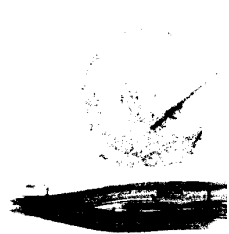


UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA



**EVALUACIÓN MORFOGENÉTICA DE SEIS GENOTIPOS DE
GRAMÍNEAS FORRAJERAS INVERNALES BAJO DOS NIVELES DE
NITRÓGENO.**

por

FACULTAD DE AGRONOMÍA



**Analía IURATO SPINATELLI
María del Pilar RODRÍGUEZ EUGUI**

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo.
(Orientación Ganadero Agrícola
y Agrícola Ganadero)

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2002**

Tesis aprobada por:

Director:

Ricardo Rodriguez.

Fecha:

Autor:

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Agronomía por la oportunidad de abrirnos las puertas del conocimiento.

A nuestros padres Manuel y Graciela, Agustín y Martha por darnos su apoyo incondicional e impulsarnos a cultivar nuestros conocimientos y a seguir una carrera universitaria.

A Paulo por el camino recorrido y lo por lo que todavía queda.

A Rosina y a la abuela Lidia por el cariño que me brindan.

A María Martha y a mis amigos del alma por su presencia.

A Sylvia y Ricardo por orientarnos y apoyarnos en la elaboración de este trabajo.

A José y Juan Carlos por ayudarnos en el trabajo de campo.

A todos aquellos que hicieron posible la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PAGINA DE APROBACIÓN	I
AGRADECIMIENTOS	II
LISTA DE GRAFICOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	V
1.-INTRODUCCIÓN.....	1
2 - REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 - INTRODUCCIÓN.....	3
2.2 - PROCESO DE CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS.....	4
2.2.1 - Características morfogénicas de las plantas.....	5
2.2.2 - Características estructurales de la pastura	7
2.2.3 - Plasticidad morfogénica.....	8
2.3 – FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA.....	9
2.3.1 - Efecto de la temperatura	9
2.3.2 - Efecto de la cantidad y la calidad de la luz.....	11
2.3.3 - Efecto de la nutrición nitrogenada	13
2.3.3.1 - Nitrógeno y crecimiento de las plantas.	13
2.3.3.2 - Efecto en las variables morfogénicas	15
2.3.3.2.1 - Tasa de elongación foliar.....	15
2.3.3.2.2 - Tasa de aparición de hojas.....	16
2.3.3.2.3 - Vida media foliar	17
2.3.3.3 - Efecto sobre las características estructurales de la pastura.....	17
2.4 – INTERACCIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y EL MANEJO DEL PASTOREO	19
2.5 – CONCLUSIONES.....	20
3 - MATERIALES Y METODOS	21
3.1 - CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES	21
3.2 – METODOLOGÍA EXPERIMENTAL	22
3.2.1 - Marcación de individuos.....	23
3.2.2 - Mediciones a campo	23
3.2.3 - Mediciones en laboratorio	24
3.3 - ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO	24
3.4 - ESTIMACIÓN DE LA SENESCENCIA.....	24
3.5 - DETERMINACIÓN DEL CRECIMIENTO NETO DEL FORRAJE.....	25
3.6. DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES.....	25
3.6.1 Intervalo de aparición foliar	25
3.6.2 Vida media foliar	25
3.7 - ANÁLISIS ESTADÍSTICO	26

4 - RESULTADOS	28
4.1 - ESPECIES ANUALES	28
4.1.1. <i>Lolium multiflorum</i> cv. Titán	28
4.1.1.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar	28
4.1.1.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar	30
4.1.1.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto	31
4.1.1.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	34
4.1.1.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	34
4.1.2. <i>Lolium multiflorum</i> cv. LE 284	35
4.1.2.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar	35
4.1.2.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar	36
4.1.2.3 Efecto de la fertilización nitrogenada en la tasa de crecimiento neto	38
4.1.2.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	40
4.1.2.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	41
4.1.3. Raigrás cv. Titán vs Raigrás cv. LE 284	41
4.1.4. <i>Avena byzantina</i> cv. LE 1095 a	43
4.1.4.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar	43
4.1.4.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar	44
4.1.4.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto	46
4.1.4.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	48
4.1.4.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	49
4.1.5. <i>Avena</i> cv. 1095 a vs Raigrás cv. Titán vs Raigrás cv. LE 284	50
4.1.5.1 Tasa de elongación foliar	50
4.1.5.2 Tasa de senescencia foliar	50
4.1.5.3 Tasa de crecimiento neto	51
4.1.5.4 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos	51
4.1.6 Discusión	52
4.2 - ESPECIES PERENNES	56
4.2.1. <i>Bromus auleticus</i> cv. Zarco	56
4.2.1.1. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar	56
4.2.1.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar	57
4.2.1.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto	58
4.2.1.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	61
4.2.1.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	62
4.2.2. <i>Bromus auleticus</i> cv. Potrillo	63

4.2.1.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	61
4.2.1.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	62
4.2.2. <i>Bromus auleticus</i> cv. Potrillo	63
4.2.2.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar ..	63
4.2.2.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria.....	63
4.2.2.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto...	65
4.2.2.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	67
4.2.2.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	68
4.2.3. <i>Bromus</i> cv. Potrillo vs <i>Bromus</i> cv. Zarco	69
4.2.4. <i>Festuca arundinacea</i> cv. Tacuabé	70
4.2.4.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar ..	70
4.2.4.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar ..	71
4.2.4.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto...	72
4.2.4.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar	74
4.2.4.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea	75
4.2.5. <i>Bromus</i> cv. Potrillo vs <i>Bromus</i> cv. Zarco vs <i>Festuca</i> cv. Tacuabé.....	76
4.2.5.1 Tasa de elongación foliar	76
4.2.5.2 Tasa de senescencia foliar.....	76
4.2.5.3 Tasa de crecimiento neto	77
4.2.5.4 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos.....	78
4.2.6. Discusión.....	78
4.3. ANUALES vs PERENNES	81
4.3.1 Tasa de elongación foliar	81
4.3.2. Tasa de senescencia foliar.....	82
4.3.3 Tasa de crecimiento neto	84
4.3.4. Comparación de la densidad de macollos entre las especies evaluadas	85
4.4 Discusión general	86
5. – CONCLUSIONES	88
6. - CONSIDERACIONES FINALES	89
7. RESUMEN.....	90
8. SUMMARY	91
9. BIBLIOGRAFIA	92
10.ANEXOS.....	101

LISTA DE GRÁFICOS

	Página
Gráfico N°1: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	29
Gráfico N°2: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	30
Gráfico N°3: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	32
Gráfico N°4: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para N 25.....	33
Gráfico N°5: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para N 50.....	33
Gráfico N°6: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	36
Gráfico N°7: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	37
Gráfico N°8: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	38
Gráfico N°9: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para N25	39
Gráfico N°10: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para N50	40
Gráfico N°11: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización nitrogenada	44
Gráfico N°12: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización	45
Gráfico N°13: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	46
Gráfico N°14: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para N 25.....	47
Gráfico N°15: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para N 50.....	47
Gráfico N°16: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada	57
Gráfico N°17: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada	58
Gráfico N°18: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada	59

Gráficos N° 19 y 20: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Zarco para N25 y para N50 respectivamente.	60
Gráfico N°21: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada	63
Gráfico N°22: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada	64
Gráfico N°23: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	65
Gráfico N°24: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para N25	66
Gráfico N°25: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para N50	66
Gráfico N°26: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en <i>Festuca arundinacea</i> para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	70
Gráfico N°27: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en <i>Festuca arundinacea</i> para ambos niveles de fertilización nitrogenada.....	71
Gráfico N°28: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en <i>Festuca arundinacea</i> para ambos niveles de fertilización nitrogenada	73
Gráfico N°29: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en <i>Festuca arundinacea</i> para N 25	73
Gráfico N°30: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en <i>Festuca arundinacea</i> para N 50	74

LISTA DE CUADROS TABLAS E ILUSTRACIONES

	Página
Figura N° 1: Relación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura.(Lemaire y Agnusdei, 1999).....	6
Tabla N° 1: Códigos utilizados en función del tipo de hoja.....	23
Cuadro N°1. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm /°C/día).	29
Cuadro N°2. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)	30
Cuadro N° 3. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día).....	31
Cuadro N° 4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar.	34
Cuadro N° 5. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.	35
Cuadro N° 6. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día).	35
Cuadro N° 7. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)	37
Cuadro N° 8. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día).....	38
Cuadro N° 9. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar	40
Cuadro N° 10. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.	41
En el cuadro N° 11 se comparan las variables anteriormente analizadas entre estos dos cultivares, en el promedio de los niveles de fertilización.	42
Cuadro N° 12. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día).	43
Cuadro N° 13. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/C°/día)	44
Cuadro N° 14 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/C°/día).....	46
Cuadro N° 15. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar	48
Cuadro N° 16. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.	49
Cuadro N° 17. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre las especies anuales	50

Cuadro N° 18. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies anuales.....	50
Cuadro N° 19. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies anuales.....	51
Cuadro N°20. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos en las especies anuales.....	51
Cuadro N° 21. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día)	56
Cuadro N° 22. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)	57
Cuadro N° 23. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día).....	58
Cuadro N° 24. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar	61
Cuadro N°25. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes	62
Cuadro N°26. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día)	63
Cuadro N°27. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)	64
Cuadro N° 28. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día).....	65
Cuadro N° 29. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar	67
Cuadro N° 30 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes	68
Cuadro N°31. Comparación de la tasa de elongación foliar diaria, tasa de senescencia foliar diaria y tasa de crecimiento neto foliar diario entre bromus Potrillo y bromus Zarco (mm/°C/día).....	69
Cuadro N°32. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día)	70
Cuadro N°33. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)	71
Cuadro N°34. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día).....	72
Cuadro N°35. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar	74
Cuadro N°36. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes	75
Cuadro N°37. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre los materiales perennes.....	76
Cuadro N°38. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies perennes	76

Cuadro N°39. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies	77
Cuadro N°40. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos en las especies perennes.....	78
Cuadro N°41. Comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre las especies anuales y perennes	81
Cuadro N°42. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre los cultivares evaluados.....	81
Cuadro N° 43. Comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies anuales y perennes	82
Cuadro N°44. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre los cultivares evaluados.....	83
Cuadro N°45. Comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies anuales y perennes	84
Cuadro N°46. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre los cultivares evaluados.....	84
Cuadro N°47 Densidad de macollos totales por especie y proporción según el tipo de macollo (pequeño, medio y grande)	85

1- INTRODUCCIÓN

La productividad de una especie forrajera puede medirse como la acumulación neta de forraje. Esta producción variará con la condición ambiental (fecha de siembra, variables climáticas, nivel de fertilización, manejo del pastoreo, etc). La combinación de estos factores y sus interacciones es infinita.

En nuestro país el espectro de materiales genéticos forrajeros (cultivares) para una misma especie, se ha ampliado notablemente en los últimos años, y seguramente continuará aumentando la oferta de nuevos materiales.

Esto hace importante conocer las diferencias morfofisiológicas de los cultivos a utilizar, y como estas variables son afectadas por las condiciones ambientales (Saldanha, 1999 no publicado). Las tasas de elongación foliar y aparición de hojas, y la vida media foliar, originan diferencias estructurales de la canopia a través del número de hojas/macollo, ancho y largo de láminas, y número de macollos. Eso se expresa en diferencias en la capacidad de capturar energía para las funciones de crecimiento y absorción de agua y nutrientes y la utilización (Parsons y Robson, 1980; Lemaire, 1985; Davies, 1988).

Esta información facilitaría la elección de materiales por parte del productor, al permitir deducir los manejos más adecuados para cada genotipo. Por ejemplo: el período entre pastoreos (en función de la vida media foliar y el número máximo de hojas/planta), las densidades de siembra (en función de la tasa de macollaje), el método de pastoreo – rotativo o continuo- en pasturas fertilizadas con Nitrógeno (en función de si la respuesta se da principalmente por elongación foliar o por tasa de macollaje), etc. Posibilita además comprender los resultados productivos de cada situación (Saldanha, 1999 no publicado).

No existen antecedentes en el país de este tipo de evaluaciones, si bien se ha iniciado hace unos años en países vecinos (Marino, 1997; Mazzanti, 1997; Labreveux, 1998; Rodríguez Palma, 1998; Agnusdei, 1999; Boggiano, 1999).

Este trabajo tiene como objetivo el ajuste de la metodología en las estimaciones morfométricas, cuantificando variables morfogenéticas (tasa de aparición de hojas, tasa de elongación foliar, vida media de hojas) y estructurales (número de hojas/macollo, largo y

ancho de láminas, población de macollos) en cultivares forrajeros bajo nuestras condiciones ambientales. Para conocer la variabilidad de estas características se utilizaron gramíneas invernales, nativas e introducidas, perennes y anuales, bajo dos niveles de nitrógeno.

Las mediciones se realizaron de julio a agosto de 1999. El área experimental fue parte de dos Proyectos instalados en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto: “Evaluación agronómica de dos cultivares de *Bromus auleticus*” (que aportó los cultivares perennes) y “Fertilización nitrogenada de verdeos invernales” (materiales anuales).

2 - REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 - INTRODUCCIÓN

La producción de tejido foliar es un proceso continuo el cuál es regulado por variables ambientales y por características de estado de la pastura. En plantas sin pastoreo el tejido foliar acumulado está sujeto a envejecimiento y senescencia, de los cuales resulta la acumulación de restos y la descomposición en el suelo. En pasturas pastoreadas, los tejidos foliares están sujetos a discretos eventos de defoliación en los que la frecuencia e intensidad afectan la fisiología de las plantas y por lo tanto la tasa de producción de nuevos tejidos foliares.

La optimización de los sistemas de pastoreo no puede ser concebida como independiente de la maximización de la cantidad de forraje producido o consumido por los animales, pero si como el resultado de un compromiso entre los tres flujos de tejido foliar que ocurren en los sistemas de pastoreo: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons, 1994).

Las respuestas que ocurren a la frecuencia e intensidad de defoliación a nivel de la planta involucran procesos a nivel de la interfase planta–animal: en el corto plazo, las respuestas fisiológicas unidas a la reducción en el suministro de carbono resultado de la pérdida de área foliar, limitarán la producción de tejido foliar; en el largo plazo, las respuestas morfológicas permiten a la planta adaptar su arquitectura y escapar a la defoliación (“avoidance strategy”, Briske, 1996). Por esto, la plasticidad de las plantas al régimen de defoliación juega un rol fundamental en regular la tasa de producción de nuevos tejidos foliares y la accesibilidad de estas hojas al pastoreo animal.

En esta revisión bibliográfica se analiza la acumulación de tejido foliar utilizando el modelo morfogenético (Chapman y Lemaire, 1993), que explica este proceso a través de la producción y muerte de órganos. En primer lugar se describen las variables morfogenéticas de la pastura (tasa de elongación foliar, tasa de aparición foliar y vida media foliar) y analiza como estas determinan las características estructurales de la canopia vegetal.

Posteriormente se examina el efecto de los factores ambientales tales como la temperatura, la calidad de la luz, el agua, y el efecto del agregado de nitrógeno al suelo, sobre las relaciones morfogenéticas, las características estructurales de la pastura y la acumulación de tejido foliar.

2.2 - PROCESO DE CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

La producción de tejido foliar puede ser analizada como el resultado de dos procesos que interactúan: la producción de asimilados por las plantas individuales como resultado de la intercepción de luz y fotosíntesis producida en la hoja y el uso de los asimilados por los meristemas de hoja para la producción de nuevas células en crecimiento y para la expansión del área foliar. Por esto la tasa de expansión de nuevo tejido foliar en una planta puede ser considerada limitada ya sea por la producción o por el uso de los asimilados. El uso de asimilados por los meristemas foliares está directamente determinado por la temperatura, la cual gobierna la tasa de división y expansión celular (Ben-Haj-Salah y Tardieu, 1995, citados por Lemaire y Agnusdei, 1999) y crea una demanda de carbono y nitrógeno para proveer energía y material para la expansión de tejido foliar (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Cuando el suministro de asimilados es suficiente para cubrir la demanda de los meristemas el crecimiento foliar puede alcanzar el potencial determinado por la temperatura y los asimilados excedentes pueden guardarse como carbohidratos de reserva. Cuando la planta crece, aumenta tanto el suministro de asimilados como consecuencia de la expansión del área foliar (más luz es capturada) como el tamaño y número de meristemas, alcanzándose un balance aproximado entre el suministro y la demanda de asimilados, el cual es mantenido con algunas fluctuaciones de acuerdo a variaciones en los niveles de radiación y temperatura. Si la tasa de suministro de asimilados es menor que la demanda para el crecimiento foliar entonces las plantas limitan el número de meristemas activos (reduciendo la densidad de macollos) para mantener el potencial de crecimiento foliar del macollo principal. Por esta razón, mientras la tasa de expansión foliar en los macollos maduros se ve poco afectada por el suministro de carbono, el macollaje es altamente dependiente de las variaciones en el nivel de radiación (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Los niveles de radiación y de temperatura pueden ser considerados como las dos variables climáticas básicas que determinan el crecimiento potencial de un genotipo en una situación dada. Otros factores como la disponibilidad hídrica y la nutrición mineral determinan el nivel de crecimiento actual (Lemaire *et al.*, 1987). En ausencia de estrés

hídrico, el crecimiento de las plantas mediante la expansión de tejido foliar puede ser considerado como directamente determinado por la temperatura y la nutrición nitrogenada (Gastal *et al.*, 1992).

