con lo propuesto por Gomide (1997) quien afirma que uno de los factores que afecta esta variable es el genotipo. Esto también podría ser atribuido a la capacidad diferencial de crecimiento de las diferentes especies durante el invierno que presentan variaciones en la captura del nitrógeno aplicado y en la eficiencia de utilización de este nutriente (Parsons et al. 1991, Whitehead 1995)

El crecimiento de las especies nativas es controlado principalmente por la temperatura. Como se puede ver en la gráfica siguiente la respuesta en elongación de hojas se relacionó con la suma térmica (r^2 de 0,99), siendo significativa en Bromus y Stipa para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada (Cuadro No. 9).



Gráfica No. 7: Tasa de elongación foliar (TEF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

Para ambas especies se observan diferencias a nivel de las ordenadas al origen y la pendiente de las relaciones lineales entre ambos tratamientos (Cuadro No. 9). Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por Agnusdei et al. (1996, 1997), quienes sugieren que la diferente adaptación de las especies para crecer durante el invierno se deberían a variaciones interespecificas en las temperaturas de base para el crecimiento.

La respuesta de la tasa de elongación foliar de las especies en función de la suma térmica para ambos tratamientos presentó relaciones lineales con la temperatura. Este resultado sería esperable ya que la tasa de elongación foliar responde inmediatamente a cualquier cambio en la temperatura (Peacock 1975b, Parsons y Robson 1980). En varios experimentos se han encontrado relaciones lineales (Mazzanti et al. 1994, Rodríguez Palma 1998) y exponenciales (Lemaire 1985, Gastal et al. 1992) entre la tasa de elongación foliar y la temperatura. Lemaire y Chapman (1996) determinan que la respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura es exponencial en el rango 0-12 °C de temperatura promedio diario y lineal sobre estos valores hasta un óptimo cerca de 20-25 °C dependiendo de la especie.

Los valores de tasa de elongación foliar para el promedio de las gramíneas en estudio fue para el tratamiento testigo de 0,356 cm/macollo/día y 0,444 para el tratamiento fertilizado. Estos valores son similares a los obtenidos por Rodríguez Palma (1998) en el período invernal, en el promedio de las gramíneas de crecimiento otoño-inverno-primaveral y *Lolium multiflorum* y *Stipa neesiana*.

5.2.2. Tasa de aparición de hojas

En lo que refiere al efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de aparición de hojas se observó que en el promedio de las especies y en *Stipa* hubieron diferencias significativas entre ambos tratamientos, siendo mayor la tasa de aparición de hojas en N100 (Cuadro No. 39). Esto concuerda con la bibliografía consultada en donde se afirma que esta variable es muy estimulada al aplicar nitrógeno (Ryle 1964, Davies 1979, Wilman y Mohamed 1980, Thomas 1983, Wilman y Wright 1983, Pearse y Wilman 1984, Longnecker y Robson 1994, Marino 1996, Lattanzi et al. 1997) y con los resultados observados por Azanza et al. (2004) en *Stipa*.

Por el contrario para *Bromus* la fertilización nitrogenada no provocó diferencias significativas para esta variable. Esto coincidiría con lo publicado por Anslow (1966), Davies (1971), Gastal y Lemaire (1988), Whitehead (1995), los cuales observaron que la aplicación de nitrógeno tiene pequeño o nulo efecto sobre la tasa de aparición de hojas. Similar respuesta observaron en *Bromus* Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004).

Cuando se compara entre especies, independientemente de los tratamientos se puede observar que existieron diferencias significativas en la tasa de aparición de hojas, siendo mayor para el caso de *Bromus* (Cuadro No. 39).

5.2.3. Vida media foliar

La vida media foliar disminuyó con el agregado de nitrógeno en *Stipa* (Cuadro No. 40). Esto no coincide con lo propuesto por Gastal y Lemaire (1988) quienes afirman que la vida media foliar es en parte reducida por la deficiencia de nitrógeno. Sin embargo, Rodríguez Palma (1998) detectó que la vida media foliar promedio en las gramíneas otoño-inverno-primaverales fue 16 % menor en N100 respecto a N0 e intermedia en N50. Según este autor esta disminución es la resultante de una reducción del 12% en el intervalo de aparición de hojas y del 6 % en el número máximo de hojas vivas. Azanza et al. (2004) observaron una reducción en la vida media foliar en *Stipa* en respuesta a la aplicación de nitrógeno en el período primaveral, mientras que no hubo efecto en *Bromus*, coincidiendo con las respuestas observadas por Peirano y Rodríguez (2004) tanto en *Bromus* como en *Stipa* en el período invernal. Boggiano (2000) también reporta una reducción de la vida media foliar en *Paspalum notatum* al aumentar el nivel de fertilización nitrogenada.

La menor vida media foliar en N100 resultaría en una mayor velocidad de recambio de hojas y por lo tanto un mayor potencial de pérdida de material foliar por senescencia si la especie no es más frecuentemente consumida o más intensamente defoliada. En esta especie en el tratamiento fertilizado no se registró una mayor tasa de senescencia, lo que podría ser consecuencia de la mayor severidad de defoliación que presentó en N100.

Por otro lado en *Bromus* las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

5.2.4. Tasa de aparición de macollos

La tasa de aparición de macollos fue muy superior en Bromus respecto a Stipa en el promedio de los tratamientos de fertilización nitrogenada y superior en N0 y N100 (Cuadro No. 46), pero no difirió por efecto de la aplicación de nitrógeno. Lemaire y Chapman (1996) indican que a pesar del efecto positivo de la nutrición nitrogenada en la tasa de aparición de macollos, la fertilización nitrogenada conduce a menores densidades de macollos como consecuencia de un rápido desarrollo del índice de área foliar que provoca una acelerada muerte de macollos. En nuestra situación podría haber ocurrido muerte de macollos que llevo a un sub-registro de la tasa de aparición de macollos.

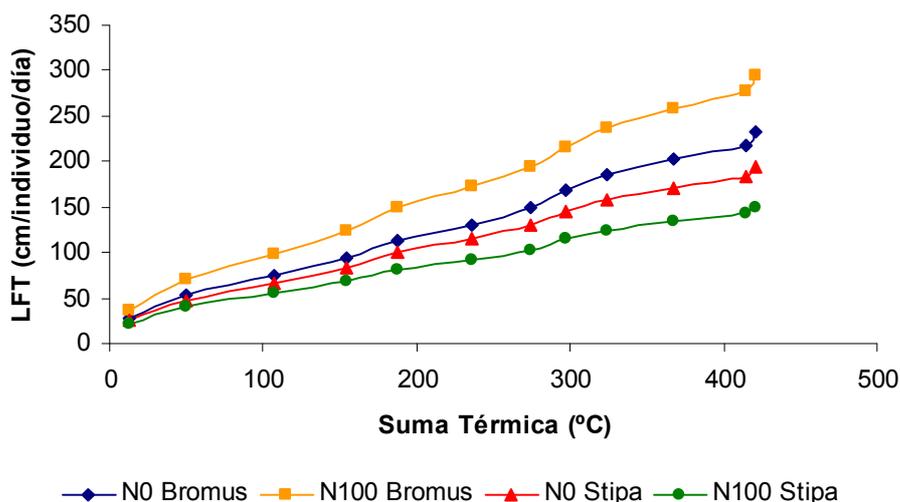
5.3. EFECTO SOBRE LAS CARACTERISTICAS ESTRUCTURALES

5.3.1. Tamaño foliar

La longitud foliar promedio en el promedio de las especies y en Bromus no presentó diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada (Cuadro No. 41), mientras que para Stipa esta variable tendió a ser un 24 % inferior en N100. Peirano y Rodríguez (2004) en el período invernal encontraron que la longitud foliar promedio en el tratamiento fertilizado disminuyó 14 % en el promedio de las especies, 8 % en Bromus y 19 % en Stipa. Azanza et al. (2004) en el período primaveral no observaron efecto de la aplicación de nitrógeno en la longitud foliar promedio.

La longitud foliar total fue significativamente menor al 10 % en N100 para Stipa en un 24 %, mientras que para Bromus no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización (Cuadro No. 43). La respuesta observada en Stipa no coincide con trabajos donde se indica el efecto de la fertilización nitrogenada sobre el tamaño final de las hojas. Al respecto, numerosos estudios afirman que la variable estructural que se modifica por efecto del nitrógeno es el tamaño final de las hojas: área por hoja; seguido por largo de hoja, ancho medio foliar, espesor y peso seco de la lámina (Ryle 1964, Wilman y Mohamed 1980, Mohamed, Ojuederie, Owen, Wilman et al., citados por Wilman y Wright 1983, Boggiano 2000). Otros estudios como los de Peirano y Rodríguez (2004) en el período invernal indican que esta variable en el tratamiento fertilizado disminuyó 17 % en el promedio de las especies, 9 % en Bromus y 25 % en Stipa.

En la siguiente gráfica se presenta la evolución de la longitud foliar total para ambas especies en función de la suma térmica para los dos tratamientos de fertilización nitrogenada.



Gráfica No. 8: Longitud foliar total (LFT) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

En Bromus el valor de la ordenada al origen y la pendiente fue superior en el tratamiento fertilizado, mientras que en Stipa los mayores valores se encontraron en N0.

5.3.2. Ancho de lámina

El ancho de lámina (cm) en el promedio de las especies y en Bromus no presentó diferencias significativas, mientras que en Stipa fue 11 % superior en N100 (Cuadro No. 51). La respuesta observada en Bromus es coincidente con lo encontrado por Peirano y Rodríguez (2004) en el período invernal.

Algunos autores indican un efecto positivo de la fertilización nitrogenada sobre el ancho foliar (Wilman y Mohamed 1980, Wilman y Wrigth 1983, Pearse y Wilman 1984, Whitehead 1995), mientras que otros autores indican que no es afectado por la aplicación de nitrógeno (Mazzanti et al., 1994).

5.3.3. Número de hojas verdes por macollo

El número de hojas verdes por macollo en el promedio de las especies tendió a ser superior un 6 % en N100, mientras que en Bromus y Stipa no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada (Cuadro No. 52). Este resultado es coincidente con los datos publicados por Davies (1979), Wilman y Mohamed (1980), Wilman y Wrigth (1983) que observaron que la fertilización nitrogenada tiene poco efecto en la tasa de producción de hojas por macollo, independientemente de si las plantas están creciendo en forma individual o dentro de una comunidad vegetal. También coincide con las respuestas observadas por Azanza et al. (2004) en ambas especies y por Peirano y Rodríguez (2004) en Bromus. Sin embargo Ryle (1964), Wilman y Wrigth (1983), Pearse y Wilman (1984), Longnecker y Robson (1994), Whitehead (1995) encontraron que la fertilización nitrogenada estimula la cantidad de hojas emergidas por macollo. Boggiano (2000) menciona que en condiciones de menor aplicación de nitrógeno se aumentó el número de hojas verdes.

5.3.4. Peso promedio del macollo

No se encontraron diferencias significativas en el peso promedio de los distintos tipos de macollo (chico, mediano y grande), ni por el efecto de la especie ni por el efecto de la fertilización nitrogenada, mientras que el peso promedio del macollo promedio tendió a ser superior en N100 en Bromus (Cuadro No. 49). La falta de respuesta a la aplicación de nitrógeno ocurrida en el peso promedio de los distintos tipos de macollo es coincidente con lo observado por Peirano y Rodríguez (2004) en el período invernal.

Wilman y Wright (1983) indican que la aplicación de 500 Kg N/ha/año comparado con la no aplicación de N aumentó el peso seco por macollo en 101 %.

5.3.5. Densidad de macollos y tipo de macollo por tamaño

La densidad de macollos en el promedio de las especies fue significativamente mayor al 10 % en N100 un 71 %, mientras que en cada especie no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de

fertilización nitrogenada (Cuadro No. 45). Estos datos concuerdan con lo publicado por Rodríguez Palma (1998) que para el promedio de las especies evaluadas (*Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana*, *Hordeum stenostachys* y *Lotus tenuis*) detectó aumentos significativos del 40 % en la densidad de macollos para N100 respecto a N0.

Por otro lado Mazzanti et al. (1994) indican que una alta aplicación de nitrógeno (360 vs. 160 Kg/ha/año) aumenta la densidad de macollo en un 22 % en *Festuca alta*, siendo esta característica la principal vía de respuesta al aplicar nitrógeno. Laidlaw y Steen (1989) encontraron que la alta aplicación de nitrógeno (360 vs. 60 Kg/ha/año) aumento la densidad de macollos en un 49 % en *Raigrás perenne*. Por el contrario, Peirano y Rodríguez (2004) no observaron variaciones en la población de macollos en *Bromus* en respuesta a la fertilización.