2.2.1 - Características morfogenéticas de las plantas

La morfogénesis de las plantas se define como la dinámica de generación y expansión de órganos en el espacio (Chapman y Lemaire, 1993) e incluye mecanismos como la aparición y expansión en tamaño de nuevos órganos de la planta y su desaparición por senescencia (Lemaire y Agnusdei, 1999). A partir de estos mecanismos es factible describir y analizar el crecimiento aéreo, el que resulta de un programa de morfogénesis que define demandas diarias de asimilados (Lemaire *et al.*, 1987), cuya provisión es regulada por la intercepción lumínica y la asimilación de CO₂. Por lo cual, la expresión del potencial productivo de un determinado genotipo requiere del ajuste entre la demanda de asimilados para el cumplimiento de su programa morfogenético y la oferta de estos.

En pasturas vegetativas en las cuales sólo se producen hojas la morfogénesis es función de tres características principales: la tasa de aparición foliar, la tasa de elongación foliar y la vida media foliar (Figura N° 1). Estas características están genéticamente determinadas pero pueden modificarse por variaciones en la temperatura, nutrición nitrogenada, estado hídrico y otros factores (Chapman y Lemaire, 1993). Situaciones en que estos factores no son limitantes permitirían definir sus demandas máximas de carbono, y aportar al conocimiento del potencial de crecimiento de los genotipos forrajeros.

La tasa de elongación foliar (TEF o LER) mide el incremento diario en el largo individual de hoja (mm/día). La modificación en la tasa de elongación foliar es función de dos características: el número de células que madura por día (división celular) y el cambio en largo de las células (elongación celular) que ocurre entre la producción vía división y la maduración. La TEF también puede expresarse en incremento en el largo foliar por unidad de incremento térmico (mm/°C) (Volenec y Nelson 1983; Mac Adam *et al.*, 1989; Gastal *et al.*, 1992 b).

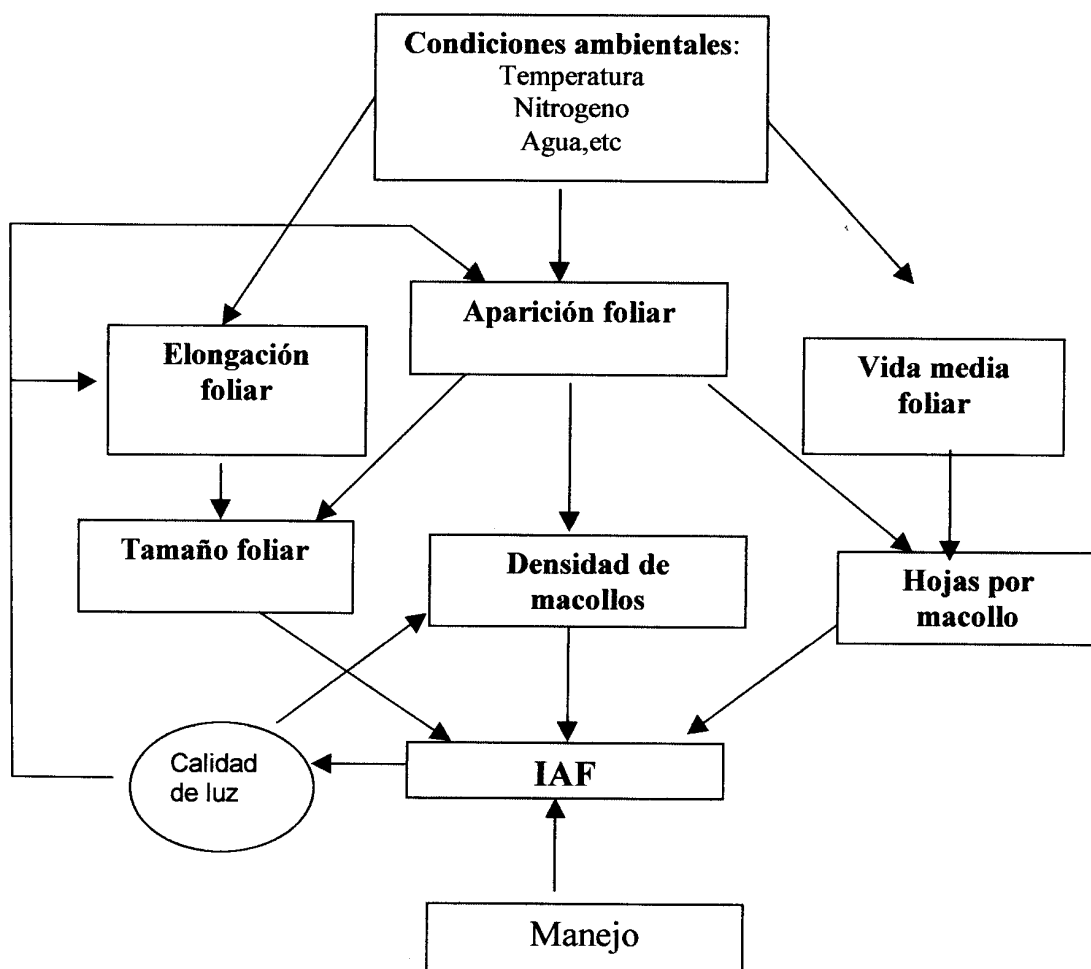


Figura N° 1: Relación entre las variables morfogénéticas y las características estructurales de la pastura.(Lemaire y Agnusdei, 1999).

La vida media foliar (VMF o LLS) mide el período de tiempo durante el cuál una porción nueva de tejido verde de hoja permanece verde. Dicho parámetro puede ser medido directamente en macollos marcados determinando la demora entre la aparición de una nueva porción de tejido foliar y su amarillamiento. También puede estimarse indirectamente como el producto entre el número máximo de hojas vivas por individuo y el intervalo de aparición de hojas (Chapman y Lemaire, 1993). La vida media foliar representa el período durante el cual, luego de una completa defoliación, se acumula tejido de hoja verde a nivel de macollo individual adulto sin ocurrir pérdidas por senescencia. Entonces como fue propuesto por Lemaire y Chapman (1996) la vida media foliar puede ser usada para la caracterización de las diferentes aptitudes de las especies para acumular tejidos foliares verdes, existiendo variaciones estacionales en diferentes especies. Por ejemplo para *Festuca arundinacea* la VMF es de 570 grados.día de crecimiento, lo que corresponde a aproximadamente 2.5 filocronos (considerando un IAH de 230 grados.día, Lemaire, 1985). En consecuencia un máximo de 2.5 hojas totalmente expandidas puedan ser acumuladas en cada macollo adulto antes de que sea alcanzado el “ceiling yield” o rendimiento potencial (Lemaire, 1988).

2.2.2 - Características estructurales de la pastura

Una pastura es una estructura muy organizada, dependiendo de las especies, variedades o genotipos, sujeta a cambios estacionales y de manejo. Los cambios en la estructura pueden modificar las tasas de producción de materia seca, el grado de utilización y el valor nutritivo del forraje (Davies, 1977).

Los tres parámetros morfogenéticos TEF, TAH y VMF determinan los componentes de la estructura de la pastura como tamaño foliar maduro (TFM o FLL), el número máximo de hojas verdes por macollo individual (NMH o NLL) y el número potencial de macollos (Chapman y Lemaire, 1993). La TAH juega un rol fundamental en determinar la estructura de la pastura (Lemaire y Agnusdei, 1999). En este sentido, especies con una alta TAH (por ejemplo raigrás perenne) tenderán a producir un elevado número de hojas pequeñas por macollo y una mayor densidad de macollos, originando una pastura de estructura corta y densa. Por el contrario, aquellas especies con una baja TAH (por ejemplo festuca alta) tenderán a producir un menor número de hojas más largas por macollo y una menor densidad de macollos, resultando una pastura de estructura potencialmente más alta. Especies con una larga vida media foliar y una baja TAH, como es el caso de *Festuca arundinacea* en relación con *Lolium perenne* (Gao y Wilman, 1993), se espera que acumulen hojas de mayor tamaño y muestren una mayor capacidad de “ceiling yield” o rendimiento potencial (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La densidad de macollaje en pasturas pastoreadas resulta del equilibrio entre las tasas de aparición y muerte de macollos. El concepto de “site filling” (Davies, 1974; Neuteboom y Lantinga, 1989) permite derivar la tasa potencial de aparición de macollos a partir de la tasa de aparición foliar. Considerando más o menos constante la demora de dos filocronos (o más dependiente de la especie) entre la aparición de una hoja dada y la aparición del correspondiente nuevo macollo, es posible calcular directamente el número máximo de macollos que pueden aparecer durante un filocrono. En pasturas densas esta tasa potencial de aparición de macollos solo será alcanzada cuando el IAF de la pastura es bajo, pues la tasa de aparición de macollos disminuye mientras el IAF se desarrolla y se detiene para valores de IAF mayores de 3-4 (Simon y Lemaire, 1987).

La muerte de macollos puede tener diferentes orígenes (Ong *et al.*, 1978; Chapman *et al.*, 1984; Woodward, 1998), una causa es la remoción de ápices por el pastoreo de animales, la que es importante en pasturas reproductivas cuando los ápices están elevados sobre el suelo. La otra causa de muerte de macollos en pasturas densas es debido a la economía del carbono. Davies *et al.* (1983) demostraron que cuando las plantas son sombreadas más materia seca es particionada para el crecimiento de los macollos existentes y menos para el desarrollo de nuevos macollos. Preferentemente los macollos jóvenes mueren (Ong, 1978) por haber sido sombreados por macollos maduros y probablemente aborten algunas yemas de macollos antes de que éstos emerjan. Este equilibrio depende del régimen de defoliación, el cuál determina la evolución del IAF; el mismo es el factor clave en gobernar la aparición y muerte de los macollos (Chapman y Lemaire, 1996).

Una determinación precisa de los principales atributos morfogenéticos foliares de las especies y genotipos ayudarán a un mejor análisis tanto de la dinámica del tejido foliar como de la estructura de la pastura bajo pastoreo. Este tipo de información es básica para avanzar en el desarrollo de estrategias de cosecha orientadas a la utilización eficiente y sostenible del crecimiento del forraje (Labreveux, 1998).

2.2.3 - Plasticidad morfogenética

Las plantas individuales pueden percibir sus propias condiciones ambientales y adaptar su morfogénesis foliar a través de una respuesta plástica (Lemaire y Agnusdei, 1999). Este fenómeno llamado “plasticidad fenotípica” (Bradshaw, 1965, citado por Lemaire y Agnusdei, 1999), juega un rol fundamental en la adaptación de las especies forrajeras al manejo del pastoreo. La plasticidad fenotípica puede definirse como el cambio progresivo y reversible en las características morfológicas de las plantas individuales. De

acuerdo a esto las pasturas pueden ser consideradas como sistemas altamente regulados donde cualquier cambio estructural determina respuestas en la morfogénesis de las plantas, lo que modifica la estructura de la pastura en si misma. En este contexto el índice de área foliar aparece como el mayor integrante de las características de la estructura de la pastura (Lemaire y Agnusdei, 1999).

La plasticidad puede tener dos manifestaciones, una morfológica y otra fisiológica. Todos los cambios son fisiológicos en origen por esto la plasticidad es fisiológica. Los cambios morfológicos ocurrirán durante el desarrollo, siendo permanentes para el órgano involucrado. Por el contrario, cambios puramente fisiológicos pueden ocurrir en cualquier momento, hasta en órganos maduros pudiendo ser reversibles y no permanentes (Chapman y Lemaire, 1993).

A nivel de la cubierta la plasticidad fenotípica se expresa por la relación entre la densidad poblacional y el tamaño de los individuos en una comunidad bajo pastoreo (Davies, 1988; Lemaire y Chapman, 1996; Boggiano *et al.*, 1999)

2.3 – FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA

2.3.1 - Efecto de la temperatura

El crecimiento y el desarrollo de los órganos foliares (morfogénesis) están primariamente gobernados por la temperatura, ambos explican en gran medida la dinámica de los flujos de tejido foliar de las plantas y se asocian con la adaptación de las mismas a la defoliación.

La temperatura y la radiación son los principales factores ambientales no controlables que definen el crecimiento estacional de una pastura, pudiendo considerar a la primera como el factor determinante de la tasa de crecimiento de la biomasa aérea (Anslow y Green, 1967; Guillet *et al.*, 1984).

La temperatura manifiesta su efecto principalmente sobre la tasa de aparición foliar (Anslow, 1966; Thomas y Norris, 1981), la tasa de elongación foliar (Peacock, 1975; Gastal *et al.*, 1992 a) y la senescencia foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

Cuando una hoja emerge, crece a una tasa de elongación (TEF), determinada por la temperatura. Luego de un período de tiempo que corresponde a la duración de la elongación, el cuál es proporcional al intervalo de aparición foliar, la hoja en elongación alcanza su tamaño final (TFM) y permanece verde durante su vida media foliar (VMF) (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En el trabajo de Lemaire y Agnusdei (1999) se presentó un modelo que simula los flujos de tejido foliar a nivel de la población de macollos asumiendo que la tasa de aparición foliar no está sincronizada entre macollos y que la probabilidad de aparición foliar es al azar cada día. Esto hace posible simular el efecto de los cambios de temperatura en el tamaño foliar y en la dinámica de crecimiento y senescencia de tejido foliar. El modelo mostró que el largo foliar final tiende a disminuir desde el otoño al invierno siguiendo las disminuciones en la temperatura y aumenta progresivamente cuando la temperatura va aumentando hacia la primavera. La tasa de elongación promedio de la población de hojas responde inmediatamente a algún cambio en la temperatura, por lo tanto el flujo de producción de tejido foliar acompaña la variación estacional de la temperatura. Sin embargo, la tasa de senescencia promedio no responde inmediatamente a las variaciones de la temperatura porque la porción de tejido foliar que muere cada día corresponde a la porción de tejido con una vida media foliar de anterioridad.

En el período donde disminuye la temperatura las porciones de tejido foliar que senecen son mayores que las producidas, ocasionando un balance negativo entre el crecimiento y la senescencia. Por el contrario, durante período de aumento de la temperatura, se obtendrá un balance positivo entre ambos flujos. En otras palabras las hojas producidas durante el otoño senecen progresivamente durante el invierno y son remplazadas por hojas más pequeñas producidas durante las condiciones de bajas temperaturas de la estación. El fenómeno inverso ocurre en primavera (Lemaire y Agnusdei, 1999).

En conclusión, cualquier evento que aumente la tasa de elongación foliar y el largo final de hoja, tales como aumentos en la temperatura o aplicaciones de nitrógeno, aumentará la tasa de crecimiento de la pastura sin alterar la senescencia, por lo tanto se modificará el balance entre los flujos de tejidos (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El efecto de la temperatura en la tasa de aparición foliar es diferencial para especies C3 y C4 creciendo en invierno y en primavera. Para especies C3, la respuesta de la tasa de aparición foliar a la temperatura es lineal con temperatura base aparente entre 3 y 5°C, para especies C4 la temperatura base es mayor ubicándose entre 8 y 9°C (Lemaire y Agnusdei, 1999). Para *Festuca arundinacea* en condiciones templadas, Lemaire (1986) citado por Lemaire y Agnusdei (1999) encontró que la temperatura base es de 0°C y el filocrón constante de 217 grados días, mientras Davies y Thomas (1983) obtuvieron un valor constante de 110 grados días para *Lolium perenne*.

La tasa de elongación foliar, es altamente dependiente de la temperatura y responde a ésta rápidamente. Sin embargo, a una misma temperatura y si el nitrógeno no es limitante, la tasa de elongación foliar es mayor en primavera que en otoño (García y Mazzanti, 1993). En varios estudios se han encontrado relaciones lineales (Baker y Younger, 1987; Mazzanti *et al.*, 1994) y exponenciales (Peacock, 1975; Thomas y Morris, 1981; Lemaire, 1985; Gastal *et al.*, 1992a) entre la tasa de extensión foliar y la temperatura. Lemaire y Chapman (1996) mencionan que la respuesta en la tasa de elongación foliar a la temperatura es exponencial en el rango de temperatura diaria promedio de 0-12°C y lineal entre 12 y 20 a 25 °C, mientras que Lemaire y Agnusdei (1999) indican que la tasa de elongación responde a la temperatura de forma aproximadamente exponencial, en un rango de 5 a 17°C en especies C3 y de 12 a 20°C en especies C4. En el rango de temperatura entre 12.5 y 17.5°C, el cual corresponde al período primaveral en la región pampeana, la tasa de elongación de las especies C3 es mayor que la de las especies C4.

2.3.2 - Efecto de la cantidad y la calidad de la luz

La acumulación de biomasa en las pasturas suele verse favorecida en plazos cortos por una baja frecuencia e intensidad de defoliación (Brougham, 1959). Esto se debe a la presencia de más biomasa foliar permitiendo una mayor captación de la luz solar disponible. Sin embargo la tasa de macollaje responde en sentido inverso, aumentando con la severidad de defoliación de la pastura (Mitchel y Glenda, 1958; Brougham, 1959, 1960; Lambert, 1962; Williams, 1970; Dovrat *et al.*, 1971; Ferro de Beca, 1972; Ishida, 1976; Grant *et al.*, 1981; Deregibus *et al.*, 1982 citados por Casal *et al.*, 1984.)

El incremento en la tasa de macollaje debido al uso más intenso y frecuente de la pastura es consecuencia de un cambio en el ambiente que rodea a la planta, provocado principalmente por el corte de plantas vecinas. El corte de la pastura permite un ambiente lumínico (cantidad de luz) en la base de la misma más favorable para la aparición de macollos

(Voisin, 1959; Younger, 1972 citados por Casal *et al.*, 1984). Cuando los rayos solares son interceptados por las hojas, disminuye la relación entre los colores rojo (600-700nm: R) y rojo lejano (700-800 nm: RL) (Robertson, 1966; Federer y Tanner, 1966; Scott *et al.*, 1968; Smith, 1973; Monteith, 1976; Holmes y McCartney, 1976; Holmes y Smith, 1976 citados por Casal *et al.*, 1984), a medida que se corta material verde la relación R/RL aumenta considerablemente. Las distintas relaciones R/RL pueden ser captadas por las plantas ya que modifican el estado de equilibrio del pigmento fitocromo, generando como consecuencia cambios en la morfogénesis de las mismas. Uno de los cambios es la menor ramificación en dicotiledóneas (Bogorad y Mc Ilrath, 1960; Kasperbauer, 1971; Tucker y Mansfield, 1972; 1973; Tucker, 1975; 1976; 1981; Heims y Wilkins, 1979) y una menor tasa de macollaje en raigrás (Deregibus y Sánchez, 1981; Casal *et al.*, 1985) a bajas relaciones R/RL de la luz recibida.