En condiciones de corte con intervalos de 4 semanas Wilman y Wright (1983) mencionan que la aplicación de 500 Kg N/ha/año comparado con la no aplicación de nitrógeno aumentó el número de macollos en 67 %. Esta respuesta coincide con lo indicado por otros autores (Davies 1971, Pearse y Wilman 1984).

Cuando se analizó el porcentaje de macollos según tamaño (chico, mediano y grande) no se encontraron diferencias significativas por el efecto de la fertilización nitrogenada en ninguna de las especies evaluadas, ni tampoco se encontraron diferencias significativas entre especies (Cuadro No. 48). Esto no concuerda con lo publicado por Wilman y Wright (1983) en donde mencionan que el agregado de N tiene un gran efecto en el número y particularmente en el tamaño de los macollos. No obstante, Peirano y Rodríguez (2004) tampoco encontraron efecto de la fertilización nitrogenada en el porcentaje de macollos según tamaño.

5.3.6. Mecanismos diferenciales de respuesta a la fertilización nitrogenada entre las especies

En las dos especies estudiadas se observó una respuesta diferencial a la aplicación de nitrógeno en las variables morfogénicas y en las características estructurales. En *Bromus* aumenta la elongación foliar pero sin efectos en el tamaño foliar y en el número de hojas verdes, disminuye el peso gravimétrico

de la hoja en elongación y no se modifica el ancho foliar. A su vez, no se afecta ni el intervalo de aparición de hojas ni la vida media foliar. En *Stipa* disminuye la longitud foliar total por disminución de la longitud foliar promedio sin afectar el número de hojas verdes, pero aumenta el ancho foliar y no se modifica el peso gravimétrico de la hoja elongando. Asimismo, aumenta la velocidad de aparición de hojas y se reduce la vida media foliar.

Las diferentes respuestas a la aplicación de nitrógeno observadas en las especies podrían tener implicancias sobre el balance competitivo y en la eficiencia de uso de los recursos del medio (Parsons et al. 1991, Whitehead 1995), en situaciones de pasturas de composición botánica compleja. El impacto diferencial del nitrógeno sobre el tamaño foliar podría tener efectos sobre la utilización animal, es decir, mayor frecuencia de defoliación en los macollos de mayor tamaño foliar (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Barthram y Grant 1984) y en la velocidad de reconstrucción del área foliar luego de la defoliación (Gao y Wilman, 1994), con efectos sobre la persistencia de las especies y la estructura florística de la comunidad (Millot et al. 1987, Xia et al. 1994, Tallowin et al. 1995). Esto a su vez podría modificar la estructura de la pastura, con efectos sobre el consumo animal (Hodgson 1985, Parsons et al. 1994).

5.4. CRECIMIENTO

El crecimiento bruto diario por individuo expresado en mg MS/macollo/día presentó diferencias significativas en el promedio de las especies, siendo 12,7 % superior para N100 respecto a N0 (Cuadro No. 16). Este incremento es algo menor al encontrado por Mazzanti et al. (1994) en *Festuca alta* y Rodríguez Palma (1998) en el promedio de las especies evaluadas en el período invernal (*Lolium multiflorum*, *Hordeum stenostachys* y *Lotus tenuis*). Peirano y Rodríguez (2004) no encontraron efecto de la fertilización nitrogenada en el crecimiento bruto individual de *Bromus* y *Stipa*.

La respuesta a la aplicación de nitrógeno en esta variable está explicada por sus dos componentes: el efecto observado en la tasa de elongación foliar diaria promedio de las especies y el peso gravimétrico de las hojas elongando (Cuadro No. 50). El efecto de la elongación foliar sobre el crecimiento ha sido ampliamente demostrado en la literatura (Nelson et al 1977, Nelson y Sleper 1981, Mac Adam et al. 1989). El peso gravimétrico de las hojas elongando (Cuadro No. 50) disminuyó en *Bromus* tal como lo demostraron Pearse y

Wilman (1984) en *Festuca alta* y Raigrás perenne y Mazzanti, citado por Rodríguez Palma (1998) en *Festuca alta* y Peirano y Rodríguez (2004) en *Stipa*. Para esta misma especie en el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas en el peso gravimétrico de las hojas elongando ante el agregado de nitrógeno.

El crecimiento bruto diario por superficie expresado en Kg MS/ha/día en el promedio de las especies fue significativamente mayor al 10 % en N100 un 90 % (Cuadro No. 21). Esta variable esta determinada por el crecimiento diario individual (Cuadro No. 16) y por la densidad de macollos (n° macollos/m²) que en el promedio de las especies fue significativamente mayor al 10 % en N100 un 71 % (Cuadro No. 46). Esta respuesta a la aplicación de nitrógeno en el crecimiento por superficie es superior a la observada por Mazzanti et al. (1994) en pasturas de *Festuca*, por Laidlaw y Steen (1989) en Raigrás perenne y Trébol blanco y por Rodríguez Palma (1998) en pasturas naturales. Por otro lado Peirano y Rodríguez (2004) no encontraron respuesta de esta variable a la fertilización nitrogenada.

Al comparar entre especies el crecimiento bruto diario por individuo, este fue muy superior en *Bromus* en ambos niveles de fertilización nitrogenada, como consecuencia de su mayor tasa de elongación foliar ya que el peso gravimétrico de la hoja en elongación fue menor en *Bromus* en relación a *Stipa* en ambos tratamientos. Peirano y Rodríguez (2004) también reportan una mayor tasa de crecimiento bruto individual en *Bromus* en el tratamiento fertilizado.

En relación al crecimiento bruto diario por superficie, este tendió a ser superior en *Bromus* en N0, pero no en N100. Ello podría obedecer a lo observado en la densidad de macollos, que no difirió entre especies en ambos tratamientos, pero que fue 1117 individuos/m² en *Bromus* en relación a 756 individuos/m² en *Stipa* en N0 y de 1862 individuos/m² en *Bromus* en relación a 1344 individuos/m² en *Stipa* en N100.

El menor aporte de la *Stipa* al crecimiento otoño-invernal (en la sumatoria del crecimiento de ambas gramíneas representó el 27 % en N0 y 28 % en N100) sugiere que la extracción de nitrógeno del sistema podría ser diferente entre esta especie y *Bromus*, aspecto indicado por Rodríguez Palma (1998).

5.5. CONSUMO

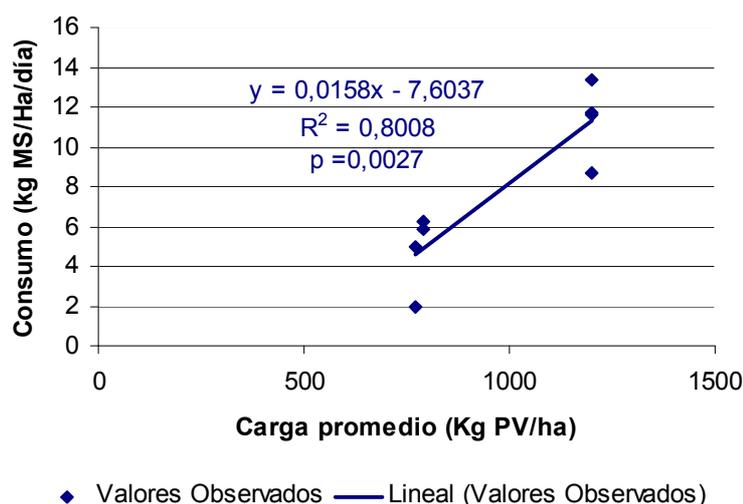
El consumo de forraje puede ser expresado por una combinación de variables analíticas que describen la estructura de los macollos en la pastura y sus patrones de defoliación. La población de macollos puede ser analizada en términos de densidad; y la longitud de hoja por individuo y los patrones de defoliación se pueden describir en términos de frecuencia e intensidad de defoliación (Mazzanti y Lemaire, 1994).

El consumo foliar expresado en cm/macollo/día (Cuadro No. 14) y en mg MS/macollo/día (Cuadro No. 19) en el promedio de las especies y en cada una de ellas no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

La Tasa de consumo por superficie (Kg MS/ha/día) fue muy superior en N100 en el promedio de las especies (138 %) y superior en Bromus (129 %) y en Stipa tendió a ser 150 % superior en este tratamiento (Cuadro No. 24). Las respuestas observadas serían consecuencia de la combinación del impacto del nitrógeno sobre los componentes, que aunque no fue significativo, fue del orden del 45 y 55 % en el consumo foliar, del 40 y 55 % en el consumo por individuo y del 67 y 78 % en la densidad de individuos, en Bromus y Stipa respectivamente. Esta respuesta en consumo por unidad de superficie coincide con lo indicado por Mazzanti y Lemaire (1994) que encontraron un aumento del 57 % en el consumo de Festuca alta en el tratamiento con mayor nivel de fertilización nitrogenada, con Rodríguez Palma (1998) quien encontró que esta variable se incrementó 140 % en N100 respecto a N0 en el promedio de las especies evaluadas y con Peirano y Rodríguez (2004) que en campo natural encontraron un aumento del consumo por superficie de 334 % en N50 en relación a N0.

La respuesta en el consumo foliar no es coincidente con autores que midieron un mayor consumo en respuesta a la aplicación de nitrógeno: Peirano y Rodríguez (2004) indican un incremento de 262 % en el consumo foliar de Bromus más Stipa y Azanza et al. (2004) indican un aumento del consumo foliar de 182 % en Bromus y 139 % en Stipa en los tratamientos fertilizados. También se indica un incremento del consumo de MS por individuo en el tratamiento con fertilización nitrogenada, indicándose valores de 100 % (Rodríguez Palma, 1998) y de 274 % (Peirano y Rodríguez, 2004).

En la siguiente gráfica se presenta el consumo medio en función de la carga promedio.



Gráfica No. 9: Relación entre el consumo medio (Kg MS/ha/día) en función de la carga promedio (Kg PV/ha).

Los niveles superiores detectados en consumo medio para ambas especies en el tratamiento fertilizado pueden ser debidas a las mayores cargas animales soportadas en este tratamiento, éstas fueron un 52 % superior para el tratamiento N100 con respecto a N0.

Como se puede observar en la gráfica anterior, al comparar el consumo medio independientemente del nivel de nitrógeno se puede apreciar un aumento lineal del consumo a medida que aumenta la carga, este aumento de la carga animal está explicando un 80 % del consumo medio diario (Cuadro No. 25). Para el caso de Bromus se obtuvo un modelo estadísticamente significativo ($p= 0,016$, $r^2 = 0,967$), mientras que en Stipa el modelo no fue significativo ($p= 0,134$). Estos valores son mayores a los reportados por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998) en pastoreo continuo, quienes afirmaron que la carga animal explica el 55 y 45 % de la variación en el consumo animal, respectivamente. Sin embargo son concidentes con los reportados por Peirano y Rodríguez (2004) quienes indicaron que la carga animal explica el 92 % de la variación en el consumo por superficie de Bromus más Stipa y Azanza et al. (2004) quienes indican que la carga explicó el 68 % en Stipa y el 51 % en Bromus del consumo foliar.

5.6. SENESCENCIA

Al analizar la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día) se ve que en *Stipa* hubo una tendencia a reducirse para el tratamiento con nitrógeno (Cuadro No. 10). Esta respuesta es coincidente con la observada por Peirano y Rodríguez (2004) que observaron una reducción del 31 % en la tasa de senescencia foliar en *Stipa* en el tratamiento fertilizado. La reducción de la senescencia foliar al aplicar nitrógeno podría ser consecuencia de la mayor remoción de tejido foliar por parte del animal, como consecuencia de la mayor carga presente en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo. Esto coincide con lo propuesto por Laidlaw y Steen (1989), Mazzanti y Lemaire (1994) que encontraron que en situaciones de pastoreo continuo para mantener un área foliar estable entre tratamientos, la mayor parte del crecimiento adicional provocada por el efecto del nitrógeno es consumido por los animales, producto de la mayor capacidad de carga animal, llevando esto a reducir las pérdidas por senescencia.