En cuanto a los cambios que ocurren desde que el estímulo lumínico es percibido por el sistema fitocromo hasta la respuesta en macollaje caben dos posibilidades: una es que la acción del fitocromo forme parte de un mecanismo complementario a nivel energético, a través de un cambio en el balance hormonal que permite liberar yemas y que luego la disponibilidad de energía determine si la yema liberada desarrolla un nuevo macollo. Otra es que un incremento en el área foliar debido a la luz roja provoque una mejor disponibilidad de fotoasimilados que permitirían el desarrollo de más macollos (Casal *et al.*, 1984).

Se debe de tener en cuenta que la base de las pasturas reciba luz mediante pastoreos severos, para estimular la actividad de las yemas axilares y aumentar la densidad de las pasturas. Estos cortes deberían hacerse en épocas de rápido crecimiento vegetativo siempre que las condiciones ambientales sean favorables.

Casal *et al.* (1985) concluyeron que al aumentar la densidad del canopeo, la radiación interceptada también aumenta, pero la relación R/RL disminuye en la base de las plantas, por lo tanto a nivel de la pastura es el IAF quién cambia la calidad de luz que llega a la base de las plantas, por esto se reduce la capacidad de producir nuevos macollos aunque las yemas estén disponibles.

El efecto de la calidad de luz fue observado en plantas vegetativas y reproductivas, además la baja relación R/RL causó un temprano desarrollo floral y aumentó el número de tallos florales en plantas reproductivas. Con una menor relación R/RL las vainas, las láminas y los tallos reproductivos se hicieron más largos, por lo tanto disminuye la inversión en

nuevos macollos pero existe una mayor inversión en la elongación de macollos ya formados (Casal *et al.*, 1985).

El IAF además de modificar el macollaje, debido a que modifica la calidad de luz, lo hace también con la tasa de aparición de hojas como lo demostró Agnusdei (1999). Gautier y Varlet-Grancher (1996) demostraron que el efecto del IAF sobre la tasa de aparición foliar podría ser explicado por una respuesta de las plantas a un cambio en la calidad de la luz en el ambiente.

FACULTAD DE AGRONOMIA

2.3.3 - Efecto de la nutrición nitrogenada

La disponibilidad de formas asimilables de nitrógeno en el suelo es uno de los factores que más limita el crecimiento de gramíneas forrajeras en regiones templado- húmedas, cuando los niveles de agua en el suelo y otros nutrientes son adecuados para el crecimiento de las plantas (Wilman y Wright, 1983; Whitehead, 1995).

Las gramíneas adaptadas a un clima templado producirían el 50-70% del total anual en primavera, 20-30% en otoño, 5-10% en invierno y un rango más variable de 15-35% en verano (García, S.C. y Mazzanti, A., 1993). La fertilización nitrogenada aumenta la producción de forraje en cualquier época del año, aunque con diferentes magnitudes y eficiencias.

2.3.3.1 - Nitrógeno y crecimiento de las plantas.

El nitrógeno cumple un rol importante para las plantas porque participa en funciones vitales en el metabolismo y crecimiento, como componente de la molécula de clorofila, aminoácidos y enzimas, actuando sobre el proceso de utilización de carbohidratos, el desarrollo y la actividad radical, y la absorción de otros nutrientes (Olson y Kurtz, 1982). El nitrógeno promueve el crecimiento a través de una mayor síntesis proteica utilizando los carbohidratos producidos por la fotosíntesis (Holmes, 1968; Robson y Parsons, 1978; Woledge y Pearse, 1985; Gastal y Lemaire, 1988; Mazzanti, 1990; Belanger *et al.*, 1992a).

El incremento en el suministro de nitrógeno mediante la fertilización 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 (Holmes, 1968; Wilman y Wright, 1983; Whitehead, 1995).

Las modificaciones que determina el nitrógeno sobre el crecimiento aéreo de las gramíneas forrajeras pueden analizarse en función de su acción sobre las relaciones morfogenéticas que determinan la producción y muerte de órganos y las características estructurales de la canopia vegetal y sobre las relaciones tróficas que determinan el balance de carbono de la cubierta vegetal (Lemaire *et al.*, 1987; Mazzanti, 1990).

La fertilización con nitrógeno por sus efectos positivos sobre las variables morfogenéticas, actúa directamente sobre el desarrollo del índice de área foliar y la capacidad de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (Gastal y Lemaire, 1988). Bajo condiciones de corte ello determina aumentos del área foliar, lo que incrementa la cantidad de radiación solar incidente interceptada por el canopeo y la tasa de crecimiento del cultivo (Holmes, 1968; Robson y Parsons, 1978; Belanger *et al.*, 1992 a; Dewar, 1996; Marino, 1996). Este efecto parecería estar limitado a situaciones donde los valores de IAF son menores de 3 o 4 con una incompleta intercepción de luz. Si el crecimiento ocurre bajo pasturas de alta densidad, la intercepción de luz podría explicar una baja proporción de las diferencias en producción de materia seca entre regímenes contrastantes de nitrógeno. En esas condiciones, el nitrógeno produce una mayor eficiencia de transformación de la energía en biomasa aérea. Esta mayor eficiencia de conversión de la radiación interceptada, radicaría en que los cultivos no carenciados en nitrógeno tendrían una mayor eficiencia fotosintética por unidad de área foliar en comparación con los carenciados (Lemaire *et al.*, 1984; Woledge y Pearse, 1985; Gastal y Saugier, 1986; Gastal y Belanger, 1993; Marino, 1996) y destinarían una mayor proporción de asimilados carbonados al crecimiento de órganos aéreos en relación a los subterráneos (Belanger *et al.*, 1992).

En condiciones de corte, la respuesta global del crecimiento del forraje a la fertilización nitrogenada se explica en 60-70% por el incremento del área foliar (longitud de hojas y pseudotallos) y la mayor cantidad de energía fotosintéticamente activa que acumulan los cultivos no carenciados (Gastal y Lemaire, 1988; Belanger, 1990). En menor proporción (10-20%) contribuye sus efectos sobre la capacidad fotosintética por unidad de área foliar (Woledge y Pearse, 1985) y otra proporción similar (10-20%) se debe a una mayor proporción de asimilados que se destinan al crecimiento de órganos aéreos en comparación con los subterráneos (Belanger *et al.*, 1992).

En situaciones de pastoreo, cuando se realizan las comparaciones de respuesta al nitrógeno bajo IAF similares, se ha observado que la constante defoliación limita las diferencias de evolución del área foliar en función de la fertilización nitrogenada. En estas condiciones se observaron reducciones en la respuesta en términos de tasa de elongación foliar, pasando a ser el principal componente de respuesta el aumento en la densidad de individuos (Mazzanti *et al.*, 1994; Rodríguez Palma, 1998).

García y Mazzanti (1993) plantean que el mayor impacto del nitrógeno sobre el crecimiento de gramíneas de clima templado está dado por un aumento en el IAF, a través de un incremento en la tasa de elongación foliar (principal componente en la respuesta al nitrógeno en primavera) y en la tasa de macollaje (principal componente de la respuesta al nitrógeno en otoño).

El mayor desarrollo de la parte aérea provoca aumentos del volumen del suelo explorado y por ende en la posibilidad de absorción de agua y nutrientes. Ello se traduce en más agua que pasa desde el suelo hacia la atmósfera a través de las plantas, por lo tanto aumenta la transpiración y disminuye la evaporación, determinando una mayor eficiencia en el uso del agua por acción del nitrógeno (García y Mazzanti, 1993).

2.3.3.2 - Efecto en las variables morfogénicas

2.3.3.2.1 - Tasa de elongación foliar

El efecto más importante del nitrógeno se observa sobre la tasa de elongación foliar (Nelson *et al.*, 1977; Davies, 1979; Thomas, 1983; Wilman y Wright, 1983; Pearse y Wilman, 1984; Gastal *et al.*, 1992a).

Como consecuencia de la fertilización nitrogenada los tejidos se vuelven más turgentes, con paredes primarias más delgadas, facilitándose de esta forma la división y elongación celular (Tisdale *et al.*, 1993). Debido a la diferencia temporal y espacial de los procesos de crecimiento foliar, el nitrógeno sería primeramente utilizado para la división celular, mientras que la síntesis de proteínas cloroplásticas (en la zona de maduración celular) se realiza con nitrógeno reciclado, incorporado en las proteínas durante la producción celular (Gastal y Nelson, 1994).

En dos experimentos la tasa de elongación aumentó de 0.64 a 1.34 cm/día debido a la aplicación de 500 kg N/há/año comparado con 0 aplicación, con bajos signos de disminución de la respuesta al aumentar la tasa de aplicación a más de 500 kg/há/año (Wilman y Wright, 1983).

Se encontró que en diferentes especies de gramíneas con diferentes niveles de fertilización nitrogenada las tasas de aumento en la elongación foliar por unidad de incremento térmico (mm/°C) fueron similares en los tratamientos con 0, 50, 100 kg N/há/año (Rodríguez Palma, 1998). La respuesta de la tasa de elongación foliar a la fertilización nitrogenada y a la temperatura media diaria del aire, fue aumentando a medida que aumenta la temperatura del aire y es mayor con dosis más altas, pero es mayor la respuesta en raigrás que en avena a dosis mayores (Mazzanti *et al.*, 1997).

2.3.3.2.2 - Tasa de aparición de hojas

La tasa de aparición foliar juega un rol central en el programa morfogénico de las plantas por su influencia directa en cada uno de los tres componentes de la estructura de la pastura (tamaño final de hoja, densidad de macollos y hojas por macollo). La TAH está directamente influenciada por la temperatura y depende poco del nivel de nutrición nitrogenada para pasturas templadas (Lemaire, 1988, Whitehead, 1995). No obstante, hay autores que indican que el nitrógeno aumenta la tasa de aparición foliar (Davies, 1979; Wilman y Mohamed, 1980; Thomas, 1983; Longnecker y Robson, 1994; Marino, 1996).

La fertilización nitrogenada en raigrás “Tama” incrementó 30% la velocidad con que las hojas aparecieron, disminuyendo el filocrono desde 150 GDD por hoja a 106 GDD por hoja, o medido en días por hoja desde 13.8 a 9.7, con 0 y 150 kg/há respectivamente. Esta respuesta fue significativa hasta la dosis de 150 kg/há, que correspondió con un contenido de N en planta que duplicó el del testigo (Lattanzi *et al.*, 1996).

Lattanzi *et al.* (1997) demostraron que existe una interacción entre la dosis de nitrógeno aplicado y la especie, ya que la tasa de aparición foliar fue más rápida con fertilización nitrogenada en raigrás pero no en avena. Se observó en raigrás que a medida que aumentaba la dosis de fertilización nitrogenada se hacía más corto el filocrono (GDD/día), sin embargo en avena la tasa de aparición de hojas sin aplicación de N tendió a ser más baja que con aplicación de N. Esta no se vio afectada en dosis entre 150 y 250 kg N/há en

raigrás y entre 50 y 250 kg N/há en avena, mostrando similares filocronos 112 y 113 GDD por hoja a partir de 150 kg/há (112 y 113 GDD por hoja para raigrás y avena, respectivamente).

2.3.3.2.3 - Vida media foliar

La vida media foliar es levemente reducida por la deficiencia de nitrógeno (Gastal y Lemaire, 1988). Sin embargo debido al gran efecto de la nutrición nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar y sobre el tamaño de hoja, la tasa de senescencia aumenta en términos absolutos con el nivel de fertilización nitrogenada (Mazzanti y Lemaire, 1994). De esta manera un aumento en la fertilización nitrogenada en manejos de pastoreo no adaptado podría ocasionar un aumento drástico en la senescencia y disminuir la acumulación de tejido foliar en las pasturas.

Si bien los cambios metabólicos involucrados en el proceso de senescencia foliar están controlados genéticamente, el tiempo de senescencia y su tasa de progreso están influidos entre otros factores por el suministro de nutrientes (Whitehead, 1995). Wilman y Mares Martins (1977) y Pearse y Wilman (1984) encontraron que la fertilización nitrogenada retarda la senescencia foliar durante las primeras semanas post- aplicación, pero que luego la acelera.

Bajo situaciones de corte en gramíneas templadas fertilizadas con nitrógeno se ha observado aumentos en el número de hojas que mueren por macollo por semana (Wilman y Mohamed, 1980; Pearse y Wilman, 1984) y reducción de la longevidad de las hojas (Davies, 1979). Pero en pasturas simples en situaciones de pastoreo continuo, en donde se mantiene un similar índice de área foliar entre tratamientos de fertilización nitrogenada por modificaciones de la carga animal, la mayor parte de crecimiento adicional obtenido por efecto del nitrógeno es consumido por los animales, conduciendo a reducciones en las pérdidas por senescencia (Laidlaw y Steen, 1989; Mazzanti, 1990).

2.3.3.3 - Efecto sobre las características estructurales de la pastura

La fertilización nitrogenada, a través de sus efectos sobre la morfogénesis, modifica el conjunto de variables que caracterizan la estructura de la pastura (Chapman y Lemaire,

1993). Existen evidencias que muestran respuestas positivas, aunque pueden variar entre especies, estado fenológico y acumulación de biomasa de las cubiertas (Whitehead, 1995).

Las variables estructurales que se modifican son: tamaño final de las hojas (largo, ancho medio, espesor y peso de la lámina), largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos (Ryle, 1964; Wilman y Mohamed, 1980; Nelson y Zarrouh, 1981; Wilman y Pearce, 1984; Laidlaw y Steen, 1989; Mazzanti *et al.*, 1994; Whitehead, 1995; Marino, 1996; Marino *et al.*, 1996). Los efectos del nitrógeno sobre otras variables estructurales como el número de hojas vivas por macollo son poco coincidentes en la literatura (Wilman y Wright, 1983).

La fertilización con nitrógeno incrementa el ancho y espesor de las hojas con un aumento del volumen por lámina foliar y de la longitud del pseudotallo (Wilman y Mohamed, 1980; Wilman y Wright, 1983; Pearce y Wilman, 1984; Whitehead, 1995). Según Mazzanti *et al.* (1997) el raigrás presentó un mayor nivel de respuesta a la fertilización nitrogenada que avena para largo foliar, longitud del pseudotallo y número de hojas por macollo, en cambio la capacidad de respuesta fue mayor en avena que en raigrás cuando se considera el ancho foliar, siendo el comportamiento similar entre especies para la densidad y peso de macollos.

La fertilización nitrogenada incrementa la tasa de aparición y la densidad de macollos de pasturas de gramíneas en condiciones de corte (Wilman y Wright, 1983; Whitehead, 1995; Marino, 1996; Schenester y Rimieri, 2001) y de pastoreo (Mazzanti *et al.*, 1994). El incremento que se observa sobre la tasa de aparición de macollos en respuesta a la fertilización nitrogenada puede ser parcialmente explicado por un efecto directo del nitrógeno sobre la activación de los meristemas potencialmente productores de nuevos individuos (Whitehead, 1995). También se destaca un efecto indirecto, consecuencia del incremento en la tasa de aparición de hojas (Lattanzi *et al.*, 1997), lo cual implica la generación de un mayor número de sitios potencialmente productores de macollos para los cultivos no carenciados en N.

El efecto de la fertilización nitrogenada sobre la cantidad de hojas emergidas por macollo es variable. En la mayoría de los casos se coincide en que la estimula (Ryle, 1964; Wilman y Wright, 1983; Pearce y Wilman, 1984; Longnecker y Robson, 1994; Whitehead, 1995; Lattanzi *et al.*, 1996), aunque algunos autores no encontraron efecto del nitrógeno sobre el número de hojas nacidas por macollo (Davies, 1979; Wilman y Mohamed, 1980). La fertilización con nitrógeno en general incrementa el número de primordios foliares

formados por macollos (Wilman y Mohamed, 1980; Wilman y Wright, 1983; Pearse y Wilman, 1984; Whitehead, 1995).

2.4 – INTERACCIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y EL MANEJO DEL PASTOREO

Como lo demuestran Parsons *et al.* (1988) los objetivos de manejo de los sistemas de pastoreo tratan siempre de conciliar la maximización de la producción de forraje y la optimización de la eficiencia del uso del mismo.

Para animales en pastoreo solo la fracción viva de la biomasa de la pastura necesita ser considerada y por esta razón la dinámica de senescencia y de descomposición asume un importante rol.

La producción cosechable es aquella porción de la producción primaria que puede ser cosechada antes de la senescencia . Esto depende en primer lugar de la vida media foliar de las especies dominantes de la pastura (Chapman y Lemaire, 1993).

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

Conocer el intervalo de aparición foliar y el número de hojas vivas por macollo permite establecer estrategias de pastoreo, tomando en cuenta el tiempo de descanso óptimo para cada especie en particular. Por ejemplo, para raigrás perenne el intervalo de aparición de hojas en primavera es de 7 a 8 días y contando que posee 3 hojas vivas por macollo, el período óptimo de descanso entre pastoreos sería de 21 días. En invierno el intervalo de aparición de hojas es de 10 a 30 días por lo tanto el período de descanso entre pastoreos debería ser mayor.

2.5 – CONCLUSIONES

La morfogénesis se define como la dinámica de generación y expansión de órganos en el espacio y es función de tres características principales: tasa de aparición foliar, tasa de elongación foliar y vida media foliar, las cuáles están genéticamente determinadas, pudiendo ser modificadas por variaciones en la temperatura, nutrición nitrogenada, estado hídrico y otros factores. Dichos parámetros morfogenéticos determinan los componentes de la estructura de la pastura como ser el tamaño foliar maduro, el número máximo de hojas verdes por macollo individual y el número potencial de macollos (el cual resulta del equilibrio entre las tasas de aparición y muerte de los mismos).