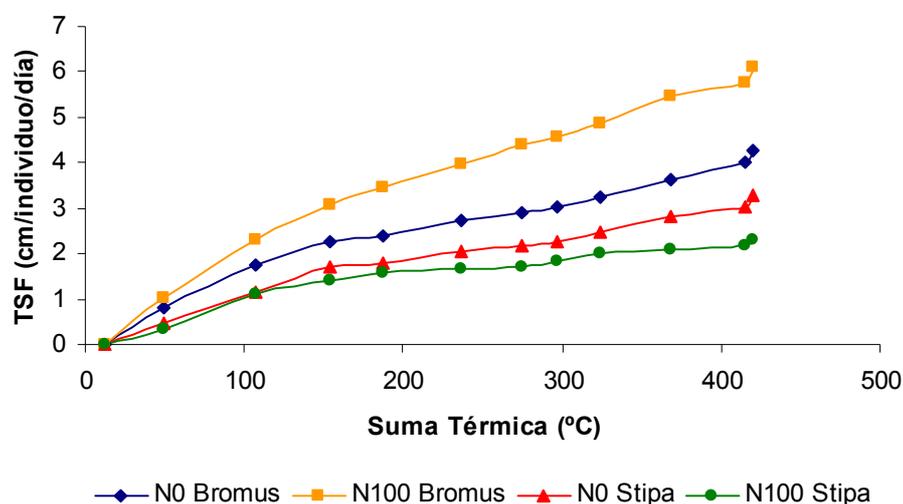
Contrariamente a lo sucedido para *Stipa*, para el caso de *Bromus* la aplicación de N provocó un aumento significativo en la tasa de senescencia foliar (Cuadro No. 10). Esto es coincidente con lo indicado con Wilman y Wright (1983) bajo condiciones de corte y también con Rodríguez Palma (1998) que encontró un aumento de la tasa de senescencia foliar en términos absolutos con el nivel de fertilización por el efecto positivo del nitrógeno sobre la tasa de elongación foliar y sobre el tamaño de la hoja, especialmente en las especies que tienen una mayor velocidad de recambio foliar como Raigrás. Boggiano (2000) reporta un aumento de la senescencia al fertilizar con nitrógeno, por aumento del tamaño foliar que conduce a un incremento del sombreado.

Si la producción de forraje adicional no es consumida por los animales, ese remanente no consumido tendría como único destino la vía de la senescencia y la descomposición (Bircham y Hodgson 1983, Parsons y Penning 1988).

Por el contrario, tanto Azanza et al. (2004) como Peirano y Rodríguez (2004) observaron una reducción en la tasa de senescencia foliar en *Bromus*, del 23 y 36 % respectivamente, por efecto de la fertilización nitrogenada.

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

En nuestro trabajo la suma térmica explicó entre el 89 y el 96 % de la tasa de senescencia foliar (Cuadro No. 11), respuesta que se presenta en la siguiente gráfica.



Gráfica No. 10: Tasa de senescencia foliar (TSF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

Al comparar las respuestas entre especies a la suma térmica, se observa que en Stipa la senescencia en N100 siempre estuvo por debajo en relación a N0, mientras que en Bromus la respuesta es inversa.

En Bromus se observó en respuesta a la fertilización nitrogenada un incremento en la tasa de elongación foliar del 30 % pero no en el consumo foliar, ni en sus componentes severidad y frecuencia. A su vez esta especie en relación a Stipa presenta una mayor velocidad de recambio foliar producto del menor intervalo de aparición de hojas y la menor vida media foliar, que determinan una mayor producción de tejido foliar, que se expresa en una mayor longitud foliar total del macollo en relación a Stipa en el promedio de los

tratamientos de fertilización. La conjunción de estas características determinaría un mayor riesgo de pérdida de material por senescencia cuando esta especie es pastoreada en pasturas complejas, coincidiendo con lo expresado por Lemaire y Chapman (1996) quienes afirman que el incremento de los niveles de nitrógeno en combinación con una mala adaptación en el manejo del pastoreo podría aumentar drásticamente la senescencia.

Por el contrario, en *Stipa* el tratamiento de fertilización nitrogenada no modificó la tasa de elongación foliar ni tampoco el consumo foliar (el cual ocurrió con mayor severidad sin afectar la frecuencia), en una especie que en comparación al *Bromus* presenta hojas que aparecen más lentamente y duran más tiempo (mayor intervalo de aparición de hojas y mayor vida media foliar). Todo ello determina que las pérdidas potenciales por senescencia sean menores, pues la producción de tejido foliar no tiene la respuesta a la aplicación de nitrógeno observada en *Bromus*.

La tasa de senescencia expresada en mg MS/macollo/día fue 45 % superior en N100 para *Bromus*, mientras que para *Stipa* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización (Cuadro No. 17). La mayor senescencia por macollo observada en *Bromus* para el tratamiento fertilizado es consecuencia de la respuesta ocurrida en la senescencia foliar ya que no existió efecto en el peso gravimétrico de la hoja madura (mg/mm). Contrariamente a estos resultados Peirano y Rodríguez (2004) cuantificaron una reducción del 41 % en la tasa de senescencia por individuo en el tratamiento fertilizado.

La tasa de senescencia por superficie expresada en Kg MS/ha/día tendió a ser superior en N100 en el promedio de las especies (Cuadro No. 22), lo que es coincidente con lo publicado por Rodríguez Palma (1998) quien observó un 64 % de aumento en la senescencia en el promedio de las especies evaluadas en N100 en relación a N0. Por el contrario, Peirano y Rodríguez (2004) no encontraron efecto de la fertilización nitrogenada en la tasa de senescencia por unidad de superficie.

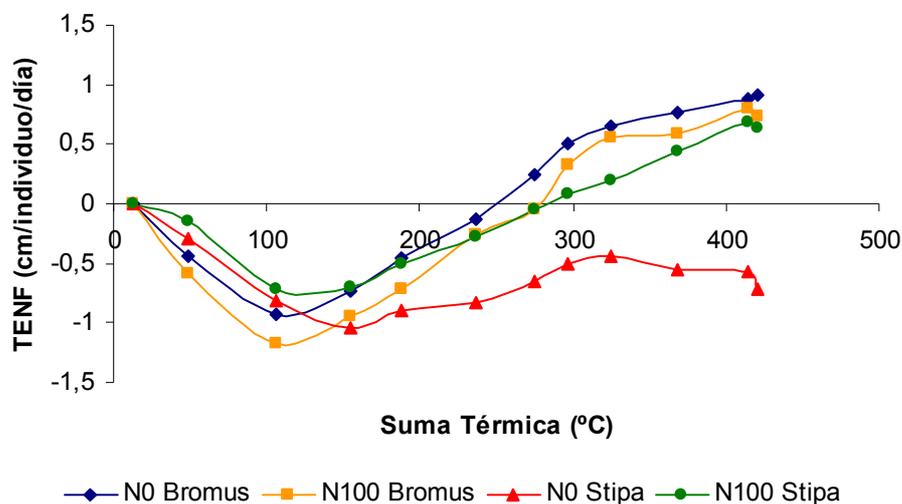
La relación entre senescencia y crecimiento bruto pasó de 106 % en N0 a 138 % en N100 en *Bromus* y de 155 % en N0 a 107 % en N100 en *Stipa*. La dirección de la respuesta a la aplicación de nitrógeno es distinta en *Bromus* y *Stipa*, coincidiendo con lo discutido anteriormente.

5.7. CRECIMIENTO NETO

En el promedio de las especies evaluadas y en *Bromus* la tasa de elongación neta foliar expresada en cm/macollo/día no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada. En *Stipa* se observó una tendencia a incrementarse la tasa de elongación neta foliar en N100, esto podría ser causa de la menor senescencia foliar que presentó esta especie en el tratamiento fertilizado (Cuadro No. 12). Esta respuesta es coincidente a la observada por Azanza et al. (2004) en esta especie y por estos autores y por Peirano y Rodríguez (2004) en *Bromus*.

Cuando comparamos las especies se observó que *Bromus* presentó mayores tasas de elongación neta foliar en el promedio de los niveles de fertilización nitrogenada, esto puede estar explicado por las mayores tasas de elongación foliar que presentó *Bromus* respecto a *Stipa*. Azanza et al. (2004) reportaron una mayor tasa de elongación neta foliar en *Stipa* mientras que Peirano y Rodríguez (2004) indican una superioridad del *Bromus* con respecto a la *Stipa* en el tratamiento fertilizado.

En la siguiente gráfica se observa la evolución de la tasa de elongación neta foliar en función de la suma térmica. Se pudo observar que la suma térmica explicó entre el 53 y el 68 % de la tasa de elongación neta foliar de las especies, a excepción de *Stipa* en N0 en que no hubo asociación significativa.



Gráfica No. 11: Tasa de elongación neta foliar (TENF) de las especies en función de la suma térmica para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

La tasa de crecimiento neto individual expresada en mg MS/macollo/día disminuyó en N100 para Bromus y no se modificó en Stipa (Cuadro No. 18). Este resultado es consecuencia de las diferentes respuestas observadas entre Bromus y Stipa en el crecimiento bruto y la senescencia bruta por macollo: el primero aumentó 12 % en Bromus y 13 % en Stipa en N100, mientras que la segunda aumentó 45 % en Bromus pero no se modificó en Stipa en N100. La falta de respuesta en Stipa es coincidente con la encontrada por Peirano y Rodríguez (2004).

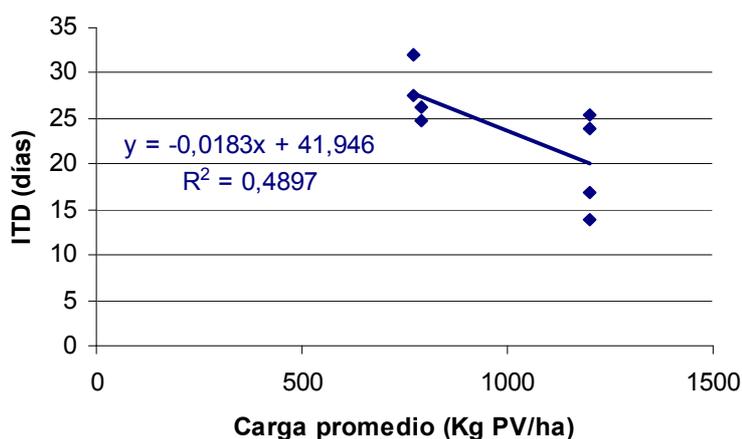
La tasa de crecimiento neto por superficie expresada en Kg MS/ha/día en el promedio de las especies y en Stipa no presentó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que en Bromus tendió a disminuir en N100 (Cuadro No. 23), resultado de las respuestas observadas en el crecimiento neto por individuo. La falta de respuesta en Stipa es coincidente en la encontrada por Peirano y Rodríguez (2004); mientras que en Bromus estos autores mencionan un incremento en el crecimiento neto por superficie.

5.8. PATRONES DE DEFOLIACION POR INDIVIDUO

5.8.1. Intervalo de defoliación

El intervalo entre dos defoliaciones sucesivas fue de 27,64 y 20,07 días para el promedio de las especies evaluadas para N0 y N100 respectivamente (Cuadro No. 35), encontrándose estadísticamente una tendencia a ser menor en N100 con respecto a N0. Este comportamiento concuerda con lo observado por otros autores en cubiertas simples (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Morris 1969, Curll y Wilkins 1982, Clark et al. 1984, Mazzanti y Lemaire 1994, Cordero, citado por Rodríguez Palma 1998) y en campo natural fertilizado con nitrógeno (Rodríguez Palma 1998, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004), quienes indican reducciones del intervalo entre sucesivas defoliaciones al incrementarse la carga animal. En pasturas fertilizadas con nitrógeno la reducción del intervalo de defoliación es consecuencia del aumento en la densidad de carga y no a un efecto directo del nutriente en la estructura de la pastura (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998). Cabe mencionar que en dichos experimentos la carga utilizada osciló en el rango de 200 a 5000 Kg PV/ha y en el presente trabajo varió de 780 a 1200 Kg PV/ha.

La siguiente gráfica muestra la relación entre el intervalo de defoliación (ITD) y la carga animal.