Las plantas perciben cambios en las condiciones ambientales y adaptan su morfogénesis, este fenómeno llamado plasticidad fenotípica puede ser reversible cuando ocurren cambios fisiológicos, por el contrario cuando durante el desarrollo ocurren cambios morfológicos pueden ser permanentes.

Dentro de los factores que influyen sobre las variables morfogenéticas y estructurales de la pastura, la temperatura y la radiación solar son los principales factores ambientales no controlables que definen su crecimiento estacional, pudiendo considerar a la primera como el factor determinante de la tasa de crecimiento de la biomasa aérea. La temperatura afecta principalmente la tasa de aparición, elongación y senescencia foliar.

En cuanto a la calidad de luz, es modificada por el IAF, al aumentar la densidad del canopeo, provocando reducciones en la relación R/RL, captada por las yemas ubicadas en la base de los tallos que producen nuevos macollos.

Respecto al nitrógeno, el efecto más importante se observa sobre la tasa de elongación foliar, este nutriente vuelve los tejidos más turgentes, produciendo paredes más delgadas y facilitando la división y la elongación celular. Con respecto al efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición foliar la información es contradictoria. Por otro lado, la vida media foliar es levemente reducida por la deficiencia de nitrógeno. Algunos autores encontraron que la fertilización nitrogenada retarda la senescencia foliar en las primeras semanas post-aplicación, pero luego la acelera.

Como consecuencia de los cambios en las características morfogénicas debido al agregado de nitrógeno se modifican las características estructurales como: tamaño final de hoja, largo de pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos, las cuales muestran respuestas positivas a la fertilización nitrogenada aunque pueden variar entre especies, estado fisiológico y acumulación de biomasa.

3 - MATERIALES Y METODOS

3.1 - CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

El trabajo experimental se realizó durante los meses de julio y agosto del año 1999, sobre un experimento ya instalado en el campo experimental de Pasturas de la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (E.E.F.A.S.), sobre suelos Brunosoles éutricos de la Unidad Itapebí-Tres Arboles, correspondientes a la Formación Arapey.

Condiciones climáticas

Se presentan en el Anexo los registros de precipitaciones y temperaturas medias ocurridas durante el período experimental tomados en el Parque Agrometeorológico de la E.E.F.A.S., así como la comparación de estas con las normales climáticas del período 1961-1990. (Ver Anexo N° 3).

La temperatura media del aire durante los meses de Julio y Agosto fue similar al registrado como promedio de la serie histórica 1961-1990. La precipitación acumulada en ambos meses (143.5 mm) fue similar al acumulado en la serie histórica (143 mm), pero con una notoria diferencia en su distribución ya que en Julio fue 82 % superior pero en agosto 85 % inferior al promedio de la serie histórica.

Especies

Se analizaron seis variedades comerciales, tres de ellos son perennes invernales: *Bromus auleticus* variedad "Zarco", *Bromus auleticus* variedad "Potrillo" y *Festuca*

arundinacea variedad “Tacuabé”, y tres son anuales: *Lolium multiflorum* variedad “Titán”, *Lolium multiflorum* variedad “LE 284” y *Avena byzantina* variedad “LE 1095 a”. Cabe destacar que las especies perennes fueron sembradas asociadas con leguminosas (*Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*), en otoño de 1998.

Niveles de fertilización

Las especies anuales se fertilizaron a la siembra (01/04/1999) con 21 unidades de P_2O_5 por hectárea en forma de superfosfato de calcio simple (0-21-23-0). El fertilizante nitrogenado también se aplicó a la siembra y consistió en dos niveles de 25 y 50 unidades de nitrógeno por hectárea en forma de urea (46-0-0).

Las especies perennes se fertilizaron a los 42 días de la siembra (03/06/1998) con 30 unidades de P_2O_5 por hectárea en forma de superfosfato y se aplicaron 25 y 50 unidades de nitrógeno en forma de urea. En estos materiales se realizaron refertilizaciones (12/04/1999) con dos niveles de fertilización nitrogenada: 25 y 50 unidades de nitrógeno por hectárea en forma de urea.

Diseño experimental

El diseño experimental consistió en parcelas completamente aleatorizadas. Los tratamientos resultan de la combinación de seis genotipos por dos niveles de fertilización nitrogenada, con dos repeticiones en el espacio.

3.2 – METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

El enfoque metodológico se basó en el análisis del efecto del nitrógeno sobre la morfogénesis de hojas y el estudio de la dinámica de los flujos de tejido foliar en los seis genotipos. Las mediciones se realizaron durante 35 días a partir del 22/07/1999 hasta el 26/08/1999.

3.2.1 - Marcación de individuos

Para cada especie y nivel de fertilización nitrogenada se trazaron dos transectas de aproximadamente 2 metros en cada parcela. Dentro de cada una de las transectas se marcaron al azar 15 macollos individuales, con anillos de alambre de diferentes colores.

En el total del experimento los macollos marcados fueron 360 para los seis materiales.

3.2.2 - Mediciones a campo

Durante el período experimental con una frecuencia bisemanal se realizaron mediciones de la longitud de todas las láminas verdes de cada macollo marcado. Se midió desde la lígula hasta la punta de la lámina o hasta el límite del área senescente (Arosteguy, 1982; Davies, 1993). Se contabilizó el número de hojas y su estado asignándole diferentes códigos (ver tabla N° 1).

Tabla N° 1: Códigos utilizados en función del tipo de hoja

Hoja vieja o senescente	10
Hoja nueva o en crecimiento	11
Hoja cortada o consumida	20

El 11/08/1999 se determinó la densidad de macollos totales, en cada parcela, mediante la ubicación de un rectángulo de 10 x 25 cm. Los mismos fueron clasificados según su tamaño, en tres grupos: grandes, medios y pequeños.

3.2.3 - Mediciones en laboratorio

Durante el período experimental (22/07/1999 al 26/08/1999) se realizó un muestreo destructivo de macollos. En cada genotipo y nivel de fertilización se cosecharon 15 macollos grandes, 15 medios y 15 pequeños, en los cuales se hicieron las siguientes determinaciones:

- longitud total (mm) y peso fresco (miligramos) de las láminas de los 15 macollos
- peso seco (en miligramos) de las láminas, secados a estufa a 60 °C
- ancho promedio de las láminas (en mm)

Con estas determinaciones se estimó el peso seco (mg) de cada mm lineal de lámina.

3.3 - ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO

La tasa de elongación foliar **TE** (mm/macollo/día) en cada una de las especies se calculó a partir de las variaciones positivas en el largo foliar de las láminas entre dos mediciones sucesivas. Para este cálculo se excluyeron las hojas que sufrieron eventos de defoliación. A partir de este dato y con la temperatura promedio acumulada entre dos mediciones sucesivas con una temperatura base de 0°C se determinó la tasa de elongación en mm/°C/día.

Con los valores de la tasa en términos de largo foliar y el peso seco del milímetro de lámina se determinó la tasa de crecimiento diaria en términos de peso (mg MS/macollo/día) y con la densidad de macollos se determinó la tasa de crecimiento bruto por unidad de superficie **TCB** (kg MS/ha/día) de cada una de las especies.

3.4 - ESTIMACIÓN DE LA SENESCENCIA

La tasa de senescencia foliar **TS** (mm/macollo/día) en cada uno de los genotipos se calculó a partir de las variaciones negativas en el largo foliar en las láminas entre dos medidas sucesivas. Para este cálculo se excluyó la pérdida de material foliar por defoliación. La tasa de senescencia expresada en mm/°C/día se obtuvo a partir de la

información de la tasa en mm/macollo/día y la temperatura promedio acumulada tomando una temperatura base a 0°C .

Con los valores de tasa en términos de largo foliar y el peso seco del milímetro lineal de lámina se determinó la tasa de senescencia diaria en términos de peso (mg MS/macollo/día). Con la densidad de macollos se determinó la tasa de senescencia diaria por unidad de superficie TS (kg MS/ha/día) de cada uno de los genotipos

3.5 - DETERMINACIÓN DEL CRECIMIENTO NETO DEL FORRAJE

La determinación de la tasa de crecimiento neto TCN en cada uno de los genotipos se realizó en base a la diferencia entre las tasas de elongación foliar diaria y senescencia foliar diaria (expresadas en mm/macollo/día y mm/°C/día) y por la diferencia entre las tasas de crecimiento bruto y senescencia por unidad de superficie (expresadas en kg MS/ha/día).

3.6. DETERMINACIÓN DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES

3.6.1 Intervalo de aparición foliar

El intervalo de aparición foliar se calculó a partir del promedio de días entre la aparición de dos hojas sucesivas. Con éste dato y la temperatura promedio acumulada durante esos días se obtuvo el intervalo de aparición foliar en grados.día de crecimiento.

3.6.2 Vida media foliar

La vida media foliar se estimó a partir del producto del intervalo de aparición de hojas y el número promedio de hojas vivas (Chapman y Lemaire, 1993).

3.6 - ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La información de las mediciones morfométricas se procesaron mediante planilla Excel.

Los datos obtenidos en el ensayo fueron analizados mediante el programa estadístico SAS (1998), por análisis de varianza, realizando las comparaciones de medias por el test de Tukey con una probabilidad de 5 % y por el procedimiento ls means.

Las respuestas en elongación foliar, senescencia foliar y crecimiento neto foliar a la temperatura acumulada (suma térmica, en °C) entre ambos niveles de fertilización se compararon estadísticamente mediante el Proc. Reg. del SAS (1998) a través del test de coincidencia y paralelismo.

Los modelos estadísticos utilizados fueron:

1- Para comparar entre ambos niveles de fertilización nitrogenada dentro de cada especie

$$y = \mu + N_i + e_{ij}$$

Donde y corresponde a las tasas diarias de elongación foliar, senescencia foliar y crecimiento neto foliar

μ es la media general

N_i es el efecto de la fertilización nitrogenada ($i = 1, 2$; con 1=25 y 2=50 unidades de N por hectárea)

e_{ij} es el error experimental.

2- Para la comparación entre los dos materiales de raigrás o entre los dos materiales de bromus

$$y = \mu + G_i + e_{ij}$$

Donde y es la tasa de elongación foliar diaria, la tasa de senescencia foliar diaria, tasa de crecimiento foliar diaria

μ es la media general

G_i es el efecto del genotipo ($i=1,2$; con 1=raigrás Titán y 2=raigrás LE 284 en la comparación entre los dos materiales de raigrás y 1=bromus Zarco y 2=bromus Potrillo en la comparación entre materiales de bromus)

e_{ij} es el error experimental.

3- Para las comparaciones entre avena versus los dos materiales de raigrás o festuca versus los dos materiales de bromus

$$y = \mu + G_i + e_{ij}$$

Donde y es la tasa de elongación foliar diaria, la tasa de senescencia foliar diaria, la tasa de crecimiento foliar diario

μ es la media general

G_i es el efecto del genotipo ($i=1,2$; con 1=avena y 2= promedio entre los materiales de raigrás; y 1=festuca y 2= promedio de los materiales de bromus en la comparación entre festuca y los materiales de bromus)

e_{ij} es el error experimental

4- Para la comparación entre anuales versus perennes

$$y = \mu + G_i + e_{ij}$$

Donde y es la tasa de elongación foliar diaria, la tasa de senescencia foliar diaria, tasa de crecimiento neto foliar diario

μ es la media general

G_i es el efecto genotipo ($i=1,2$; con 1=anuales y 2= perennes)

e_{ij} es el error experimental

5- Para las comparaciones entre todas las especies

$$y = \mu + G_i + N_j + G*N_{ij} + e_{ijk}$$

Donde y es tasa de elongación foliar diaria, tasa de senescencia foliar diaria, tasa de crecimiento neto foliar diario, número de macollos totales, porcentaje de cada tipo de macollo.

μ es la media general

G_i es el efecto del genotipo ($i=1$ a 6)

N_j es el efecto del nivel de fertilización nitrogenada ($j=1,2$; con 1=25 y 2=50 unidades de N por hectárea)

$G*N_{ij}$ es el efecto de interacción entre el genotipo y el nivel de fertilización nitrogenada

e_{ijk} es el error experimental

4 - RESULTADOS

4.1 - ESPECIES ANUALES

4.1.1. *Lolium multiflorum* cv. Titán

4.1.1.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar diaria por grado de temperatura se incrementó significativamente en 27 % por el efecto de la mayor fertilización nitrogenada (cuadro N°1).

La tasa de elongación foliar fue aumentando a medida que aumenta la temperatura media diaria acumulada del aire, siendo la respuesta mayor en la dosis más alta de nitrógeno (gráfico N°1).

Cuadro N°1. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm /°C/día).

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	0.858 b	1.093 a
Nivel de significancia	0.0016	

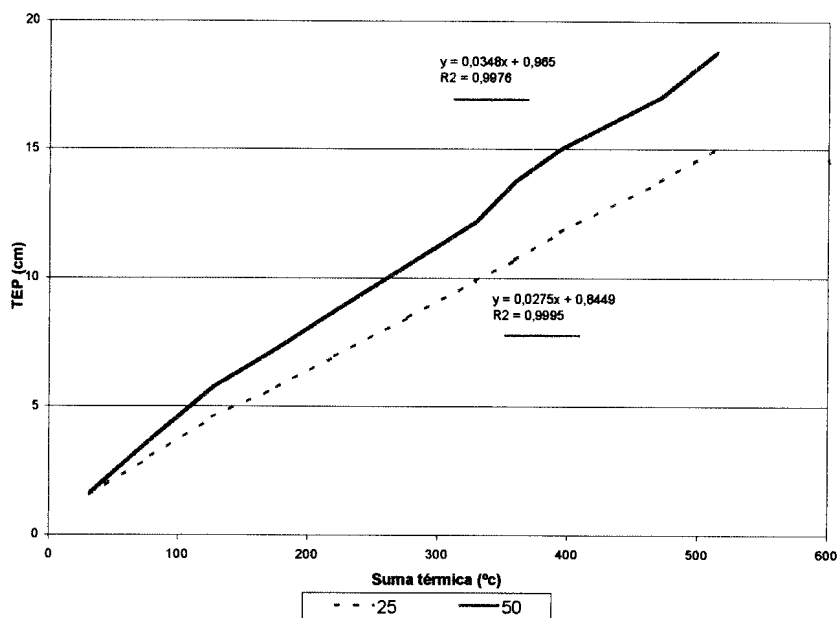


Gráfico N°1: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

La gráfica muestra que esta variable posee una relación lineal con la temperatura, con altos índices de correlación tanto para N25 como N50. Con 50 unidades de N la respuesta en elongación foliar al incremento en la temperatura fue mayor.

4.1.1.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar

No existieron diferencias significativas en esta variable para los dos niveles de nitrógeno utilizados.

Cuadro N°2. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	1.157 a	1.177 a
Nivel de significancia	0.8400	

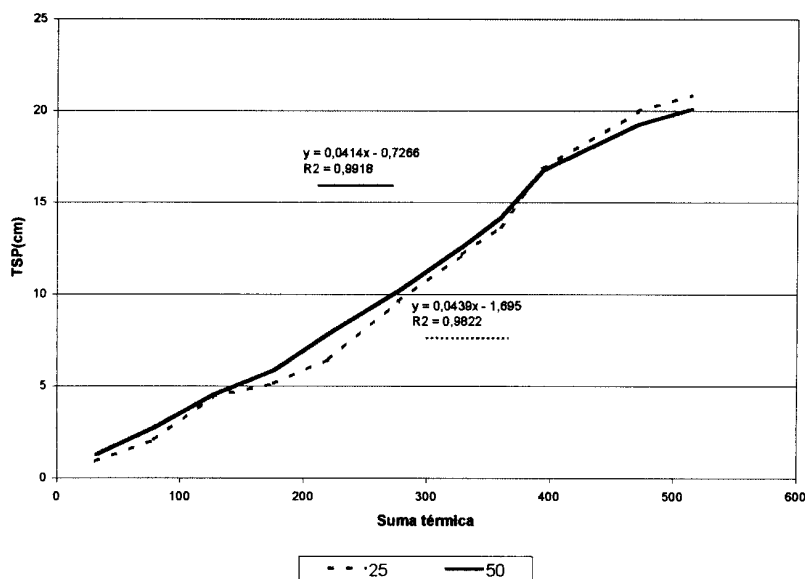


Gráfico N°2: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

La relación entre la tasa de senescencia foliar diaria y la suma térmica es lineal y no difiere entre los niveles de nitrógeno, confirmando los resultados de la prueba de comparación de medias por Tukey.

4.1.1.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto

La tasa de crecimiento neto foliar diario fue significativamente mayor (260 %) con el nivel superior de N. Esta diferencia está explicada por la mayor tasa de elongación foliar con el nivel 50 frente a 25, ya que no existen diferencias significativas en la tasa de senescencia foliar entre los dos niveles (ver cuadro N° 3).

Cuadro N° 3. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	- 0.300 b	- 0.083 a
Nivel de significancia	0.0243	

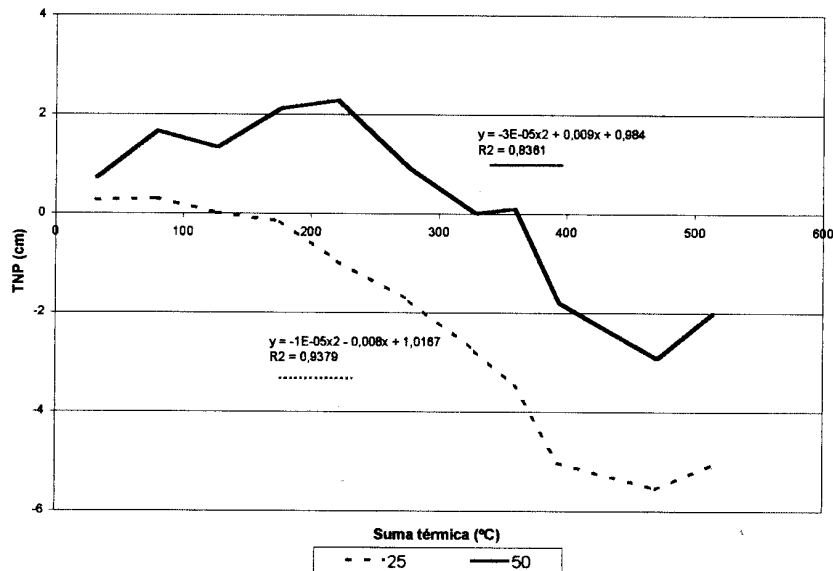


Gráfico N°3: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

En el promedio del período de medición la tasa de crecimiento neto foliar resultó negativa, pero analizando su evolución (gráfico N°3) se observa que dicho comportamiento comienza a darse a partir de determinado momento. Para el tratamiento con 50 unidades de N ocurre a partir de 359,4°C acumulados, correspondiendo al 16/08/99. La mayor senescencia por °C acumulado respecto a lo que crece se asociaría a que al no estar bajo régimen de pastoreo o corte la biomasa acumulada era ya suficiente para captar el máximo de luz incidente (IAF óptimo) provocando el sombreado de las hojas inferiores del canopeo, la reducción de su eficiencia fotosintética y el incremento de la pérdida del material foliar por senescencia.

Sin embargo en el tratamiento con 25 unidades de N dicha tasa negativa comienza antes, a los 126,5°C acumulados que corresponde al 29/07/99. Esto como consecuencia de que desde el momento en que se iniciaron las medidas la tasa de crecimiento fue levemente superior a la de senescencia y a partir de la fecha indicada la tasa de senescencia aumenta más que el crecimiento (gráfico N°4).

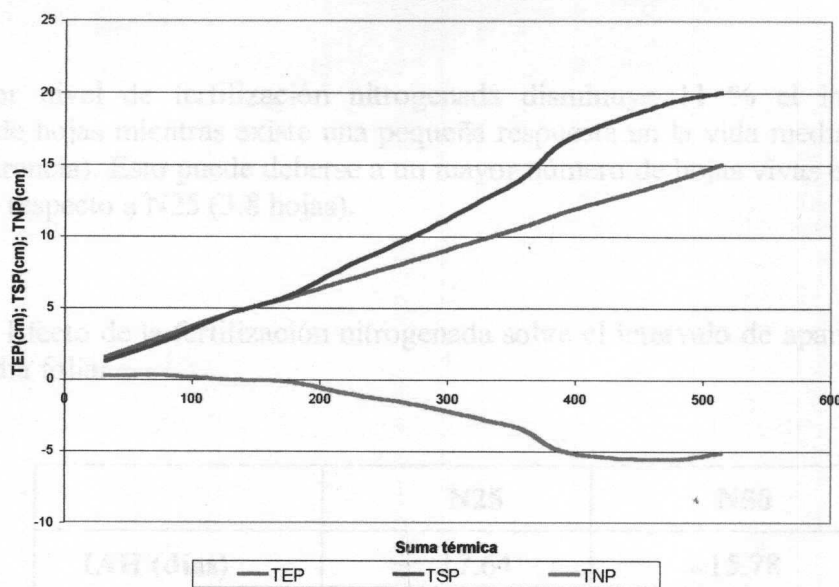


Gráfico N°4: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para N 25

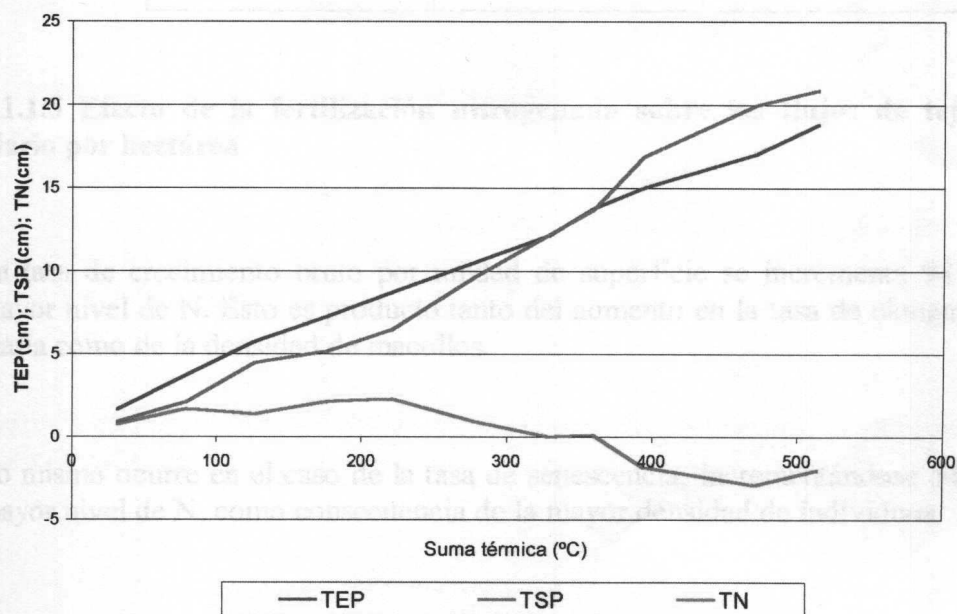


Gráfico N°5: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás Titán para N 50

4.1.1.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Con mayor nivel de fertilización nitrogenada disminuye 11 % el intervalo de aparición de hojas mientras existe una pequeña respuesta en la vida media foliar (un día de diferencia). Esto puede deberse a un mayor número de hojas vivas en N50 (4.3 hojas) con respecto a N25 (3.8 hojas).

Cuadro N° 4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar.

	N25	N50
IAH (días)	17.64	15.78
IAH (GDC)	277.99	241.60
VMF(días)	66.85	67.85

4.1.1.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

La tasa de crecimiento bruto por unidad de superficie se incrementa 94 % con el mayor nivel de N. Esto es producto tanto del aumento en la tasa de elongación foliar diaria como de la densidad de macollos.

Lo mismo ocurre en el caso de la tasa de senescencia, incrementándose 54 % con el mayor nivel de N, como consecuencia de la mayor densidad de individuos.

Para los dos niveles de N la tasa de crecimiento neto por superficie es negativa, como resultado de que la senescencia es mayor que el crecimiento bruto por superficie.

Cuadro N° 5. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	47.76	92.49
TS (kg MS/há/día)	66.29	102.30
TCN (kg MS/há/día)	-18.53	-9.81
TE (mm/mac/día)	3.82	4.88
TS (mm/mac/día)	5.30	5.40
Peso (mg/mm lámina)	0.37	0.41
N° macollos/m²	3400	4640

4.1.2. *Lolium multiflorum* cv. LE 284

4.1.2.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

Para este cultivar no se detectan diferencias significativas en la tasa de elongación foliar entre los dos niveles de fertilización, sin embargo tiende a ser 15 % mayor en el nivel alto (N50) respecto al nivel bajo (N25).

Cuadro N° 6. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día).

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	1.090 a	1.258 a
Nivel de significancia	0.1299	

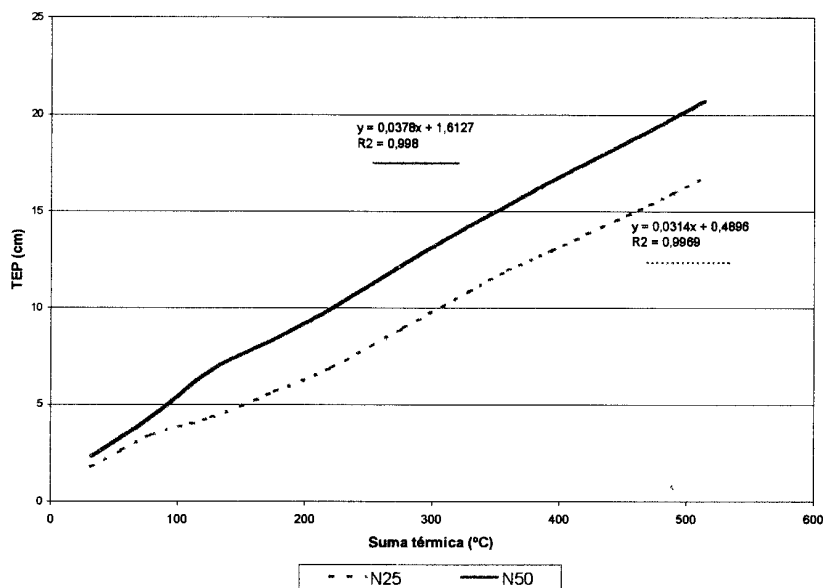


Gráfico N°6: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

La relación entre las variables estudiadas es nuevamente lineal. El gráfico N°6 confirma la tendencia mencionada anteriormente donde a partir de aproximadamente los 80 °C acumulados la tasa de elongación se hace mayor en N50 respecto a N25.

4.1.2.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar

En este caso no existen diferencias significativas entre los dos niveles de N.

Cuadro N° 7. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	1.752 a	1.700 a
Nivel de significancia	0.7492	

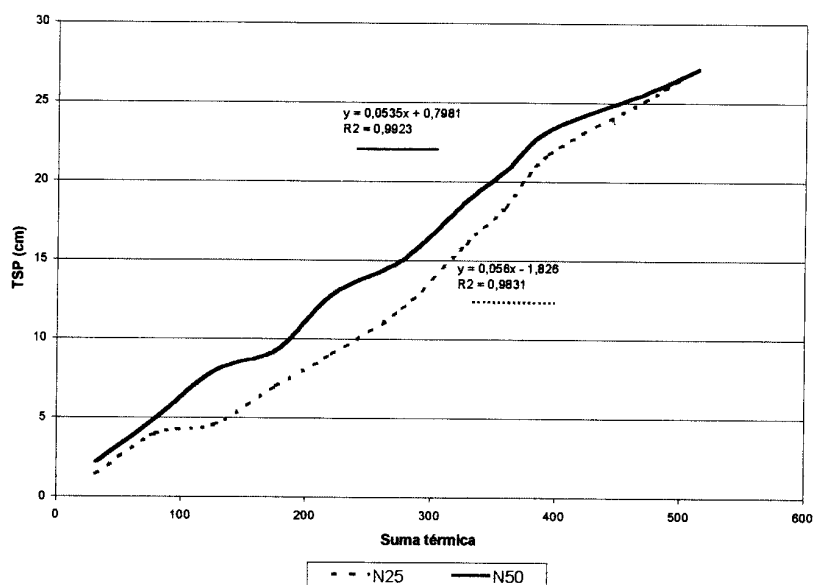


Gráfico N°7: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

El gráfico N°7 muestra la relación lineal entre la temperatura y la tasa de senescencia, con altos índices de correlación tanto para N25 como para N50, sin diferencias significativas entre las funciones de respuesta.

4.1.2.3 Efecto de la fertilización nitrogenada en la tasa de crecimiento neto

Las tasas de crecimiento para ambos niveles de nitrógeno presentan valores negativos, y no se diferencian significativamente entre ellos. No obstante, existió una tendencia a una mayor tasa de crecimiento neto diario (50 %) en N50. Estos valores negativos son consecuencia de una alta tasa de senescencia respecto a la elongación para ambos niveles de nitrógeno.

Cuadro N° 8. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	- 0.662 a	- 0.442 a
Nivel de significancia	0.0870	

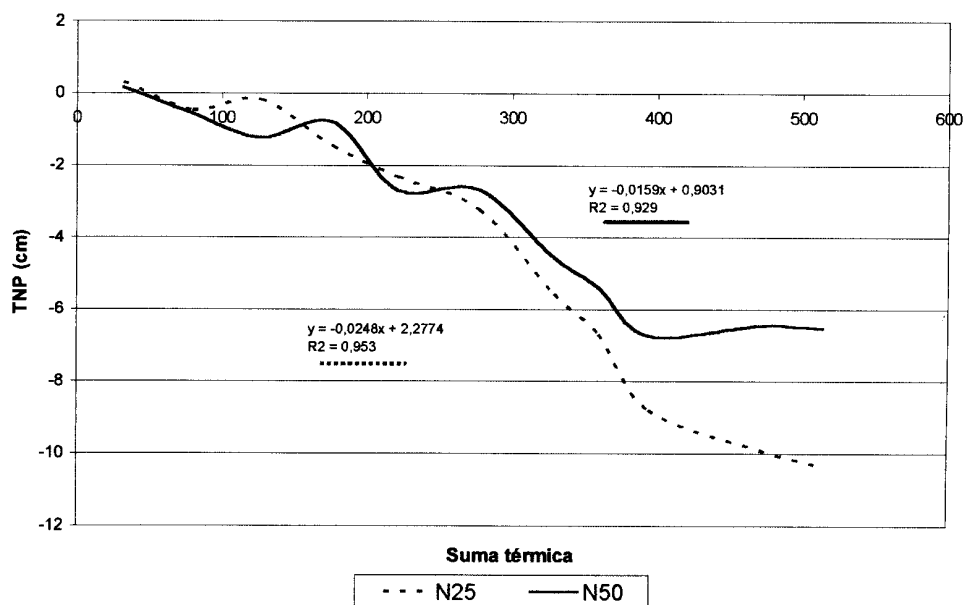


Gráfico N°8: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para ambos niveles de fertilización nitrogenada.

La tasa de crecimiento neto comienza a ser negativa a partir de los 31.8 °C acumulados para ambos tratamientos de fertilización, que corresponde al inicio del experimento (22/07/1999). Dicha variable tiene valores cada vez más negativos aunque con N50 es significativamente menos negativo que con N25.

Al analizar el gráfico N°9 vemos que para N25 la tasa de crecimiento neto se hace cero hasta 127 °C de temperatura acumulada (02/08/1999) ya que la tasa de elongación es igual a la tasa de senescencia, a partir de esta temperatura acumulada la senescencia comienza a aumentar en mayor medida que la elongación, lo que lleva a valores negativos del crecimiento neto.

Con N50 (gráfico N°10) se observa que la tasa de crecimiento neto se hace cero a los 31.8 grados de temperatura acumulada (22/07/1999); al ir aumentando la temperatura acumulada los valores de esta tasa se hacen más negativos pero en menor magnitud que con N25 ya que la tasa de elongación para este nivel de nitrógeno es mayor que con el menor nivel de nitrógeno.

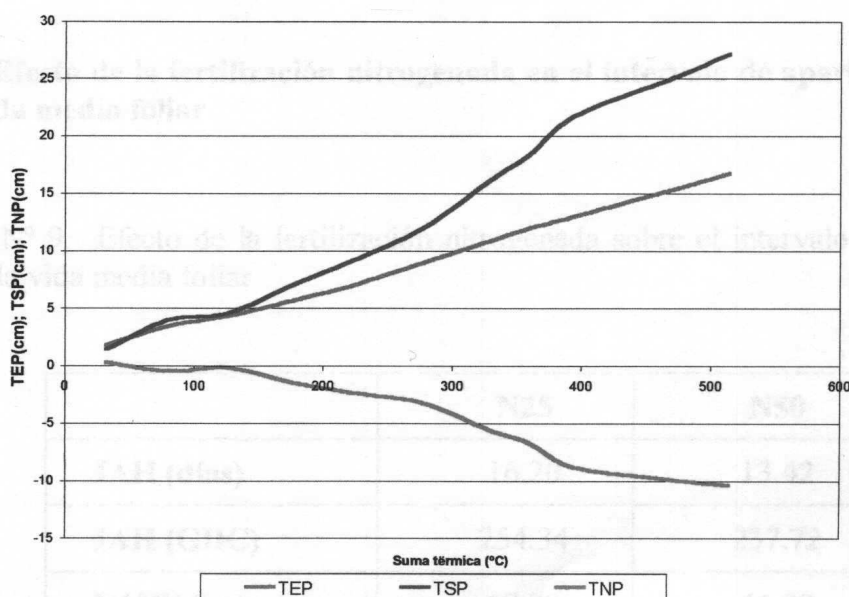


Gráfico N°9: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para N25

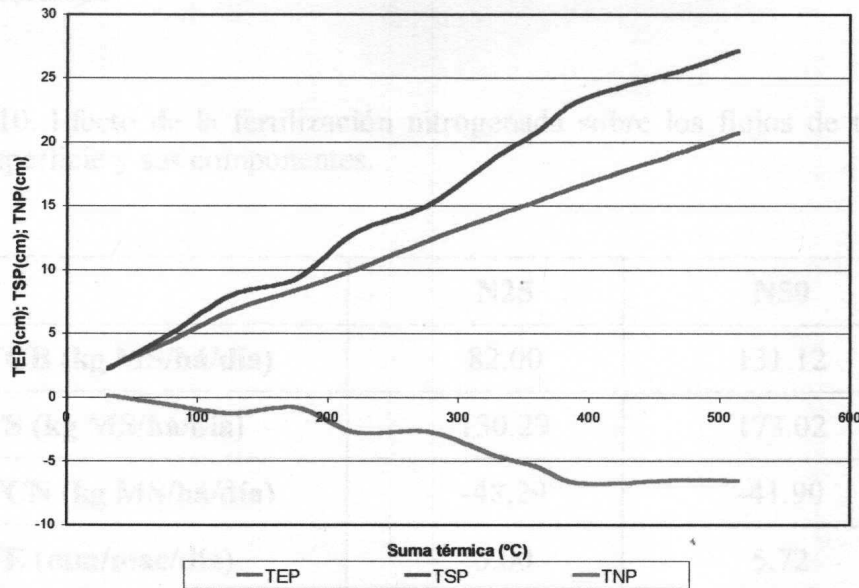


Gráfico N°10: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en raigrás LE 284 para N50

4.1.2.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Cuadro N° 9. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar

	N25	N50
IAH (días)	16.20	13.42
IAH (GDC)	254.34	237.72
VMF(días)	57.20	46.80

Con N50 disminuyen el intervalo de aparición foliar (2.78 días) y la vida media de las hojas (10.4 días). Aquí si se manifiesta el efecto favorable del nitrógeno ya que aumenta la tasa de aparición de hojas, disminuyendo su vida media foliar.