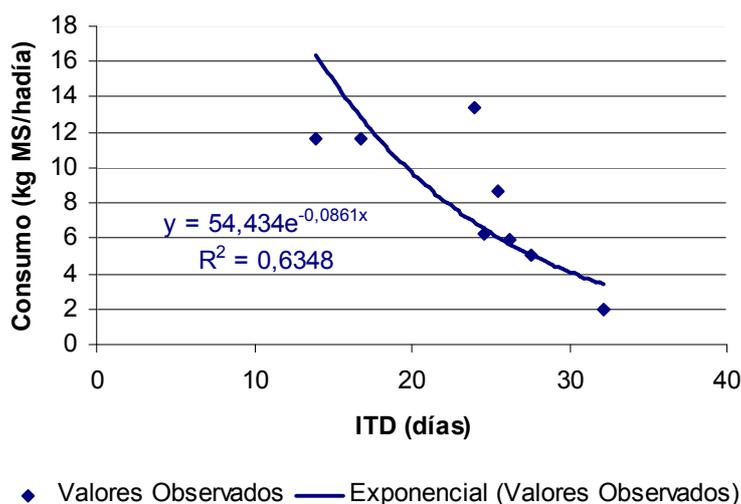


◆ Valores Observados — Lineal (Valores Observados)

Gráfica No. 12: Relación entre el intervalo de defoliación (días) y la carga animal (Kg PV/ha).

Como se puede observar en la gráfica anterior al aumentar la densidad de carga se da una disminución lineal del intervalo de defoliación. Esto concuerda con la bibliografía consultada ya que bajo pastoreo la probabilidad de la defoliación de macollos individuales está directamente relacionada con la carga animal a través de una función lineal, aumentando cada día la proporción de macollos defoliados al aumentar la carga animal (Wade et al., citados por Lemaire y Agnusdei, 1999). Wade, citado por Rodríguez Palma (1998), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004) mencionan una reducción exponencial del intervalo de defoliación al aumentar la carga; no obstante en el rango de cargas manejadas en el presente trabajo la relación podría considerarse lineal.

La siguiente gráfica muestra la relación entre el consumo de ambas especies y el intervalo de defoliación (ITD).



Gráfica No. 13: Relación entre el consumo diario (Kg MS/ha/día) y el intervalo de defoliación promedio (días).

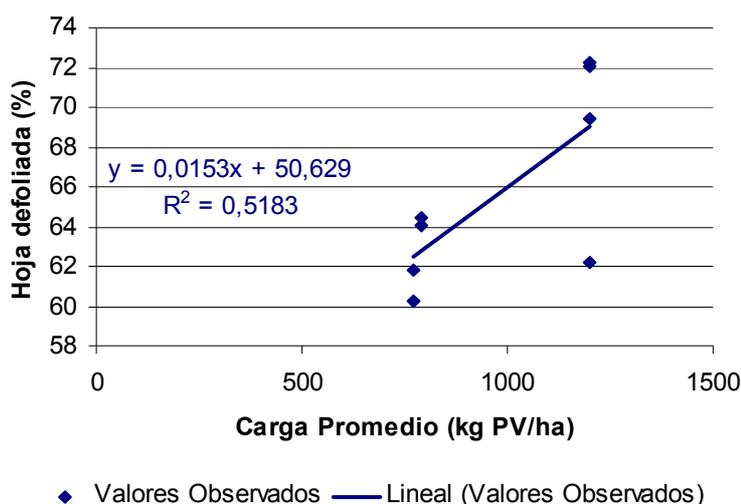
Como se puede observar en la gráfica anterior, se reduce el consumo diario de forraje al aumentar el intervalo de defoliación promedio. Esta respuesta es coincidente con la observada en varios trabajos de fertilización nitrogenada de campo natural (Rodríguez Palma 1998, Peirano y Rodríguez 2004).

5.8.2. Porcentaje de hoja defoliada por macollo

En lo que refiere a esta variable se obtuvieron valores promedio para ambos tratamientos y en las dos especies de 66 % (Cuadro No. 32). Estos datos son similares a los obtenidos por Rodríguez Palma (1998) que también encontró un valor promedio de 66 %, Peirano y Rodríguez (2004) que indican un valor de 63 % y Azanza et al. (2004) que mencionan un valor promedio de 59 %. Estos valores son superiores a los observados por Mazzanti y Lemaire (1994) quienes indican un 50 % de hoja defoliada y Agnusdei, Carrere, citados por Lemaire y Agnusdei (1999) que encontraron un rango de 50 a 55 %.

No se registraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada para esta variable en Bromus (Cuadro No. 32), respuesta similar a la observada por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004) quienes manifiestan que el agregado de nitrógeno tiene un reducido efecto sobre el largo total de hojas removidas en un macollo por la defoliación (intensidad de defoliación). Sin embargo en Stipa se observó una tendencia a incrementar la severidad de defoliación en N100.

La siguiente gráfica muestra la relación entre el porcentaje de hoja defoliada (%) y la carga animal promedio (Kg PV/ha)



Gráfica No. 14: Relación entre el porcentaje de hoja defoliada (%) y la carga animal promedio (Kg PV/ha).

En la gráfica anterior se observa que aumenta el porcentaje de hoja defoliada al aumentar la carga promedio, estos resultados son coincidentes con los reportados por Hodgson (1966), Hodgson y Ollerenshaw (1969), Curl y Wilkins (1982), Clark et al. (1984), que mencionan un incremento del porcentaje de defoliación al aumentar la carga animal. En contrapartida estos datos no concuerdan por lo reportado por Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004) que encontraron que esta variable resultó independiente del nivel de carga animal utilizado.

El incremento en el consumo estuvo básicamente explicado por el efecto de la fertilización nitrogenada en el aumento del número de macollos defoliados diariamente (frecuencia de defoliación) (Cuadro N° 34). Por lo tanto, el incremento en la frecuencia de defoliación de los individuos parece ser la principal vía por la cual la aplicación de nitrógeno aumentó el consumo de forraje coincidiendo con lo indicado por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998).

5.9. CONSUMO Y PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA

En *Stipa* en ambos tratamientos se observó un mayor consumo de las dos hojas más jóvenes (hojas 1 y 2), que en conjunto representaron el 89 % en N0 y 81 % en N100 del consumo foliar total, siendo superior al consumo de estas hojas en *Bromus*. Cuando se incluye la hoja 3 el consumo de las tres hojas representa el 98 %. En *Bromus* el consumo se distribuyó en las 4 hojas, representando en conjunto el 95 % en N0 y el 99 % en N100 del consumo foliar total, siendo superior al consumo de *Stipa* en las hojas 3 y 4. La diferencia podría obedecer a la distribución de estas hojas en el horizonte de pastoreo, que determina que en *Stipa* sólo las tres hojas más jóvenes estén más disponibles, mientras que la hoja más vieja se ubicaría por debajo del horizonte de defoliación. En *Bromus*, se daría una estructura diferente que favorece el consumo de las hojas de todas las edades.

El número máximo de hojas verdes por macollo para las gramíneas estudiadas osciló entre 2,77 y 3,01, esto indicaría que todas ellas estuvieron accesibles a la defoliación. Considerando que la probabilidad de defoliación de una hoja depende de la altura relativa a la cual presenta su extremidad en la cubierta vegetal (Parsons 1988, Hodgson 1990), las hojas más jóvenes se habrían situado en los estratos superiores de la vegetación, maximizándose su

probabilidad de defoliación. En el curso de su envejecimiento la hoja disminuye su largo y adopta una posición cada vez más horizontal, escapando de esta manera progresivamente a la defoliación (Mazzanti, citado por Rodríguez Palma, 1998). El menor consumo registrado en las hojas más viejas (hoja 4 en Stipa, hoja 5 en Bromus) es coincidente con lo reportado por Hodgson (1966), Morris (1969), Barthram y Grant (1984), Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004).

La severidad de defoliación por categoría de edad de la hoja fue similar entre las especies evaluadas para el tratamiento testigo, presentando un valor promedio de 58,7 % y fue superior en Stipa en relación a Bromus en las hojas 1, 2 y 4 en el tratamiento fertilizado (Cuadro No. 27). Peirano y Rodríguez (2004) encontraron diferencias entre las especies en el tratamiento de fertilización nitrogenada, con una mayor severidad de defoliación en la hoja 3 en Stipa, pero sin diferencias en el tratamiento testigo.

En algunas hojas (2 y 5 en Bromus y 2 en Stipa) se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de defoliación por categoría de edad de la hoja entre tratamientos de fertilización nitrogenada. Esto no es coincidente con lo reportado por Rodríguez Palma (1998), Peirano y Rodríguez (2004), quienes no reportan diferencias significativas entre tratamientos de fertilización en el porcentaje de defoliación por categoría de edad de la hoja en cada especie estudiada.

En referencia a la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja, en general la probabilidad de defoliación fue relativamente homogénea en las categorías de hojas 1 a 3 (hoja en expansión y dos hojas completamente expandidas), con una reducción notoria en las categorías de hojas más viejas como lo son la 4 y la 5, como consecuencia que se encuentran en el estrato más bajo de la pastura y esto determina que estén poco accesibles para el consumo animal (Cuadro No. 28). La menor probabilidad de defoliación de la hoja más vieja es coincidente con lo propuesto por Hodgson (1966), Barthram y Grant (1984), Mazzanti y Lemaire (1994), Lemaire y Agnusdei (1999). La falta de respuesta a la aplicación de nitrógeno en la tasa de defoliación por categoría de edad de la hoja no coincide con Peirano y Rodríguez (2004), quienes indican una mayor tasa en el tratamiento fertilizado en la hoja 3 de Bromus y en las hojas 1 y 2 en Stipa.

5.10. EFICIENCIA DE UTILIZACION DEL FORRAJE

Para nuestro experimento la eficiencia de utilización actual (EUA = TCS/TCBS) fue de 111,3 y 148,1 % para N0 y N100 respectivamente, no mostrando diferencias significativas (Cuadro No. 54), provocando el efecto de la fertilización solamente una respuesta de 33 % en la eficiencia de utilización. Este aumento no fue de la magnitud del reportado por Rodríguez Palma (1998) quien indica un aumento de 120 % de esta variable en primavera para N100 con respecto a N0. Azanza et al. (2004) reportan un incremento de 131 % y Peirano y Rodríguez (2004) un incremento de 307 % en la eficiencia de utilización actual en el promedio de las especies evaluadas por efecto de la aplicación de nitrógeno.

La superior carga necesaria en los tratamientos con nitrógeno para mantener una estructura de la cubierta similar a la del tratamiento N0, determinó una mayor frecuencia de defoliación de los individuos y eventualmente un mayor número de hojas simultáneamente removidas por cada defoliación simple (Mazzanti y Lemaire, 1994).

En lo que hace referencia a la eficiencia de utilización potencial (EUP = TCNS/TCBS) cuando es calculada en promedio para las dos especies esta es negativa con valores de -33,6 y -21,5 para los tratamientos N0 y N100 respectivamente (Cuadro No. 54). Peirano y Rodríguez (2004) no encontraron efecto de la aplicación de nitrógeno en la eficiencia de utilización potencial mientras que Rodríguez Palma (1998) reporta una reducción del 12 %, Azanza et al. (2004) observaron un aumento en la misma del orden de 113 %.

5.11. PRODUCCION ANIMAL

Con el propósito de mantener la altura de la pastura dentro de un rango de 6 a 13 cm (Gráfica No. 2) se utilizaron diferentes cargas animales en los diferentes tratamientos de fertilización. Esto como consecuencia del efecto directo de la fertilización nitrogenada sobre las tasas de crecimiento de la pastura y la producción de la misma. De esta manera permitió un incremento en el consumo debido a la mayor capacidad de carga durante el período en estudio entre el tratamiento fertilizado y el testigo. Esta respuesta es similar a la reportada por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004).

Las ganancias medias diarias (PV/animal/día) en nuestro experimento fueron negativas, esto podría ser por las altas cargas utilizadas. Esto se reflejó directamente en la producción de carne del sistema. No se observó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización en la ganancias medias diarias registradas durante el período entre el 24/05/07 y el 20/06/07, coincidentemente a lo reportado por Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004). Por otro lado en el período que va desde el 20/06/07 al 23/07/07 las ganancias medias diarias fueron significativamente mayores al 10 % en N100.

6. CONCLUSIONES

La fertilización nitrogenada determinó un aumento en la producción de materia seca en el período en estudio.

La respuesta a la fertilización nitrogenada fue diferente en las especies: en *Bromus* aumentó la tasa de elongación foliar y la tasa de senescencia foliar, sin efectos en el crecimiento neto foliar, en *Stipa* no se modificó la tasa de elongación foliar pero se redujo la tasa de senescencia foliar, determinando respuesta positiva en el crecimiento neto foliar.