4.1.2.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

Cuadro N° 10. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	82.00	131.12
TS (kg MS/há/día)	130.29	173.02
TCN (kg MS/há/día)	-48.29	-41.90
TE (mm/mac/día)	5.00	5.72
TS (mm/mac/día)	7.94	7.55
Peso (mg/mm lámina)	0.27	0.36
N°macollos/m ²	6160	6320

Si bien la tasa de crecimiento neto es negativa debido a una elevada senescencia, y sin diferencias marcadas entre niveles de N, la respuesta a la fertilización nitrogenada en la tasa de crecimiento bruto es positiva con 60 % de aumento entre N25 y N50. Esto es consecuencia de la respuesta favorable en elongación foliar y en el peso del mm de lámina. El aumento en la senescencia por superficie entre ambos niveles de N es producto de la respuesta en peso del mm de lámina foliar, ya que la tasa de senescencia foliar diaria no difirió entre niveles de fertilización.

4.1.3. Raigrás cv. Titán vs Raigrás cv. LE 284

En el cuadro N° 11 se comparan las variables anteriormente analizadas entre estos dos cultivares, en el promedio de los niveles de fertilización.

Cuadro N° 11. Comparación de la tasa de elongación foliar diaria, tasa de senescencia foliar diaria y tasa de crecimiento neto foliar diario entre raigrás Titán y raigrás LE 284 (mm/°C/día)

	Raigrás Titán	Raigrás LE 284	Nivel de signific.
TE	0.975 b	1.174 a	0.0029
TS	1.167 b	1.728 a	0.0001
TN	-0.192 a	-0.553 b	0.0001

Para el caso de la tasa de elongación foliar se ven diferencias significativas entre los dos cultivares, siendo 20 % superior en el cultivar LE 284.

La tasa de senescencia foliar fue también superior para este último cultivar (48 %). La tasa de crecimiento neto es significativamente superior para el cultivar Titán (188 %).

En ambos cultivares la senescencia foliar supera a la tasa de elongación foliar en el período considerado, resultando en tasas de crecimiento neto negativas. En el cultivar LE 284 la senescencia es 47 % superior a la tasa de elongación, mientras que en el cultivar Titán es 20 % superior.

4.1.4. Avena byzantina cv. LE 1095 a

4.1.4.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

No hubo diferencias significativas en la tasa de elongación foliar para los niveles de N evaluados; esto se confirma en el gráfico N°11, donde también demuestra que existe una relación lineal entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar para ambos niveles de N.

Cuadro N° 12. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día).

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	2.800 a	2.465 a
Nivel de significancia	0.1765	

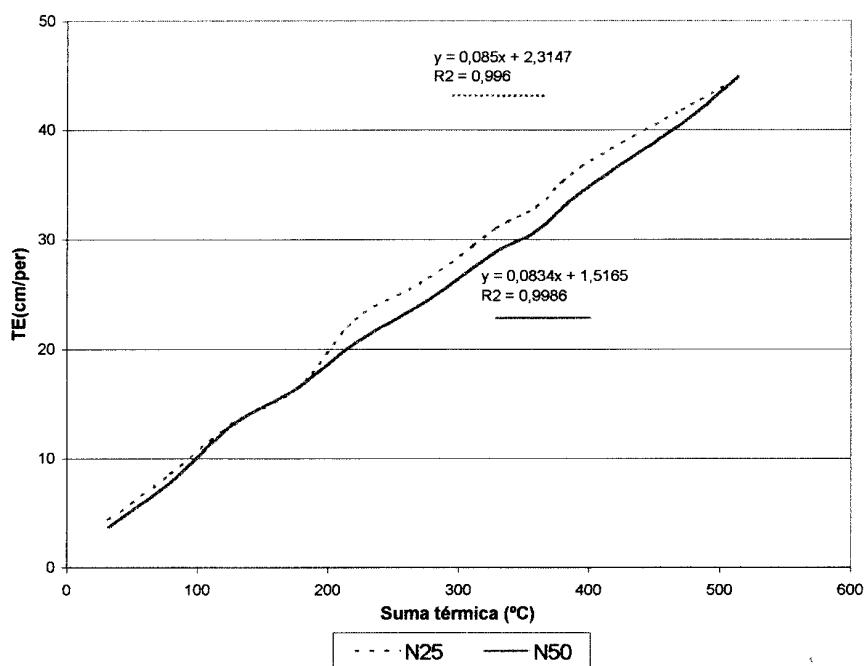


Gráfico N°11: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización nitrogenada

4.1.4.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar

Cuadro N° 13. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/C°/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	1.350 b	1.642 a
Nivel de significancia	0.0048	

La tasa de senescencia foliar se diferencia estadísticamente entre los dos niveles de nitrógeno, siendo 22 % superior en N50.

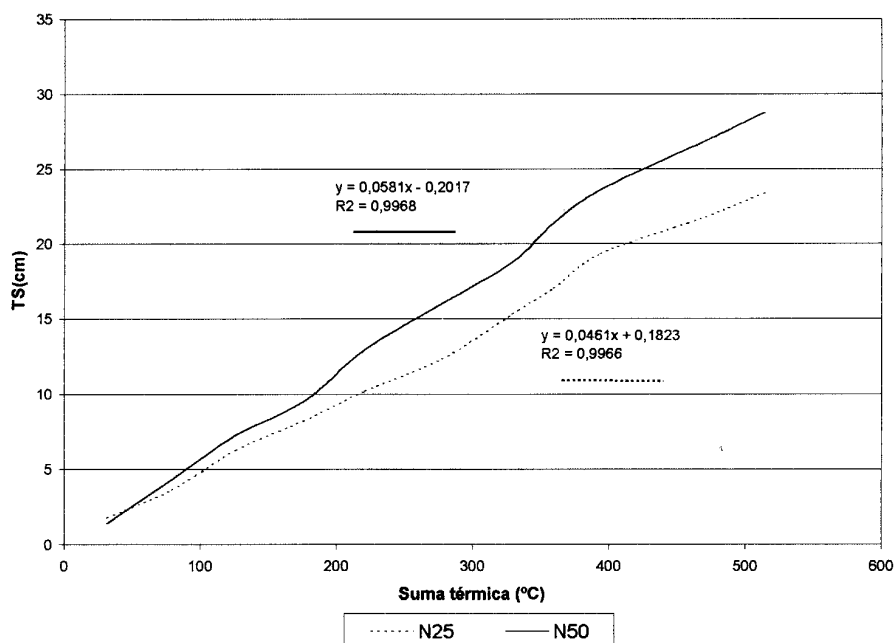


Gráfico N°12: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización

En el gráfico N°12 vemos nuevamente que la tasa de senescencia y la suma térmica se relacionan positivamente en forma lineal, las diferencias en la tasa de senescencia comienzan a manifestarse a partir de aproximadamente 180° C acumulados (02/08/1999). A su vez la senescencia siempre fue superior en el mayor nivel de N. El análisis de las planillas de campo permite confirmar que a partir de la fecha mencionada comienzan a remarcarse los macollos debido a la muerte de los mismos, como consecuencia de ataque de roya de la hoja, siendo superior la cantidad de macollos remarcados en N50.

4.1.4.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto

Cuadro N° 14 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/C°/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	1.450 a	0.823 b
Nivel de significancia	0.0391	

La tasa de crecimiento neto es 76 % mayor con el menor nivel de N.

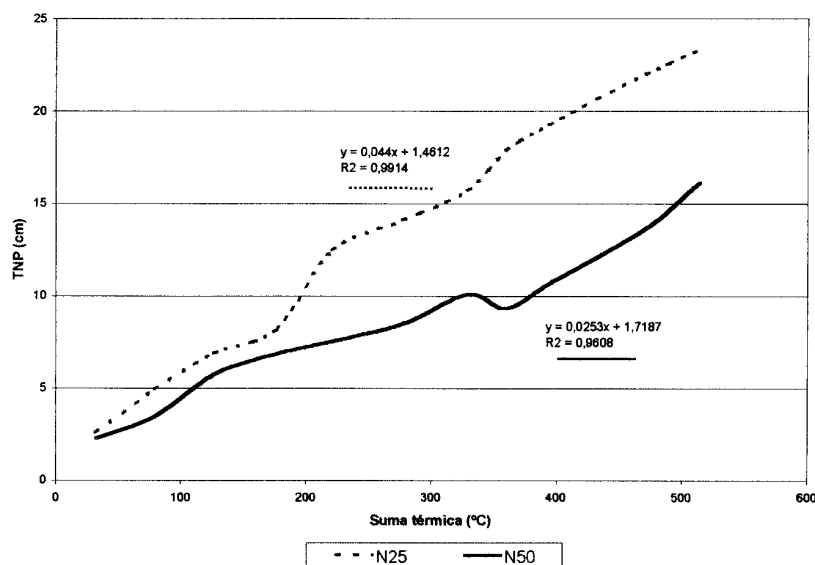


Gráfico N°13: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para ambos niveles de fertilización nitrogenada

En el gráfico N°13 se evidencia lo explicado anteriormente y se puede ver que a partir de 180 °C acumulados comienzan a diferenciarse notoriamente los tratamientos.

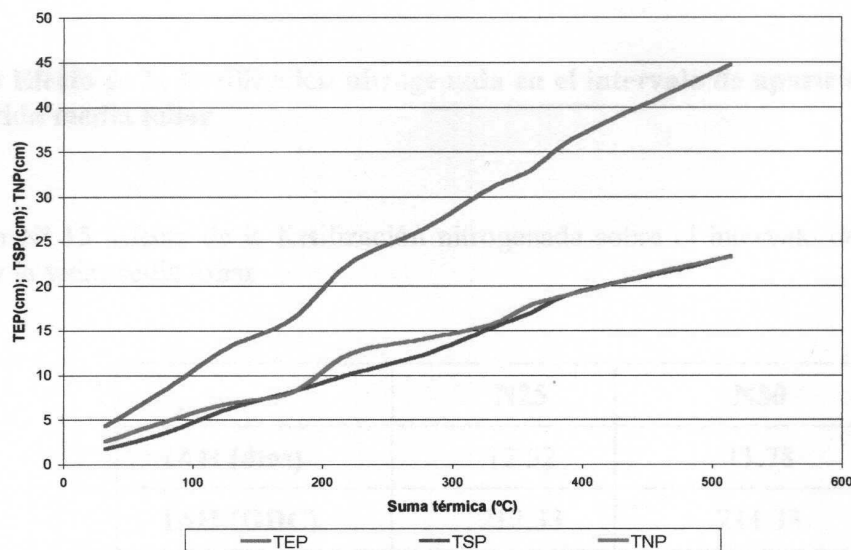


Gráfico N°14: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para N 25

Para N25 la tasa de crecimiento neto alcanza los mismos valores que la tasa de senescencia foliar debido a que la tasa de elongación foliar duplica a ésta última.

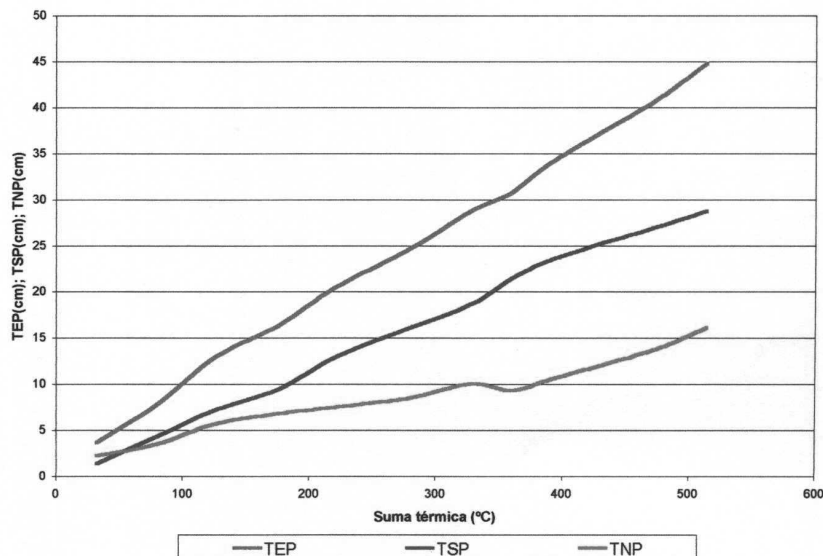


Gráfico N°15: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en avena 1095 a para N 50

4.1.4.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Cuadro N° 15. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar

	N25	N50
IAH (días)	12.52	11.78
IAH (GDC)	212.33	211.33
VMF(días)	48.08	43.77

Tanto el intervalo de aparición foliar como la vida media foliar se redujeron con el mayor nivel de N (0.74 y 4.31 días, respectivamente).

4.1.4.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

Cuadro N° 16. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes.

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	263.16	142.47
TS (kg MS/há/día)	129.86	88.76
TCN (kg MS/há/día)	133.30	53.71
TE (mm/mac/día)	12.26	11.71
TS (mm/mac/día)	6.05	7.46
Peso (mg/mm lámina)	0.58	0.59
N°macollos/m²	3680	2040

Tanto la tasa de crecimiento bruto como la tasa de senescencia por superficie disminuyeron (46 % y 32 % respectivamente) con el aumento en la fertilización, resultando en una disminución de la tasa de crecimiento neto (60 %). Dicha reducción es debido principalmente a la disminución del número de macollos por unidad de área con mayor nivel de N, aunque también se observa pequeñas respuestas negativas a la mayor dosis de fertilización en la tasa de elongación por macollo y en la tasa de senescencia por macollo.

4.1.5. Avena cv. 1095 a vs Raigrás cv. Titán vs Raigrás cv. LE 284

4.1.5.1 Tasa de elongación foliar

Cuadro N° 17. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre las especies anuales

TE	LE 284	Titán	Avena
LE 284		***	***
Titán	***		***
Avena	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Existieron diferencias significativas en la tasa de elongación foliar a favor de avena frente a los dos cultivares de raigrás.

4.1.5.2 Tasa de senescencia foliar

Cuadro N° 18. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies anuales

TS	LE 284	Titán	Avena
LE 284		***	***
Titán	***		***
Avena	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

La tasa de senescencia difiere significativamente entre los tres cultivares, siendo superior en raigrás LE 284, intermedio en avena y menor en raigrás Titán.

4.1.5.3 Tasa de crecimiento neto

Cuadro N° 19. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies anuales

TN	LE 284	Titán	Avena
LE 284		***	***
Titán	***		***
Avena	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

Existieron diferencias significativas en la tasa de crecimiento neto entre los tres cultivares, siendo mayor en avena, intermedio en raigrás Titán y menor en raigrás LE 284.

4.1.5.4 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos

Cuadro N°20. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos en las especies anuales

	N25	N50	Promedio	Nivel de significancia
LE 284	6160	6320	6240	0.8633
Titán	3400	4640	4020	0.1879
Avena	3680	2040	2860	0.0967

No hubo diferencias significativas entre los dos niveles de N en la población de macollos para cada una de las especies evaluadas.

Raigrás LE 284 es el que posee mayor número de macollos, le sigue el raigrás Titán y por último la avena. Esto tiene que ver con que raigrás LE 284 tiene macollos más chicos y la avena menor número pero con mayor proporción de macollos grandes (Ver Anexo N° 4,5y 6).

4.1.6. Discusión

En la tasa de elongación foliar el raigrás Titán y raigrás LE 284 se diferenciaron significativamente entre si y a su vez con la avena 1095 a, donde esta última es la que posee una mayor tasa de elongación.

El efecto favorable de la fertilización nitrogenada en la tasa de elongación foliar por unidad de incremento térmico ($\text{mm}/^{\circ}\text{C}$) se observó en raigrás Titán y en menor magnitud en raigrás LE 284 pero no en avena.

Esta diferencia en la capacidad de crecimiento durante el período invernal podría determinar variaciones en la captura del nitrógeno aplicado, con efectos diferenciales en la eficiencia de utilización del nutriente (Parsons *et al.*, 1991; Whitehead, 1995).

Independientemente del nivel de fertilizante nitrogenado aplicado se observó una clara respuesta de las especies a los aumentos de la temperatura al avanzar la estación de crecimiento, siendo esto atribuible al efecto positivo del incremento de la temperatura sobre las tasas de crecimiento (Peacock, 1975).

Si analizamos la tasa de senescencia foliar vemos que todas las especies se diferencian significativamente entre ellas, siendo mayor en raigrás LE 284 que en avena y en esta que en raigrás Titán. Avena fue la única especie anual que presentó una mayor tasa de senescencia foliar con N50 respecto a N25. Esta especie sufrió un importante ataque de roya de la hoja en el tratamiento de mayor nivel de fertilización,

por lo que se vio afectada la capacidad fotosintética de las plantas, lo que se expresó en la falta de respuesta en elongación foliar y el aumento en la senescencia foliar al aumentar la dosis de fertilización nitrogenada. Esto se confirma al ver los macollos que fueron remarcados ya que a partir del 02/08/99 en N50 se remarcó el 57% (17 en 30) y en N25 el 33% (10 en 30). La fertilización nitrogenada provoca adelgazamiento de las paredes celulares (Tisdale *et al.*, 1993) lo que favorecería el avance de la enfermedad explicando esto el hecho de que la senescencia haya sido mayor con N50. Según Carámbula (1977) la *Avena byzantina* sería más sensible al ataque de roya (*Puccinia coronata avenae*), afectando desfavorablemente los rendimientos. No obstante, según García *et al.* (1991) el cultivar LE 1095 a presentaría buena resistencia a la roya de hoja y tallo.

Si evaluamos la evolución de la tasa de senescencia a medida que aumenta la temperatura (ver gráficos) se observa que para raigrás LE 284 siempre supera a la tasa de elongación tanto para N25 como para N50, sin embargo esto no ocurre en raigrás Titán con N50 donde la senescencia supera a la elongación recién a partir de los 359.4°C acumulados. Esta respuesta diferencial se refleja en los patrones de acumulación neta de tejido foliar.