El consumo foliar no fue afectado por el tratamiento de fertilización nitrogenada en ambas especies.

En los flujos de tejido foliar por unidad de superficie se observó un aumento del crecimiento bruto y de la senescencia en el tratamiento fertilizado, que determinó que no existiera respuesta en el crecimiento neto. El consumo diario de materia seca por superficie fue superior en el tratamiento fertilizado.

En relación a los patrones de defoliación por macollo se observó un aumento de la severidad (% de defoliación del macollo) y en la frecuencia (tasa de defoliación) en el tratamiento fertilizado.

Al comparar entre especies, *Bromus* presentó una mayor tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar y tasa de elongación neta foliar que *Stipa*, en ambos tratamientos de fertilización. La superioridad de *Bromus* se mantiene en el flujo de crecimiento bruto y de senescencia foliar por unidad de superficie, pero no hay diferencias entre especies en el crecimiento neto por unidad de superficie.

En el consumo no se observó diferencias entre las especies. Tampoco se observaron diferencias significativas entre especies en la severidad y frecuencia de defoliación por individuo.

Para las variables morfogénicas y estructurales se observó una respuesta diferente a la fertilización nitrogenada en las especies. En *Stipa* ocurrió reducción del intervalo de aparición de hojas y de la vida media foliar mientras que en *Bromus* no ocurrieron cambios. En *Stipa* se redujo la longitud foliar promedio y total del macollo y aumentó el ancho foliar, mientras que en *Bromus* aumentó el peso promedio del macollo.

Al comparar entre especies *Stipa* presentó una menor velocidad de recambio de material foliar en relación a *Bromus*, ya que presentó un mayor intervalo de aparición de hojas y mayor vida media foliar y una menor tasa de aparición de macollos.

Coincidiendo con el planteo de la hipótesis, la mayor producción de forraje debido a la aplicación de nitrógeno permitió incrementar la carga animal, lo que modificó la frecuencia de defoliación y la severidad de la misma, provocando un aumento en el consumo por superficie para el promedio de ambas especies.

No obstante, no existió respuesta en la eficiencia de utilización actual de forraje. Las ganancias medias diarias en nuestro experimento fueron negativas, esto podría ser por las altas cargas utilizadas. Esto se reflejó directamente en la producción de carne del sistema.

7. RESUMEN

En Uruguay, la predominancia del tapiz natural, principal base forrajera de la ganadería, sigue siendo hasta hoy la base de la oferta forrajera en las actividades de producción extensiva. La magnitud y distribución de la oferta forrajera sigue un patrón definido, con un déficit invernal relevante. Las principales prácticas de manejo adoptadas para levantar dicha limitante se basan en la fertilización fosfatada junto a la introducción de leguminosas. El agregado de la fertilización nitrogenada pasa a ser una herramienta alternativa y su respuesta esperable resultará en su posible inclusión en una coyuntura productiva. El objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de la fertilización nitrogenada en el período otoño-principio de invierno sobre la dinámica de acumulación de forraje a partir de los flujos de tejido foliar, la eficiencia de utilización del forraje producido, los mecanismos de defoliación y la producción animal. Las deficiencias severas de nitrógeno en las situaciones de producción extensiva y la gran respuesta que tiene este nutriente promoviendo el crecimiento del tapiz justifican el objetivo de este trabajo. El experimento se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (E.F.F.A.S.), la cuál esta situada sobre suelos Brunosoles Eutricos de la unidad Itapebí-Tres Árboles de la formación Arapey. Este trabajo se realizó con un diseño completamente aleatorizado con dos repeticiones en el espacio, comparando el efecto de dos tratamientos de fertilización nitrogenada otoño-invernal (N= 0, tratamiento sin nitrógeno y N= 100, tratamiento con nitrógeno, aplicando 100 Kg/ha/año), en una pastura natural con carga animal variable para mantener una altura constante del tapiz. La fertilización se fraccionó aplicando en otoño P y 50 % del N y el 50 % restante del N se aplicó a fin de invierno. El área en donde se realizó el experimento fue de 8 hectáreas fraccionadas en 4 potreros, con una superficie promedio cada uno de 2 hectáreas. Se utilizaron dos gramíneas invernales nativas de campo natural, *Stipa setigera* y *Bromus auleticus*, sobre las cuales se realizaron mediciones detalladas sobre macollos marcados dos veces por semana, durante un período aproximado de 40 días (4 de Junio al 12 de Julio del 2007). Los parámetros que se registraron en el campo fueron el largo de lámina foliar verde y su estado fisiológico (hoja en elongación, madura, senescente), los eventos de defoliación y la aparición de hojas y macollos. A partir de esta información se determinaron los flujos de tejido foliar: crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo por individuo y por unidad de superficie; y los mecanismos de defoliación (frecuencia e intensidad) por individuo y por categoría de edad de las hojas. Además de esto se determinaron las variables morfogénicas (tasa de aparición foliar, tasa de elongación foliar, vida media foliar y tasa de aparición de macollos) y estructurales (densidad de macollos, número de hojas verdes, longitud foliar total, peso promedio del macollo, ancho de lámina y peso

gravimétrico). En estas variables se midió la respuesta a la fertilización nitrogenada y a la especie. En lo que refiere a los animales se determinó la carga expresada en animales/ha y Kg PV/ha, ganancia diaria y la productividad secundaria por unidad de superficie. La fertilización nitrogenada tendió a aumentar un 53 % la tasa del crecimiento del forraje medida con jaulas de exclusión al pastoreo en el período principio de Junio a mediados de Julio. En relación a los flujos de tejido foliar por unidad de superficie, la fertilización nitrogenada incrementó el crecimiento bruto de forraje y la senescencia, determinando que no exista respuesta en el crecimiento neto de forraje. Al evaluar los componentes se observó que la aplicación de nitrógeno provocó un aumento del crecimiento bruto por macollo y de la población de macollos, con respuestas diferenciales entre especies en la senescencia foliar por individuo y en el crecimiento neto por individuo, presentando *Bromus* un aumento en la senescencia y reducción del crecimiento neto, mientras que *Stipa* no respondió al nitrógeno. En las dos especies estudiadas se observó una respuesta diferencial a la aplicación de nitrógeno en las variables morfogénicas y en las características estructurales. En *Bromus* se registró respuesta al nitrógeno en la tasa de elongación foliar, en cambio no se afectó ni el intervalo de aparición de hojas, ni la vida media foliar, ni la tasa de aparición de macollos. En lo que refiere a las características estructurales, el nitrógeno no modificó el tamaño foliar, la longitud de hoja promedio, el número de hojas verdes y el ancho foliar, disminuyó el peso gravimétrico de la hoja en elongación y aumentó el peso promedio del macollo. En *Stipa* la aplicación de nitrógeno no tuvo respuesta en la tasa de elongación foliar y en la tasa de aparición de macollos, aumentó la velocidad de aparición de hojas y redujo la vida media foliar. En relación a las características estructurales la aplicación de nitrógeno disminuyó la longitud foliar total por disminución de la longitud foliar promedio sin afectar el número de hojas verdes, pero aumentó el ancho foliar y no se modificó el peso gravimétrico de la hoja en elongación y el peso promedio del macollo. La mayor producción de forraje debido a la aplicación de fertilizante nitrogenado permitió incrementar la carga animal, lo que modificó la frecuencia de defoliación y la severidad de la misma, provocando un aumento en el consumo por superficie para el promedio de ambas especies, no habiendo respuesta en la eficiencia de utilización actual de forraje. Las ganancias medias diarias en nuestro experimento fueron negativas, esto podría ser por las altas cargas utilizadas. Esto se reflejó directamente en la producción de carne del sistema.

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

8. SUMMARY

In Uruguay, the prevalence of the natural swards, main forage line for cattle breeding, continue being until today the base of the forage offer in the extensive systems of production. The magnitude and distribution of the forage offer follows a defined pattern, with a relevant wintry shortage. The principal practices of management adopted to raise this limit are based on the phosphated fertilization and the introduction of the legumes. The added of nitrogen fertilization is an alternative tool and the waited answer will result in the possible inclusion in a productive joint. The objective of this work is to evaluate the effect of the nitrogen fertilization in the period of autumn and the beginning of winter over the dynamic of forage accumulation, the tissue flows, the efficiency of use of produced forage, the mechanisms of defoliation and the animal production. The severe deficiencies of nitrogen in the situations of extensive production and the big answer which this nutrient have promoting the growing of the swards justify the objective of this work. The experiment was carried out on the Experimental Station of the Faculty of Agronomy in Salto (E.F.F.A.S), placed on Brunsoles Eutricos soils of the Itapebi-Tres Arboles unit of the Arapey formation. This work was done with a design completely randomized with two repetitions in the space, comparing the effect of two nitrogen fertilization treatments in autumn-winter (N= 0, treatment without nitrogen and N= 100, treatment with nitrogen using 100 Kg/hectare/year), in a natural grassland with a varied quantity of animals to maintain a constant height of the swards. The fertilization was divided using P and 50 % of N in the autumn and the rest 50 % of the N was used at the end of winter. The area where the experiment was done had eight hectares divided in four fields, with two hectares. They used two winter grass native of natural field, *Stipa setigera* and *Bromus auleticus*, on which they did detailed measurements on marked tillers twice a week, over a period of forty days (June 4th and July 12th 2007). The parameters that were registered in the field were the green leaf length and its physiological state (elongation, mature, senescence), the events of defoliation and the appearance of leaves and tillers. From this information we determined the flux of foliar tissue: gross growth, senescence, net growth and consume of individual and by unit of surface; and the defoliation mechanisms (frequency and severity) by individual and by category of age in the leaves. Moreover they determined the morphogenetics variables (leaf appearance rate, leaf elongation rate, leaf lifespan and tillers appearance rate) and structurals (tillers density, number of green leaves, total leaf length, average tiller weigh, the laminae width and gravimetric weigh). In these variables we measured the answer to the nitrogen fertilization and to the specie. According to animals we determined the carrying capacity expressed in animals/ha and Kg PV/ha, average daily gain and the secondary productivity per surface unit. The nitrogen fertilization tered to increase a 53 % the rate of the

growing of forage measured with exclusion jails in the period that goes from the beginning of June to the middle of July. In relation with the foliar tissue flows per unit of surface, the nitrogen fertilization increased the growing of the gross forage and the senescence, determining that there was no answer in the growing of the net forage. Evaluating the components we observed that the application of nitrogen caused an increasing of the gross product by tillers and the population of tillers, with different answers between species in the foliar senescence by individuals and in the net growing by individuals, presenting *Bromus* an increasing in the foliar senescence and reduction of the net growing, while *Stipa* didn't answer to the nitrogen. In both species studied we observed a differential answer to the application of nitrogen in the morphogenetic variables and the structural characteristics. In *Bromus* we registered answers to the nitrogen in the leaf elongation rate, instead it didn't affect neither the interval of appearance of leaves nor the leaf lifespan or the rate of the appearance of the tillers. In reference to the structural characteristics, the nitrogen didn't modify the foliar size, the length of the middle leaf, the number of green leaves and the foliar width, decreased the gravimetric weight the leaves in elongation and increased the average weigh of the tillers. In *Stipa* nitrogen application didn't have and answer in the leaf elongation rate and in the tillers appearance, increased the speed of foliar appearance of the leaves and reduced the leaf lifespan. In relation with the structural characteristics the nitrogen application decreased the total foliar length by decreasing the promedy foliar length without affecting the number of green leaves, but increased the foliar width and didn't modify the gramivetric weight of the leaf elongating and the promedy weight of the tillers. The major production of the forage due to application of nitrogen fertilized permitted to increase the stocking density, which modified the defoliation frequency and the severity of the same, causing and increase in the consumption per surface for the promedy of both species, not having an answer in the efficiency of the actual use of the forage. The daily gain in on experiment were negative, this could be because of the tall stocking density used. This refers directly in the beef production per hectarea.

Key words: Morphogenesis; Natural grassland; Nitrogen fertilization;
Bromus auleticus; *Stipa setigera*; Flux of foliar tissue.