La tasa de crecimiento neto foliar difirió significativamente para los tres cultivares evaluados. Ambos materiales de raigrás presentaron tasas de crecimiento neto promedio negativas como consecuencia de una mayor senescencia frente a la elongación, a diferencia de la avena donde la tasa de elongación supera la tasa de senescencia obteniendo así una tasa de crecimiento neto promedio siempre positiva. En los materiales de raigrás la alta tasa de senescencia foliar en relación a la elongación foliar pudo deberse a una importante acumulación de biomasa lo cual provocó la muerte de macollos y hojas, por el sombreado de las mismas y una reducción en la eficiencia fotosintética. Asimismo, en ambas especies anuales la alta tasa de senescencia es consecuencia de que las hojas en que se registró la senescencia durante el período invernal fueron producidas en el otoño, siendo en general más grandes que las hojas que están elongando en el invierno.

La fertilización nitrogenada se tradujo en aumentos en la tasa de crecimiento neto, significativas en raigrás Titán y con una tendencia ($p=0.0870$) en raigrás LE 284, explicada por la respuestas positivas en la tasa de elongación foliar ya que la senescencia foliar no difiere entre niveles de nitrógeno.

Las diferencias entre los materiales de raigrás y avena en el crecimiento neto se explicarían porque la avena se encuentra en una etapa más avanzada en el ciclo vegetativo, por ser un material más temprano (Carámbula, 1977). De acuerdo a esto la avena por ser más temprana tendría mayor longitud foliar total (sumatoria de todas las hojas) y por tanto un balance positivo entre crecimiento y senescencia, mientras que los materiales de raigrás por ser más tardíos recién están en una fase de acumulación de longitud foliar y senesciendo hojas grandes con una longitud foliar producidas con una vida media foliar de anterioridad.

En avena el aumento en la fertilización nitrogenada resultó en una disminución en la tasa de crecimiento neto debido al aumento en la tasa de senescencia foliar como consecuencia del ataque de roya que aumentó las pérdidas de material por senescencia y a la falta de respuesta en la elongación foliar.

La aplicación de nitrógeno tiende a disminuir el intervalo de aparición de hojas o aumentar la tasa de aparición foliar, ello determinaría una mayor velocidad de recambio de hojas y por lo tanto un mayor riesgo potencial de pérdidas por senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

La fertilización nitrogenada provocó una reducción en el intervalo de aparición de hojas en todos los materiales. El raigrás LE 284 presentó mayor reducción en el intervalo de aparición foliar respecto a los otros dos materiales lo cual coincide con la bibliografía (Lattanzi *et al.*, 1997). Respecto a la vida media foliar la fertilización con mayor dosis de nitrógeno provocó una reducción en raigrás LE 284 y avena, pero no la modificó en raigrás Titán. Las diferencias en la respuesta al nitrógeno en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar entre los dos materiales de raigrás implican diferencias en el manejo del pastoreo en ambos cultivares. El raigrás LE 284 con menor intervalo de aparición de hojas y menor vida media foliar que el raigrás Titán requerirá pastoreos más frecuentes si se quiere reducir las pérdidas de material por el proceso de senescencia. A su vez, en el raigrás LE 284 la reducción de la vida media foliar con mayor nivel de fertilización nitrogenada (57.2 a 46.8 días de N25 a N50) permitiría utilizar una mayor frecuencia de defoliación, mientras que en raigrás Titán permitiría manejar similar frecuencia de defoliación con las dichas dosis de nitrógeno.

Si analizamos la tasa de crecimiento por hectárea dentro de las especies anuales, avena fue quien presentó mayor crecimiento bruto y neto con una reducción en este

último entre N25 y N50. En cuanto a los materiales de *Lolium multiflorum* los resultados fueron los esperados ya que el raigrás Titán por ser tetraploide era esperable que presentara mayor tasa de crecimiento neto por superficie.

Raigrás LE 284 mostró una tasa de elongación foliar mayor (23 %) pero menor peso por mm lineal de lámina (19 % menor) y menor ancho foliar (26 % menor) que el raigrás Titán, determinando que no existen diferencias en el crecimiento bruto por macollo. Las diferencias en el crecimiento bruto por superficie entre ambos cultivares son consecuencia del mayor número de macollos (55 %) del raigrás LE 284.

La mayor senescencia por hectárea en raigrás LE 284 puede estar explicada porque posee un ciclo de crecimiento diferente al raigrás Titán, el cual tiene un ciclo mucho más largo y su senescencia y maduración ocurriría más adelante (Milot, J.C, com. pers.).

En el número total de macollos no se observó diferencias significativas entre los dos niveles de fertilización nitrogenada para ninguno de los materiales anuales, presentando avena una tendencia ($p=0.0967$) a reducir el número de macollos en N50 respecto N25.

Cuando se analiza en función del tipo de macollos (chicos, medios y grandes) solo hay respuesta a la fertilización nitrogenada en avena en los individuos chicos y medianos, observándose una reducción del número de ambos tipos de macollos en N50 respecto a N25 (ver Anexo N° 4, 5 y 6).

En condiciones no limitantes de agua y otros nutrientes el aumento en los niveles de nitrógeno lleva a respuestas positivas en el número de macollos por planta (Aspinall, 1961; Ryle, 1964; Langer, 1979) lo que a nivel de la cubierta vegetal se traduce en aumento en el número de macollos por unidad de superficie (Davies 1971; Wilman, 1980; Nelson y Zarrough, 1981; Wilman y Wright, 1983; Wilman y Pearse, 1984; Laidlaw y Steen, 1989; Lemaire y Culleton, 1989), por lo que en este trabajo la falta de respuesta estaría indicando la existencia de algún factor limitante. No obstante, en condiciones de corte es esperable que la principal vía de respuesta a la fertilización nitrogenada ocurra en la elongación foliar y no en la tasa de macollaje, respuesta que

si sería esperable en situaciones de pastoreo (Mazzanti *et al.*, 1994; Rodríguez Palma, 1998).

4.2 - ESPECIES PERENNES

4.2.1. *Bromus auleticus* cv. Zarco

4.2.1.1. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

Cuadro N° 21. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/C°/día)

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	1.399 a	1.582 a
Nivel de significancia	0.1985	

No existen diferencias significativas entre los dos niveles de fertilización nitrogenada.

El siguiente gráfico (Gráfico N°16) muestra la respuesta de la tasa de elongación a la temperatura acumulada, la cuál es lineal evidenciando que no hay respuestas diferenciadas a la fertilización nitrogenada.

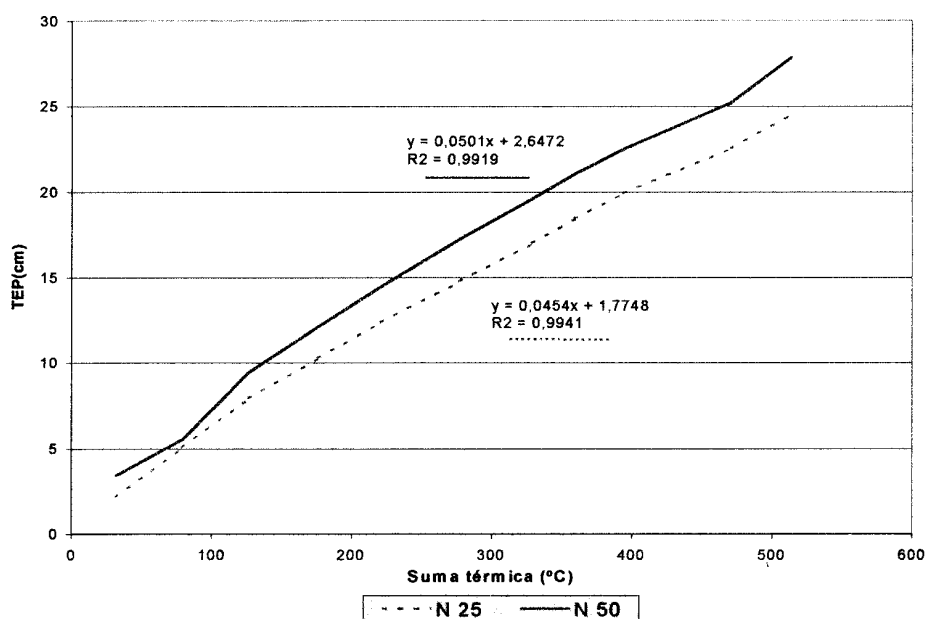


Gráfico N°16: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada

4.2.1.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar

Cuadro N° 22. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/C°/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	0.621 b	0.805 a
Nivel de significancia	0.0241	

Existen diferencias significativas entre los dos niveles de N, siendo 30 % mayor la tasa de senescencia con el nivel 50 con respecto al nivel 25.

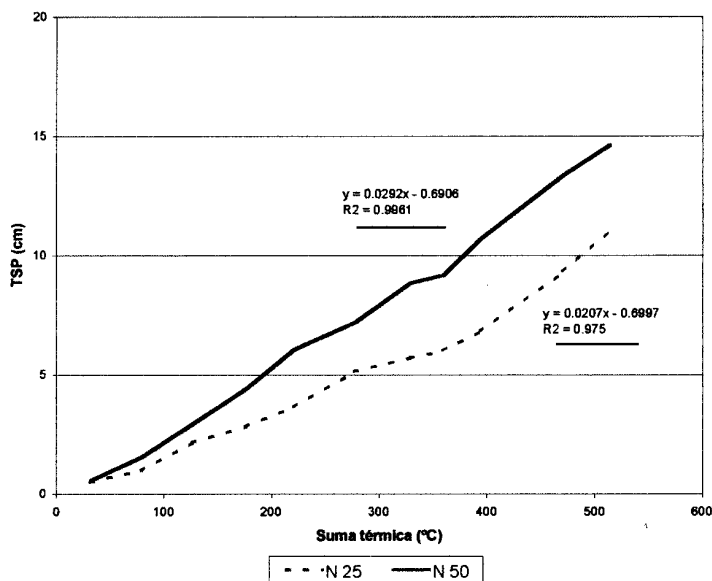


Gráfico N°17: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada

El gráfico N°17 muestra como evoluciona la tasa de senescencia con los aumentos en la temperatura, esta es mayor con N50 y las diferencias se hacen más marcadas a medida que avanza la estación de crecimiento hacia la primavera.

4.2.1.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto

Cuadro N° 23. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	0.776 a	0.777 a
Nivel de significancia	0.9090	

No existen diferencias significativas entre los dos niveles. Esto puede ser explicado por la falta de respuesta en la tasa de elongación con el mayor nivel de N.

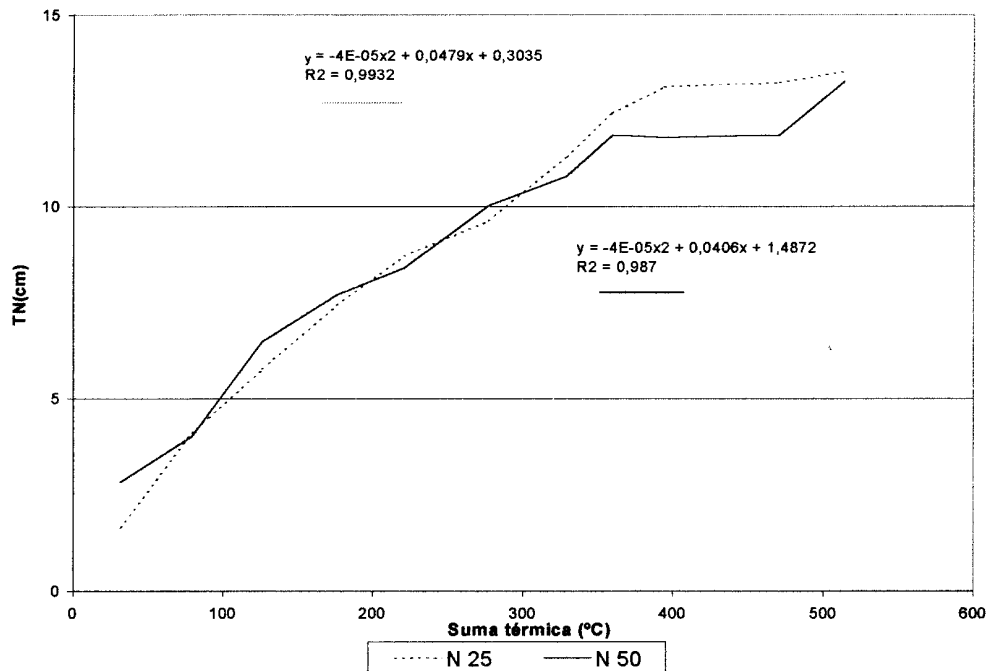
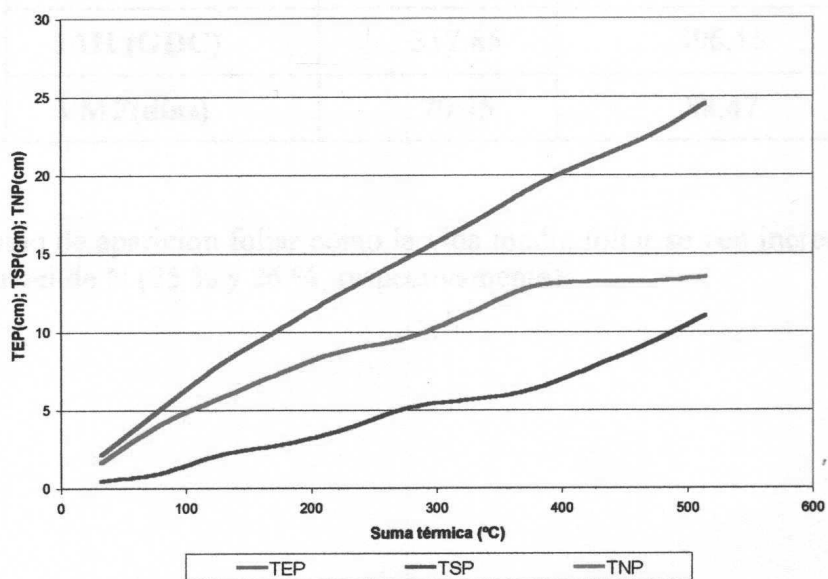
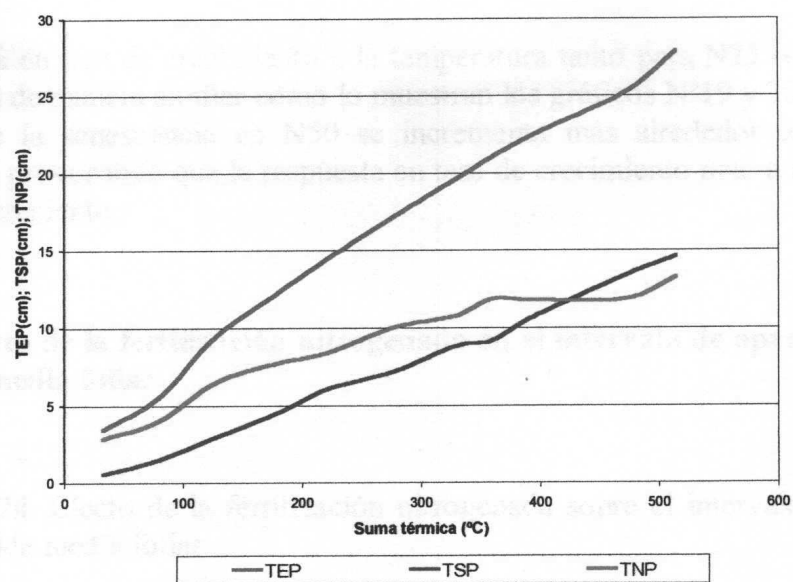


Gráfico N°18: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Zarco para ambos niveles de fertilización nitrogenada

La tasa de crecimiento neto es similar para N25 y N50 hasta los 320° C aproximadamente (12/08/1999), luego de esta temperatura acumulada el crecimiento neto es mayor para N25 que para N50 volviéndose similares al final el experimento.



Gráficos N° 19 y 20: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Zarco para N25 y para N50 respectivamente.

La respuesta en tasa de crecimiento a la temperatura tanto para N25 como para N50 se comporta de manera similar como lo muestran los gráficos N°19 y 20, la diferencia está en que la senescencia en N50 se incrementa más alrededor de los 420° C acumulados provocando que la respuesta en tasa de crecimiento neto a la temperatura deje de ser creciente.

4.2.1.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Cuadro N° 24. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar

	N25	N50
IAH (días)	20.08	25,00
IAH (GDC)	317.85	396.16
VMF(días)	70.45	88.47

Tanto el intervalo de aparición foliar como la vida media foliar se ven incrementados con el mayor nivel de N (25 % y 26 %, respectivamente).

4.2.1.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

Cuadro N°25. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	44.19	37.14
TS (kg MS/há/día)	20.79	19.46
TCN (kg MS/há/día)	23.40	17.67
TE (mm/mac/día)	6.36	7.24
TS (mm/mac/día)	2.99	3.79
Peso (mg/mm lámina)	0.31	0.31
N°macollos/m²	2240	1680

La tasa diaria de senescencia foliar por macollo aumentó y la de elongación foliar no difirió marcadamente con la fertilización nitrogenada. Mientras que el peso por milímetro de lámina no difirió entre tratamientos, la respuesta en el número de macollos por metro cuadrado provocó reducciones en las tasas de crecimiento bruto, senescencia y crecimiento neto por hectárea.

4.2.2. *Bromus auleticus* cv. Potrillo

4.2.2.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

Cuadro N°26. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	1.387 b	1.792 a
Nivel de significancia	0.0020	

La tasa de elongación fue significativamente superior para N50 (29 %) con respecto a N25. El gráfico N°21 muestra que la diferencia entre ambos tratamientos se manifiesta a medida que la temperatura aumenta.