9. BIBLIOGRAFIA

1. AGNUSDEI, M.G.; COLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A. 1996. Morfogénesis de especies nativas y naturalizadas de la Pampa deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal*. 16 (1): 245-246.
2. _____; MAZZANTI, A.; COLABELLI, M.R. 1997. Análisis del crecimiento invernal de gramíneas de los pastizales de la Pampa deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal*. 17 (1): 162-163.
3. _____; ASSUERO, S.G.; FERNANDEZ GRECCO, R.C.; CORDERO, J.J.; BURGHI, V.H. 2007. Influence of sward condition on leaf tissue turnover in tall fescue and tall wheatgrass sward under continuous grazing. *Grass and Forage Science*. no. 62: 55-65.
4. ANSLOW, R.C. 1966. The rate of appearance of leaves on tillers of the Gramineae. *Herbage Abstracts* 36 (3): 149-155.
5. AYALA, W.; CARAMBULA, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
6. AZANZA BRANCATO, A.; PANISSA GILARDONI, R.J.; RODRIGUEZ de AVILA WEBER, 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. 106 p.
7. BAETHGEN, W. 1994. Comentarios generales sobre el seminario. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. 61 p. (Serie Técnica. no. 51).
8. BARTHAM, G.T.; GRANT, S.A. 1984. Defoliation of ryegrass-dominated sward by sheep. *Grass and Forage Science*. no. 39: 211-219.
9. _____. 1986. Experimental techniques. The HFRO sward stick. In: Alcock, M.M. ed. The Hill Farming Research Organization biennial report 1984-1985. Haddington. pp. 29-30
10. BELANGER, G.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science*. 32: 1371-1376.

11. BEMHAJA, M.; BERRETA, E.J. 1991. Respuesta a la siembra de leguminosas en Basalto profundo. In: Carámbula, M.; Vaz Martins, D.; Indarte, E. eds. Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. Montevideo, INIA. pp. 108-113 (Serie Técnica no. 13).
12. _____. 1998. Caracterización de mejoramiento de campo bajo diferentes cargas con novillos durante tres años. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 83-90 (Serie Técnica no. 102).
13. BERENSON, M.L.; LEVINE, D.M.; GOLDZTEIN, M. 1983. Intermediate statistical methods and application. s.l., Prentice-Hall. pp. 332-343.
14. BERRETTA, E.J.; LEVRATO, J.C. 1990. Estudio de la dinámica de una vegetación mejorada con fertilización e introducción de especies. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 197-203
15. _____. 1998. Efecto del pastoreo y de la introducción de especies en la evolución de la composición botánica de pasturas naturales. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 91-97. (Serie Técnica no. 102).
16. _____.; RISSO, D.F.; BEMHAJA, M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de basalto. In: Risso, D.F.; Berretta, E.J. eds. Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Montevideo, INIA. pp. 18-19 (Boletín de Divulgación no. 76).
17. _____. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de basalto. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Salto). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 61-73 (Serie Técnica no. 151).
18. BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed sward under continuous stocking management. Grass and Forage Science. no 38: 323-331.
19. BOGGIANO, P. 1990. Evaluación de 14 gramíneas perennes bajo pastoreo. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 185-195.

20. _____. 2000. Dinamica da producao primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubacao nitrogenada e oferta de forragem. Tesis Doctorado. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Río Grande do Sul. 179 p.
21. _____. 2003. Manejo integrado de ecosistemas y recursos naturales en Uruguay. (en línea). Montevideo, MGAP. Consultado nov. 2007. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/UPTC/Diagn%>
22. BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*. 13: 115-155.
23. CARÁMBULA, M. 1997. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Hemisferio Sur. 524 p.
24. _____. 2002a. Pasturas y forrajeras; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. t.1, 357 p.
25. _____. 2002b. Pasturas y forrajeras; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Hemisferio Sur. t.3, pp. 7-63.
26. CARRERE, P.; LOUAULT, F.; SOUSSANA, J.F. 1997. Tissue turnover within grass – clover mixed swards grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes. *Journal of Applied Ecology*. 34: 333-348.
27. CASAL, J.J.; DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A. 1985. Variation tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum*. Lam. Vegetative and reproductive plant as affected by differences in red/far red irradiation. *Annals of Botany*. 56: 553-559.
28. CLARK, D.A.; CHAPMAN, D.F.; LAND, C.A.; DYMOCK, N. 1984. Defoliation of *Lolium perenne* and *Agrostis spp.* Tillers, and *Trifolium repens* stolons in set-stocked and rotationally grazed hill pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 27: 289-301.
29. CRUZ, P.; BOVAL, M. 1999. Efect of nitrogen on some morphogeneticaltraits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: Simpósio Internacional Grassland Ecophysiology and Ecology (no. ordinal, 1999, Curitiba). Proceedings, Curitiba, Universidad Federal de Parana. pp. 134-150.

30. CURLL, M.L.; WILKINS, R.J. 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Science*. no.37: 291-297.
31. CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *In*: International Grassland Congress (17th., 1993, New Zealand). Proceedings. Wellington, New Zeland, M.J. Baker. pp 95-104.
32. DALE, J.E. 1982. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany*. 50: 851-858.
33. DAVIES, A. 1971. Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 77: 123-134.
34. _____. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 92: 172.
35. _____. 1979. Developmental characteristics of grass varieties in relation to herbage production. 4. effect of nitrogen on the length and longevity of leaf blades in primary growth of *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pretense*. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 92: 277-287.
36. _____.; THOMAS, H. 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany*. 57: 591-597.
37. _____. 1988. The regrowth of grass swards. *In*: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. *The physiological basis of production*. New York, Chapman and Hall. pp. 177-208.
38. _____. 1993. Tissue turnover in the sward. *In*: Davies, A.; Baker, D.; Grant, A.; Laidlaw, A. eds. *Sward measurement handbook*. Hurley, British Grassland Society. pp. 183-216.
39. DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* sp. *Plant Physiology*. 72: 900-912.

40. _____.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J.; TRILICA, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red Light beneath the Canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22: 199-206.
41. FERNANDEZ GRECCO, R.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E. 1995. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de forraje de un pastizal natural de la Pampa deprimida bonaerense. *Revista Argentina de Producción Animal*. 15 (1): 173-176.
42. _____.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E. 1997. Effect of nitrogen fertilization upon winter growth in natural pastures of the south east of Buenos Aires province, Argentina. *In*: Internacional Grassland Congress (18th., 1997, s.l.). Proceedings, s.n.t.. pp. 10.5-10.6.
43. _____.; AGNUSDEI, M. 2004. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la Pampa deprimida; acumulación de forraje y composición botánica. *Revista Agropecuaria Producción Animal*. 24(3): 4-8.
44. FORMOSO, F.A. 1995. Bases morfológicas y fisiológicas del manejo de pasturas. *In*: Risso, D.F.; Berretta, E.J.; Morón, A. eds. Producción y manejo de pasturas. Montevideo, INIA. pp. 1-6 (Serie Técnica no. 80).
45. GAO, Y.; WILMAN, D. 1994. Leaf development in eight related grasses. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 123: 41-46.
46. GARCIA LATASA, M.A.; GONZALEZ DIEZ, O.A.; QUEHEILLE RAMPOLDI, 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. 141 p.
47. GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1988. Study of tall fescue grown under nitrogen deficiency conditions. *In*: General Meeting of the European Grassland Federation (12th, 1988, Dublin). Proceedings. Dublin, s.e. pp. 323-327.
48. _____.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*. 70: 437-442.
49. _____.; _____. 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field-grown tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb) canopies. *Annals of Botany*. 72: 401-408.

50. _____.; NELSON, C.J. 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology*. 105: 191-197.
51. GOMIDE, J.A. 1997. Morphogenesis and growth analysis of tropical grasses. In: International Symposium on Animal Production under Grazing (1997, Vicosa, MG, Brasil). Proceedings.. s.n.t. pp. 97-115.
52. GRANT, S.A.; BARTHAM, G.T.; TORUELL, L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* Swards. *Grass and Forage Science*. no. 36: 155-168.
53. _____.; BARTHAM, L.; TORVELL, L.; KING, J.; SMITH, H.K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Sciences*. no. 38: 333-344.
54. _____.; ELSTON, D.A.; BARTHAM, G.T. 1989. Problems of estimating tissue turnover in grass swards in the presence of grazing animals. *Grass and Forage Science*. no. 44: 47-54.
55. HAYDOCK, K.P.; SHAW, N. H. 1975. The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. 15: 663-670.
56. HODGSON, J. 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. *Journal of British Grass Land Society*. 21: 258-263.
57. _____.; OLLERENSHAW, J.H. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *Journal of the British Grassland Society*. 49: 226-234.
58. _____.; RODRIGUEZ CAPRILES, J.M.; FENLON, J.S. 1977. The influence of sward characteristics on the herbage intake of grazing calves. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 89: 743-750.
59. _____. 1985. The significance of sward characteristics in the management of temperature sown pastures. In: International Grassland Congress (15th., 1985, Kyoto, Japan). Proceedings. s.n.t. pp. 31-34.
60. _____. 1990. *Grazing management; science into practice*. New York, Wiley. 203 p.

61. LAIDLAW, A.S.; STEEN, R.W. 1989. Turnover of grass laminae and white clover leaves in mixed swards continuously grazed with steers at a high- and low-N fertilizer level. *Grass and Forage Science*. no. 44: 249-258.
62. LATTANZI, F.; MARINO, M.A.; MAZZANTI, A. 1997. Fertilizer nitrogen and morphogenetic responses in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. In: International Grassland Congress (18th. 1997, s.l.) Proceedings. s.n.t. pp. 7.3-7.4.
63. LEMAIRE, G. 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de féтуque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps; effet des facteurs climatiques. Thèse d'Etat. Caen, France. Université de Caen. 96 p.
64. _____; 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, CABI. pp. 3-36.
65. _____; GASTAL, F. 1997a. Nitrogen uptake and distribution in plants canopies. In: Lemaire G. ed. Diagnosis of the nitrogen status in crops. Heidelberg, Springer-Verlag. pp. 3-44.
66. _____. 1997b. The physiology of grass growth under grazing; tissue turnover. In: International Symposium on animal Production under Grazing (1997, Vicosa, MG, Brasil). Proceedings. s.n.t. pp. 117-144.
67. _____; AGNUSDEI, M.G.1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: Somposio Internacional Grassland Ecophysiology and Ecology (1999, Curitiba). Proceedings. Curitiba, Universidad Federal de Parana. pp. 165-186.
68. LONGNECKER, N.E.; ROBSON, A.D. 1994. Leaf emergence of spring wheat receiving nitrogen varying nitrogen supply at different stages of development. *Annals of Botany*. 74: 1-7.
69. MAC ADAM, J.W.; VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J. 1989. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*. 89 (2): 549-556.

70. MARINO, M.A. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento invierno-primaveral, la composición química y calidad del forraje de *Avena sativa* y *Lolium multiflorum* Lam. Tesis Mg. Sc. Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de las Ciencias Agrarias. 104 p.
71. _____.; LATTANZI, F.; ECHEVERRÍA, H.A.; ANDRADE, F. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad del forraje de avena y raigrás anual en el sudeste bonaerense. INTA Balcarce. Boletín Técnico no. 143. 28 p.
72. MAZZANTI, A.E.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F. 1994a. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue sward grazed by sheep. 1. Herbage growth dynamics. Grass and Forage Science. no. 49: 111-120.
73. _____.; LEMAIRE, G. 1994b. The effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue sward continuously grazed with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilization. Grass and Forage Science. no. 49: 352-359.
74. METHOL, M.; FREIRE, A. 1990. Evaluación primaria de *Bromus auleticus*. In: Seminario Nacional de Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 77-82.
75. MILLOT, J.C.; RISSO, D; METHOL R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
76. MORÓN, A. 1994. El ciclo del nitrógeno en el sistema suelo-planta-animal. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 1-3 (Serie Técnica no. 51).
77. MORRIS, R.M. 1969. The pattern of grazing in "continuously" grazed swards. Journal of the British Grassland Society. 24: 65-70
78. MOTT, G.O.; LUCAS, H.L. 1952. The design conduct and interpretation of grazing trials on cultivated and improved pastures. In: International Grassland Congress (6th, 1952, Pasadena). Proceedings. Pasadena, s.e. pp. 1380-1385.

79. NABINGER, C. 1999. Eficiência do uso de pastagens; disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem (14º, 1997, Piracicaba). Anais. Piracicaba, Brasil, FEALQ. pp. 213-251.
80. NELSON, C.J.; ASAY, K.H.; SLEPER, D.A. 1977. Mechanism of canopy development of tall fescue genotypes. *Crop Science*. 17: 449-452.
81. _____; SLEPER, D.A. 1981. Using leaf area expansion rate to improve yield of tall fescue genotypes. *Crop Science*. 17: 449-452.
82. OLMOS, F. 1993. *Bromus Auleticus*; forrajera de invierno para la región noroeste. In: *Bromus Auleticus*. Tacuarembó, INIA. pp. 5-22 (Serie Técnica no. 35).
83. PARSONS, A.J.; ROBSON, M.J. 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne*. L.).1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany*. 46: 435-444.
84. _____; LEAFE, E.L.; COLLET, B.; STILES, W. 1983. The physiology of grass production under grazing. I. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously-grazed sward. *Journal of Applied Ecology*. 20: 127-139.
85. _____; JOHNSON, I.R. 1986. The physiology of grass growth under grazing. In: Occasional Symposium of the British Grassland Society (19th., 1986). Proceedings. s.l., British Grassland Society. pp. 3-13.
86. _____; PENNING, P.D. 1988a. The effect of duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science*. no. 43: 19-27.
87. _____. 1988b. The effect of season and management on the growth of grass sward. In: Jones, M.B.; Lazemby, A. eds. *The grass crops; the physiological basis of production*, New York, Chapman and Hall. pp. 129-177.
88. _____; ORR, R.J.; PENNING, P.D.; LOCKYER, D.R. 1991. Uptake, cycling and fate of nitrogen in grass-clover swards continuously grazed by sheep. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 116: 47-61.

89. _____.; THORNLEY, J.H.M.; NEWMAN, J.; PENNING, P.D. 1994. A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Functional Ecology*.8: 187-204.
90. PEACOCK, J.M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*. 12: 685-697.
91. PEARSE, P.J.; WILMAN, D. 1984. Effects of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in filed swards. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 103: 201-211.
92. PEIRANO PUIGVERT, M.A.; RODRIGUEZ CARVALLO, A.D. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 106 p.
93. PEREIRA, M. 2002. Manejo y conservación de las pasturas naturales del Basalto. Salto, Instituto Plan Agropecuario. 88 p.
94. RISSO, D.F. 1994. Consideraciones sobre el uso de nitrógeno en pasturas. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
95. _____.; BERRETA, E.J.; LEVRATTO, J.C.; ZAMIT, W.S. 1998. Efecto de la fertilización de N y P y la carga animal sobre la productividad de una pastura natural. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1994, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 175-182 (Serie Técnica no. 102).
96. ROBSON, M.J. 1967. A comparison of British and North African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*) II. Growth during winter and survival at low temperatures. *Journal of Applied Ecology*. 5: 179-190
97. RODRIGUEZ PALMA, R. 1998. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la Pampa deprimida; crecimiento y utilización del forraje bajo el pastoreo de vacunos. Tesis Magister Scientiae. Balcarce, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata Facultad de Ciencias Agrarias. 135 p.

98. _____.; MAZZANTI, A.; AGNUSDEI, M.; FERNANDEZ GRECCO, R. 1999. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la productividad animal en pastizales bajo pastoreo continuo. *Revista Argentina de Producción Animal*. 19 (2): 301-310.
99. _____.; SALDANHA, S.; RODRIGUEZ, P.; IURATO, A. 2003. Effect of nitrogen fertilization upon the morphogenetic and structural characteristics of two materials of *Bromus auleticus*. *In*: Congreso Mundial de Producción Animal (9o., 2003, Porto Alegre, Brasil). Proceedings. s.n.t. p. 111.
100. _____.; _____.; ANDION, J.; VERGNES, P. 2004a. Fertilización nitrogenada de campo natural de Basalto. 1. Producción de forraje. *In*: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical - Grupo Campos (20^a., 2004, Salto, Uruguay). Memorias. Salto, Facultad de Agronomía. pp. 298-299.
101. _____.; VERGNES, P.; ANDION, J. 2004b. Fertilización nitrogenada de campo natural de Basalto. 2. Producción animal. *In*: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical - Grupo Campos. Salto, Uruguay. Memorias. Salto, Facultad de Agronomía. pp. 318-319.
102. _____.; _____.; _____.; PEIRANO, M. E.; RODRIGUEZ, D.; AZANZA, A.; PANISSA, R.; RODRIGUEZ d' ÁVILA, H. 2004c. Fertilización nitrogenada de campo natural de Basalto. 3. Consumo y mecanismos de defoliación. *In*: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical - Grupo Campos. Salto, Uruguay. Memorias. Salto, Facultad de Agronomía. pp. 320-321.
103. _____.; _____.; _____.; RODRIGUEZ, T.; SILVEIRA, D.; RUBIO, L. 2005a. Fertilización nitrogenada de campo natural; dinámica de la defoliación y eficiencia de utilización del crecimiento. *In*: Congreso Argentino de Producción Animal (28^o., 2005, Bahía Blanca). Resúmenes. *Revista Argentina de Producción Animal*. 25 (supl. 1): 227-228.

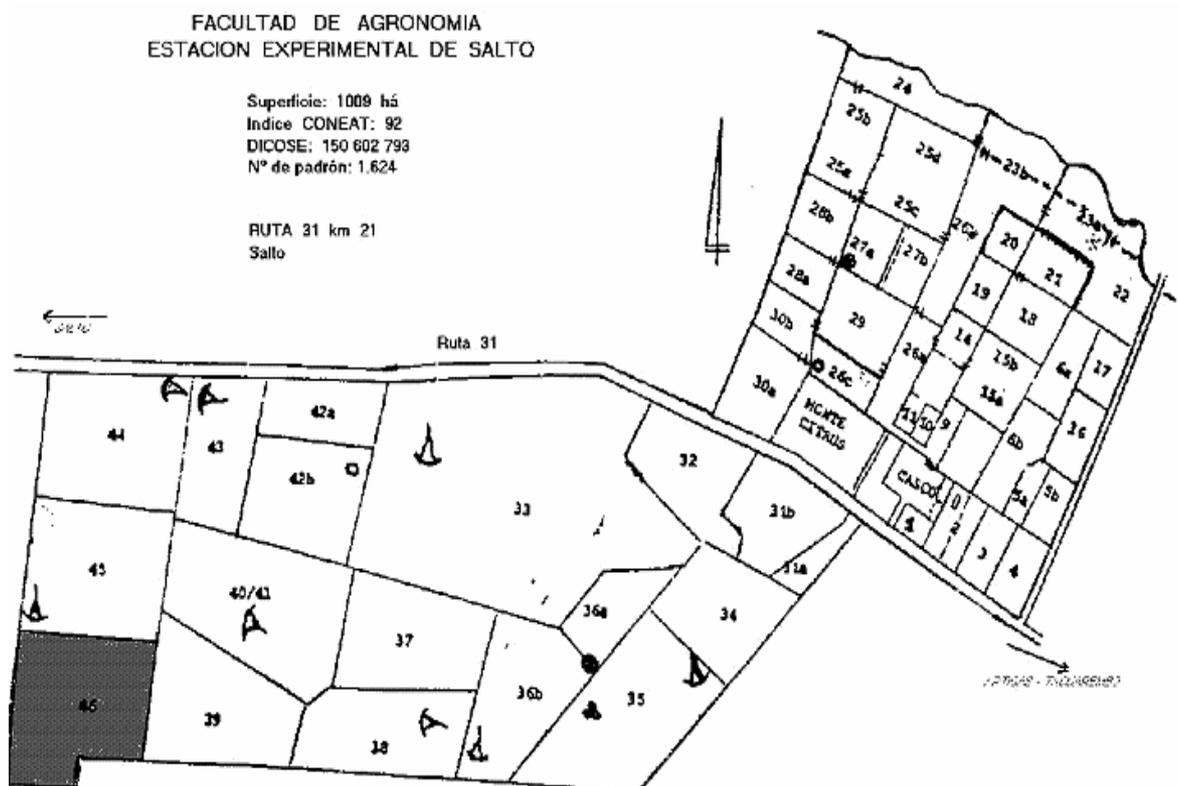
104. _____.; _____.; _____.; _____.; _____.; _____.
2005b. Fertilización nitrogenada de campo natural; morfogénesis y estructura de dos gramíneas nativas invernales. In: Congreso Argentino de Producción Animal, Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, República Argentina. Resúmenes. Revista Argentina de Producción Animal. Vol. 25 (supl. 1) pp. 225-226.
105. _____.; RODRIGUEZ T.; VERGNES P.; ANDION J.; SALDANHA S.
2005c. Fertilización nitrogenada y fosfatada de campo natural bajo pastoreo vacuno. Salto, Facultad de Agronomía. 7 p.
106. _____.; _____.; _____.; _____. 2006. Fertilización nitrogenada de campo natural; forraje acumulado y productividad secundaria. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área tropical y Subtropical - Grupo Campos Desafíos e Oportunidades de Bioma Campos frente a Expansão e Intensificação Agrícola (2006, Pelotas, Brasil). Memorias. s.n.t.. 1 disco compacto, 8 mm..
107. _____.; _____.; _____.; _____. 2007a. Fertilización nitrogenada de campo natural; acumulación de forraje. In: Congreso Argentino de Producción Animal (2007, Santiago del Estero). Resúmenes. Revista Argentina de Producción Animal. 27 (supl. 1): 236-237.
108. _____.; _____.; _____.; _____. 2007b. Fertilización nitrogenada de campo natural; performance animal. In: Congreso Argentino de Producción Animal (2007, Santiago del Estero). Resúmenes Revista Argentina de Producción Animal. 27 (supl. 1): 234-235.
109. ROSENGURTT, B. 1946. Gramíneas y leguminosas de Juan Jackson. Comportamiento en el campo y el cultivo. In: Estudios sobre praderas naturales del Uruguay; 5ª contribución. Montevideo. Rosgal. pp. 215-346.
110. _____.1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones y Ediciones. 86 p.
111. ROVIRA, J. 1996. Manejo nutritivo de los rodeos de cría en pastoreo. Montevideo, Hemisferio Sur. 288 p.

112. RYLE, G.J.A. 1964. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *Journal of the British Grassland Society*. 19: 281-290.
113. SALDANHA, S. 2005. Manejo del pastoreo en campos naturales sobre suelos medios de basalto y suelos arenosos de cretácico. *In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, INIA). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 75-84 (Serie Técnica no. 151).*
114. SAS INSTITUTE. 1999. SAS-Start. Software. User s. Guide: Rel 8. Cary, N.C., USA. 1167p.
115. SIMON, J.C.; LEMAIRE, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*. no. 42: 373-380.
116. TALLOWIN, J.R.B.; BROOKMAN, S.K.E.; SANTOS, G.L. 1995. Leaf growth and utilization in four grass species under steady state continuous grazing. *Journal of Agricultural Science*. 124: 403-417.
117. THOMAS, H. 1983. Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temuletum* seedlings. *Annals of Botany*. 51: 363-371.
118. TISDALE, S.L.; WERNER, L.N.; BEATON, J.E.; HAVLIN, J.L. 1993. Elements required in plant nutrition. *In: Tisdale, S.L.; Werner, L.N.; Beaton, J.E.; Havlin, J.L. eds. Soil fertility and fertilizers. 15th ed. New York, Macmillan. pp. 45-79.*
119. UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA (URUGUAY). FACULTAD DE AGRONOMÍA. 1987. Forrajas. Montevideo. t. 2, 120 p.
120. URUGUAY. MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCIÓN DE INVESTIGACIONES ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS. 2007. Anuario estadístico agropecuario 2007. (en línea). Montevideo. Consultado oct. 2007. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/diea/Anuario2007/pages>
121. _____. _____. DIRECCIÓN GENERAL DE SERVICIOS GANADEROS – DICOSE. Datos declaración jurada 2006. (en línea). Montevideo. Consultado oct. 2007. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/dqsg/DICOSE/dicose/htm>

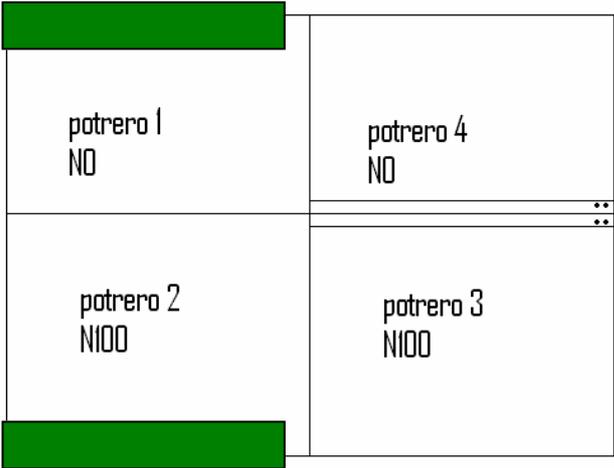
122. VOLENEC, J.J.; NELSON, C. 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science*. 23: 720-724.
123. WHITEHEAD, D.C. 1995. *Grassland nitrogen center for agriculture and biosciences international*. Wallingford, UK, CABI. 397 p.
124. WILMAN, D.; MOHAMED, A.A. 1980. Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. leaf development. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 94: 443-453.
125. _____; WRIGTH, P.T. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts*. 53 (8): 387-393.
126. XIA, J.X.; HODGSON, J.; CHU, A.C.P. 1994. Effect of severity of grazing on tissue turnover in Matua prairie grass dairy pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 37: 41-50.

10. ANEXOS

ANEXO No. 1: Ubicación del potrero dentro de la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS)



ANEXO No. 2: Ubicación de los diferentes potreros (croquis del experimento)



- Bosques artificiales
- ∴ Bebederos
- Divisiones

ANEXO No. 3: Temp. medias diarias, precipitaciones diarias y temp. mínimas sobre césped durante el período experimental en la EEFAS

| Fecha | Temperatura media diaria (°C) | | Precipitaciones diarias (mm) | | Temperatura mínima sobre césped (°C) | |
|-------|-------------------------------|-------|------------------------------|-------|--------------------------------------|-------|
| | Junio | Julio | Junio | Julio | Junio | Julio |
| 1 | 12,0 | 8,2 | 0 | 0 | 0,2 | -3,0 |
| 2 | 12,1 | 4,7 | 0 | 0 | -3,1 | -6,7 |
| 3 | 11,9 | 9,3 | 0 | 0 | -4,0 | -5,6 |
| 4 | 12,3 | 14,5 | 0 | 0 | -8,0 | 2,9 |
| 5 | 12,4 | 19,6 | 0 | 0 | -6,2 | 6,8 |
| 6 | 12,6 | 16,8 | 0 | 0 | -3,4 | 4,9 |
| 7 | 12,0 | 10,7 | 0 | 0 | -5,2 | 0,5 |
| 8 | 13,6 | 9,5 | 0 | 0,8 | -5,5 | 0,3 |
| 9 | 14,5 | 6,0 | 2,6 | 6,0 | 1,0 | -0,9 |
| 10 | 14,8 | 3,9 | 0 | 0,1 | 2,1 | -1,8 |
| 11 | 14,6 | 2,8 | 0 | 0 | 4,8 | -14,0 |
| 12 | 16,4 | 3,3 | 0,2 | 0 | 7,9 | -13,0 |
| 13 | 16,7 | 6,6 | 0 | 0 | 8,7 | -6,0 |
| 14 | 14,8 | 7,8 | 2,4 | 0 | 9,1 | -1,0 |
| 15 | 6,9 | 8,9 | 0 | 0 | 3,8 | -0,1 |
| 16 | 6,8 | 8,8 | 0 | 0 | -3,2 | -1,3 |
| 17 | 7,6 | 9,1 | 0 | 0 | -4,0 | -1,2 |
| 18 | 12,1 | 9,7 | 0 | 0 | -8,2 | -2,5 |
| 19 | 13,3 | 12,2 | 4,6 | 0 | 0,1 | -1,2 |
| 20 | 19,3 | 12,5 | 3,3 | 0 | 4,0 | 0,0 |
| 21 | 16,3 | 8,5 | 2,9 | 0,5 | 7,2 | 0,0 |
| 22 | 15,1 | 9,9 | 0 | 0 | 8,2 | 1,5 |
| 23 | 7,7 | 8,1 | 0 | 0 | s/d | -4,7 |
| 24 | 8,0 | 7,3 | 0 | 0 | -5,4 | -2,7 |
| 25 | 7,5 | 6,2 | 12,5 | 0 | -9,8 | -7,4 |
| 26 | 5,9 | 9,6 | 6,9 | 0 | 0,2 | -5,2 |
| 27 | 7,8 | 7,2 | 0 | 0 | -5,8 | -2,2 |
| 28 | 8,9 | 6,0 | 0 | 0 | -6,8 | -8,1 |
| 29 | 7,1 | 4,5 | 0 | 0 | -6,3 | -9,0 |
| 30 | 7,3 | 10,3 | 0 | 0 | -3,2 | -6,2 |
| 31 | | 11,3 | | 0 | | -3,0 |
| Total | | | 35,4 | 7,4 | | |
| Prom. | 11,6 | 8,8 | | | -1,1 | -2,9 |

Fuente: Saravia³

³ Saravia. C. 2007. Com. personal.

ANEXO No. 4: Número de heladas meteorológicas y agrometeorológicas registradas en el parque agrometeorológico de la EEFAS para los meses de junio y julio en el período 2000-2007

| Fechas | Heladas meteorológicas (registro a 1,5 metros) | Sumatoria heladas (Jun+Jul) | Heladas agrometeorológicas (registro a 0,05 metros sobre césped) | Sumatoria heladas (Jun+Jul) |
|-----------------|--|-----------------------------|--|-----------------------------|
| Jun 2000 | 1 | | 4 | |
| Jul 2000 | 7 | 8 | 15 | 19 |
| Jun 2001 | 2 | | 5 | |
| Jul 2001 | 1 | 3 | 8 | 13 |
| Jun 2002 | 7 | | 14 | |
| Jul 2002 | 2 | 9 | 7 | 21 |
| Jun 2003 | 0 | | 4 | |
| Jul 2003 | 3 | 3 | 12 | 16 |
| Jun 2004 | 1 | | 7 | |
| Jul 2004 | 7 | 8 | 12 | 19 |
| Jun 2005 | 0 | | 4 | |
| Jul 2005 | 2 | 2 | 15 | 19 |
| Jun 2006 | 0 | | 8 | |
| Jul 2006 | 2 | 2 | 7 | 15 |
| Jun 2007 | 1 | | 16 | |
| Jul 2007 | 8 | 9 | 25 | 41 |
| Prom. Jun | 1,5 +/- 2,33 | | 7,8 +/- 4,74 | |
| Prom. Jul | 4,0 +/- 2,83 | | 12,6 +/- 5,98 | |

Fuente: Saravia³

ANEXO No. 5: Valores promedios de Kg de materia seca por hectárea para cada potrero y contribución en % para toda la vegetación presente en el área experimental

| | Potrero 1 | Potrero 2 | Potrero 3 | Potrero 4 |
|------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Disponible Kg MS/ha | 2055 | 1893 | 1877 | 1261 |
| Contribución (%) | | | | |
| <i>Andropogon ternatus</i> | 0,18 | 0 | 2,86 | 0 |
| <i>Aristida uruguayensis</i> | 0,19 | 0,07 | 0 | 0,19 |
| <i>Axonopus affinis</i> | 0,76 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Bothriochloa laguroides</i> | 0,69 | 0,02 | 0,15 | 0,17 |
| <i>Brisa subaristata</i> | 0,87 | 0,15 | 0,05 | 0,03 |
| <i>Bromus auleticus</i> | 30,63 | 16,3 | 28,22 | 16,33 |
| <i>Bromus unioloides</i> | 0 | 0,31 | 0 | 0 |
| <i>Ciperaceas</i> | 2,65 | 9,17 | 2,98 | 9,07 |
| <i>Coelorhachis selloana</i> | 5,84 | 3,78 | 8,99 | 5,53 |
| <i>Desmodium incanun</i> | 0,21 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eragrostis lugens</i> | 0 | 0 | 0 | 0,16 |
| <i>Juncus sp</i> | 0 | 0 | 0 | 0,12 |
| <i>Lathyrus sp</i> | 0 | 0,6 | 0,05 | 0 |
| <i>Leptocoriphym lanatum</i> | 0 | 0,05 | 0,94 | 0,81 |
| <i>Lolium multiflorum</i> | 0 | 0,03 | 0 | 0,03 |
| <i>Panicum bergii</i> | 0 | 0 | 0,11 | 0 |
| <i>Panicum milioides</i> | 0,3 | 1,14 | 0,86 | 0,74 |
| <i>Paspalum dilatatum</i> | 0 | 2,53 | 0,35 | 7,95 |
| <i>Paspalum notatum</i> | 8,03 | 4,97 | 1,92 | 2,99 |
| <i>Paspalum plicatulum</i> | 0,78 | 6,36 | 1,98 | 3,29 |
| <i>Piptochaetium bicolor</i> | 0 | 0 | 0 | 0,47 |
| <i>Piptochaetium montevidensis</i> | 2,3 | 2,31 | 4,06 | 4,81 |
| <i>Piptochaetium stipoides</i> | 2,44 | 1,52 | 1,32 | 0 |
| <i>Poa lanigera</i> | 0 | 0 | 0,34 | 0,12 |
| <i>Schizachyrium microstachium</i> | 1,55 | 0,28 | 0 | 0 |
| <i>Sporobolus indicus</i> | 0,6 | 0,24 | 0,5 | 5,46 |
| <i>Stipa setigera</i> | 3,28 | 14,07 | 14,8 | 7,88 |
| <i>Trachypogon montufari</i> | 0 | 0,37 | 0,35 | 0 |
| <i>Verbena montevidensis</i> | 0,39 | 0 | 0,11 | 0 |
| Malezas enanas | 6,53 | 6,71 | 3,4 | 3,44 |
| Restos secos | 30,61 | 26,84 | 24,83 | 30,47 |
| <i>Eryngium horridum</i> | 1,1 | 1,11 | 0,88 | 0 |

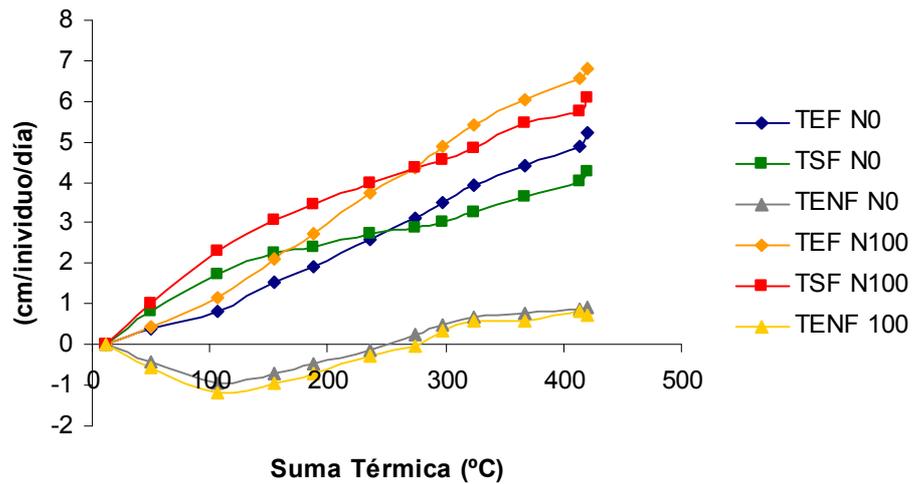
Fuente: adaptado de Saldanha

ANEXO No. 6: Evolución del peso vivo por hectárea y número de animales por hectárea para el período en estudio

| Fecha | Potrero | Número de animales | | | Carga promedio (Animales/ha) | Carga promedio (Kg PV/ha) |
|----------------------------|---------|--------------------|----------|-------|---------------------------------|------------------------------|
| | | Fijos | Volantes | Total | | |
| 24/05/07 al 20/06/07 | 1 | 4 | 5 | 9 | 4,29 | 806,55 |
| | 2 | 4 | 8 | 12 | 6,32 | 1217,78 |
| | 3 | 4 | 8 | 12 | 6,35 | 1213,76 |
| | 4 | 4 | 5 | 9 | 4,13 | 787,84 |
| 20/06/07 al 23/07/07 | 1 | 4 | 5 | 9 | 4,29 | 770,95 |
| | 2 | 4 | 8 | 12 | 6,32 | 1179,28 |
| | 3 | 4 | 8 | 12 | 6,35 | 1185,98 |
| | 4 | 4 | 5 | 9 | 4,13 | 758,83 |

Fuente: Rodríguez Palma²

ANEXO No. 7: Tasa de elongación foliar, Tasa de senescencia foliar y Tasa de elongación neta foliar en Bromus para ambos niveles de fertilización nitrogenada



ANEXO No. 8: Tasa de elongación foliar, Tasa de senescencia foliar y Tasa de elongación neta foliar en Stipa para ambos niveles de fertilización nitrogenada