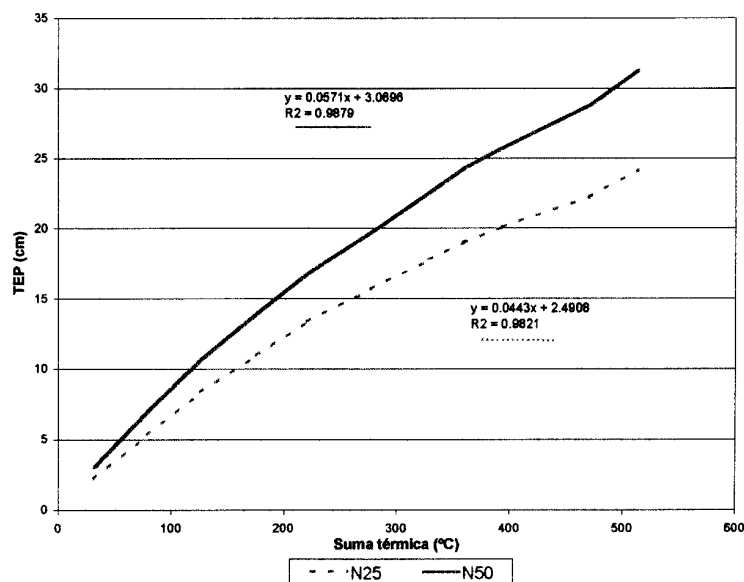


Gráfico N°21: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada

4.2.2.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria

Cuadro N°27. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	0.921 a	0.745 a
Nivel de significancia	0.1059	

No hay diferencias significativas entre los dos niveles de fertilización, existiendo una tendencia a menor tasa de senescencia (19 %) con el mayor nivel de nitrógeno. Dicha tendencia se manifiesta aproximadamente a partir de mediados de agosto (360 grados ía de crecimiento) y coincide con incrementos en la temperatura del aire (gráfico N°22).

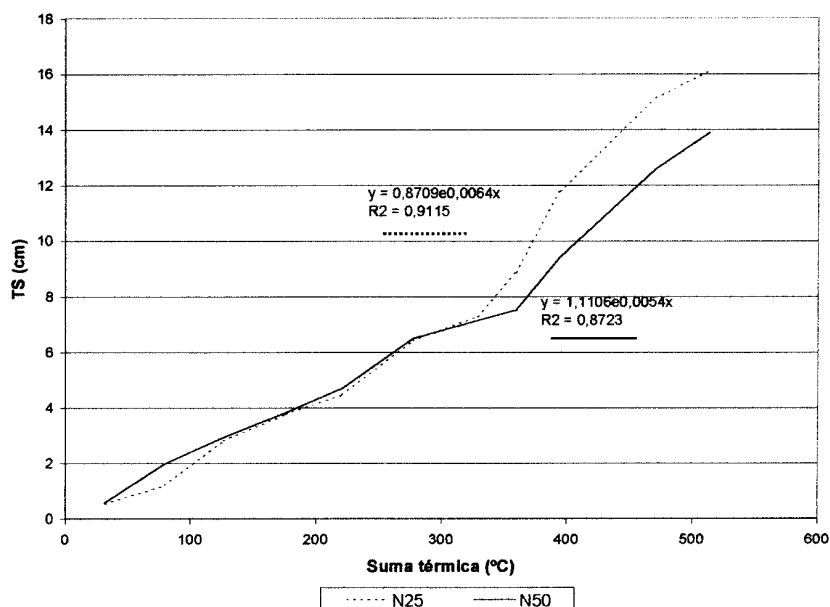


Gráfico N°22: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada

4.2.2.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto

Cuadro N° 28. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	0.465 b	1.046 a
Nivel de significancia	0.0003	

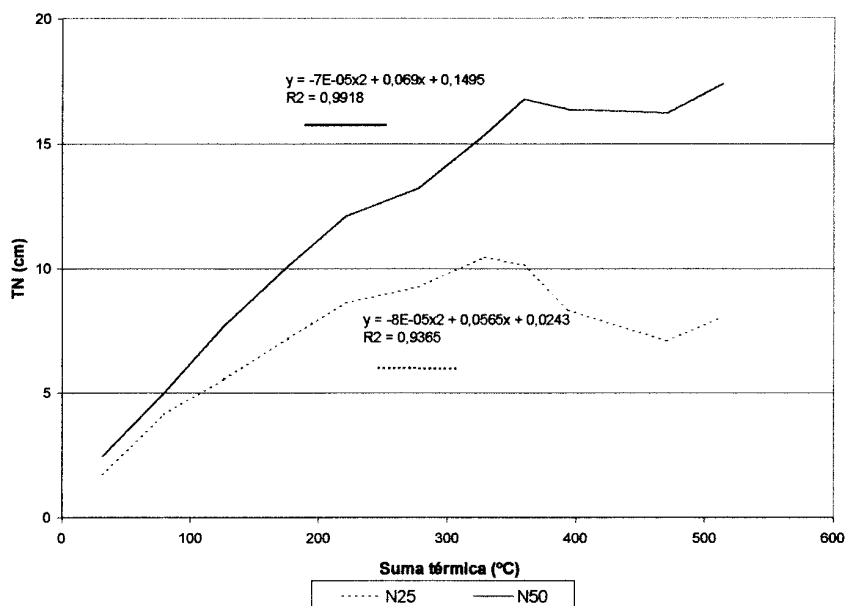


Gráfico N°23: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para ambos niveles de fertilización nitrogenada

Con mayor nivel de fertilización nitrogenada la tasa de crecimiento neto es significativamente superior (125 %). Esto es consecuencia tanto de la mayor tasa de elongación como de la tendencia a menor tasa de senescencia en N50 respecto a N25.

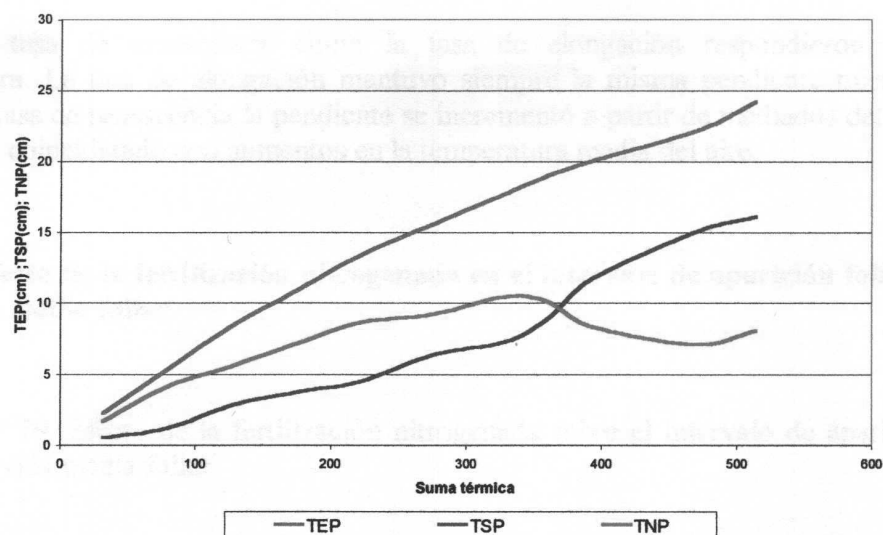


Gráfico N°24: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para N25

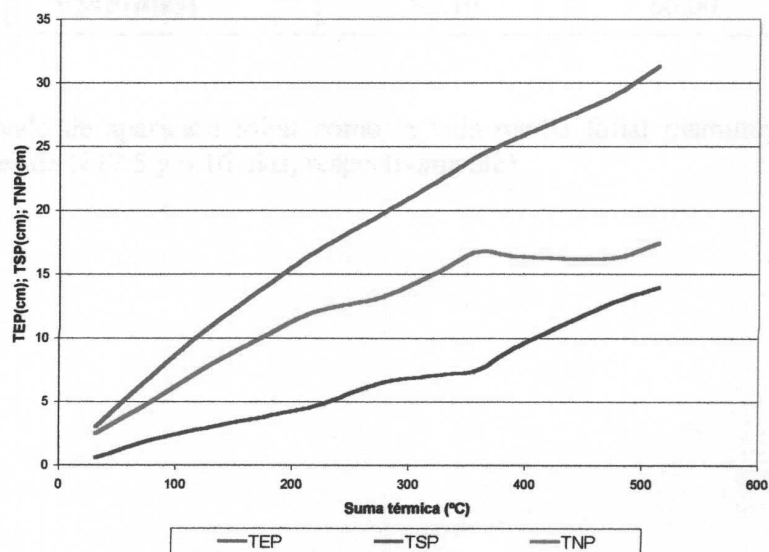


Gráfico N°25: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en bromus Potrillo para N50

Tanto la tasa de senescencia como la tasa de elongación respondieron a la temperatura. La tasa de elongación mantuvo siempre la misma pendiente mientras que en la tasa de senescencia la pendiente se incrementó a partir de mediados del mes de agosto, coincidiendo con aumentos en la temperatura media del aire.

4.2.2.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Cuadro N° 29. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar

	N25	N50
IAH (días)	24.10	21.60
IAH (GDC)	377.69	347.79
VMF(días)	92.16	86.00

Tanto el intervalo de aparición foliar como la vida media foliar disminuyeron con mayores niveles de N (2.5 y 6.16 días, respectivamente).

4.2.2.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

Cuadro N° 30 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	40.74	61.05
TS (kg MS/há/día)	27.14	27.09
TCN (kg MS/há/día)	13.60	33.96
TE (mm/mac/día)	6.29	8.12
TS (mm/mac/día)	4.19	3.63
Peso (mg/mm lámina)	0.38	0.31
N°macollos/m²	1720	2400

La tasa de elongación diaria aumentó con el nivel de N alto mientras que la tasa de senescencia diaria por macollo tendió a disminuir. El peso por milímetro de lámina prácticamente no varió mientras que la respuesta en el número de macollos por superficie provocó un aumento de 50 % en la tasa de crecimiento bruto por superficie y de 150 % en la tasa de crecimiento neto, con iguales valores de senescencia por hectárea para ambos tratamientos.

4.2.3. Bromus cv. Potrillo vs Bromus cv. Zarco

Cuadro N°31. Comparación de la tasa de elongación foliar diaria, tasa de senescencia foliar diaria y tasa de crecimiento neto foliar diario entre bromus Potrillo y bromus Zarco (mm/°C/día)

	B. Potrillo	B. Zarco	Nivel de signific.
TE	1.590 a	1.490 a	0.3085
TS	0.833 a	0.713 a	0.0716
TN	0.756 a	0.777 a	0.8372

No se detectaron diferencias significativas entre bromus Potrillo y bromus Zarco, para la tasa de elongación foliar diaria y la tasa de crecimiento neto diario. Sin embargo bromus Potrillo tendió ($p=0.0716$) a presentar mayor tasa de senescencia foliar.

4.2.4. *Festuca arundinacea* cv. Tacuabé

4.2.4.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar

Cuadro N°32. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de elongación	N 25	N 50
TE	1.010 a	1.037 a
Nivel de significancia	0.8295	

No existen diferencias significativas para los dos niveles de N. La respuesta de la tasa de elongación a la temperatura es lineal para ambos tratamientos de fertilización nitrogenada (gráfico N°26)

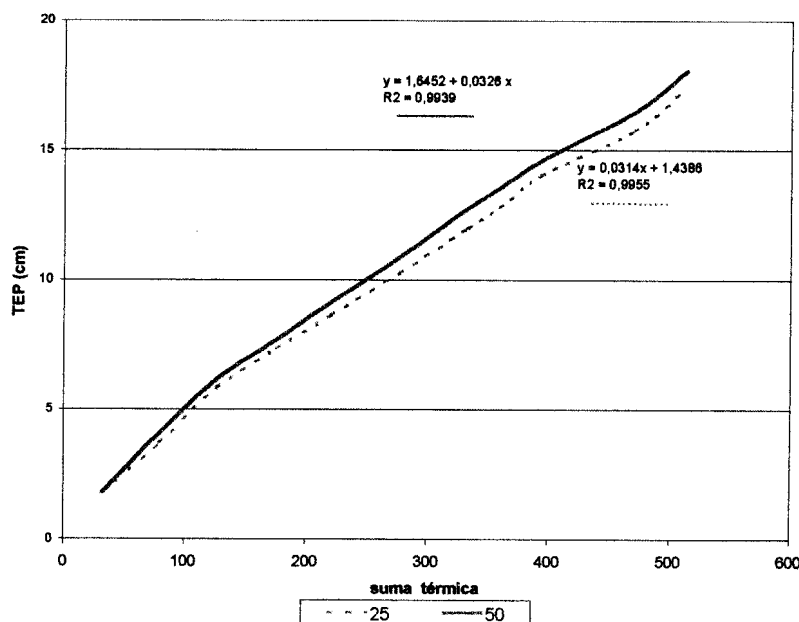


Gráfico N°26: Relación entre la suma térmica y la tasa de elongación foliar diaria en *Festuca arundinacea* para ambos niveles de fertilización nitrogenada

4.2.4.2 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar

Cuadro N°33. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de senescencia foliar diaria (mm/°C/día)

Tasa de senescencia	N 25	N 50
TS	0.603 a	0.588 a
Nivel de significancia	0.8716	

No existe respuesta significativa a la fertilización nitrogenada.

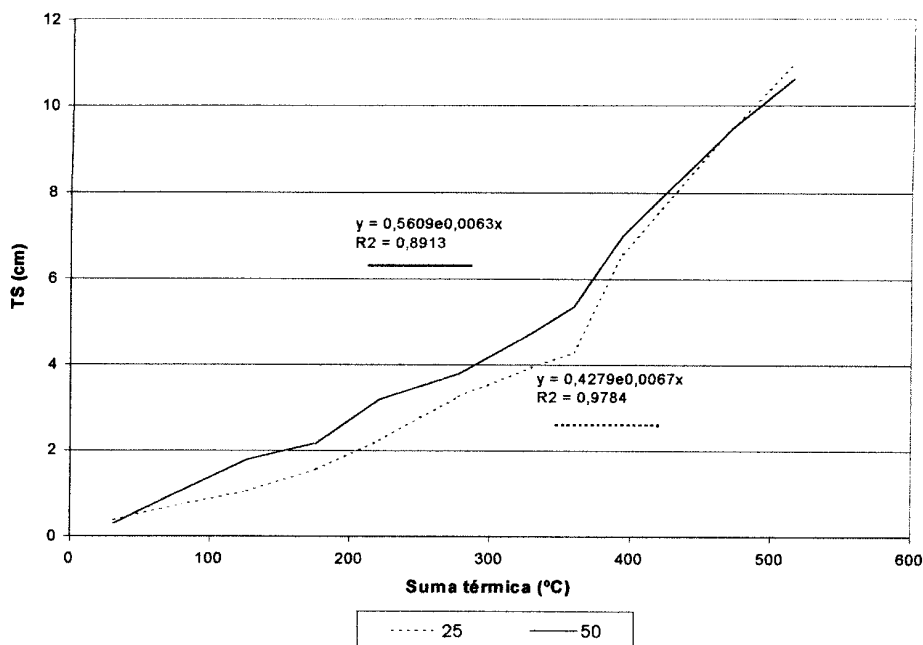


Gráfico N°27: Relación entre la suma térmica y la tasa de senescencia foliar diaria en *Festuca arundinacea* para ambos niveles de fertilización nitrogenada

La respuesta a la temperatura aumenta de forma exponencial (gráfico N°27) debido a que la temperatura media del aire se va incrementando hacia el final del ciclo de mediciones (mediados de agosto). Esto puede tener relación tanto con la transformación del apice meristemático al estado reproductivo, como con la falta de luz por acumulación de biomasa.

4.2.4.3 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto

Cuadro N°34. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la tasa de crecimiento neto foliar diario (mm/°C/día)

Tasa de crecimiento neto	N 25	N 50
TN	0.407 a	0.449 a
Nivel de significancia	0.7068	

No hay diferencias significativas en la tasa de crecimiento neto diario para los dos niveles de fertilización, si existió una leve disminución en la respuesta a la temperatura a partir de 359°C (gráfico N°28) debido a los aumentos en la senescencia mencionados anteriormente.

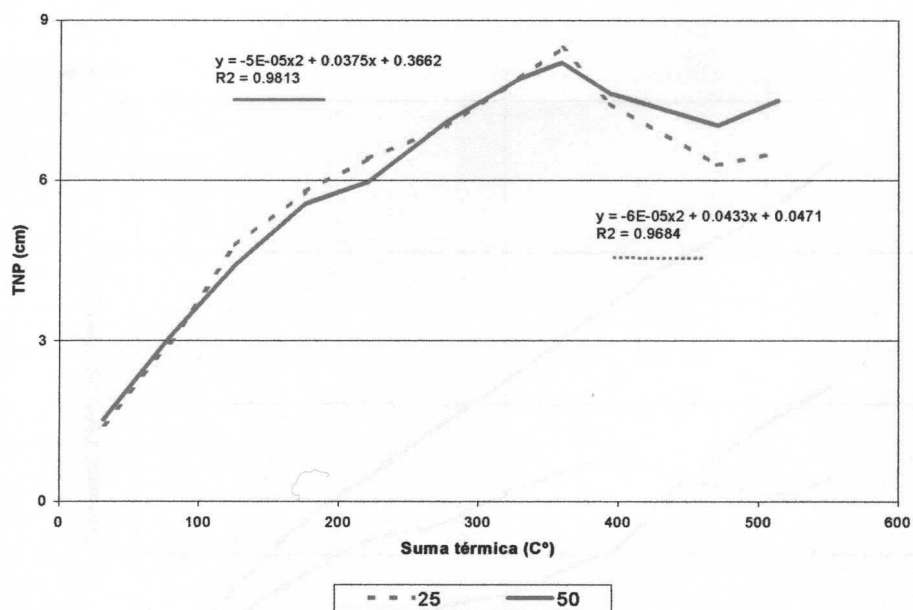


Gráfico N°28: Relación entre la suma térmica y la tasa de crecimiento neto foliar diario en *Festuca arundinacea* para ambos niveles de fertilización nitrogenada

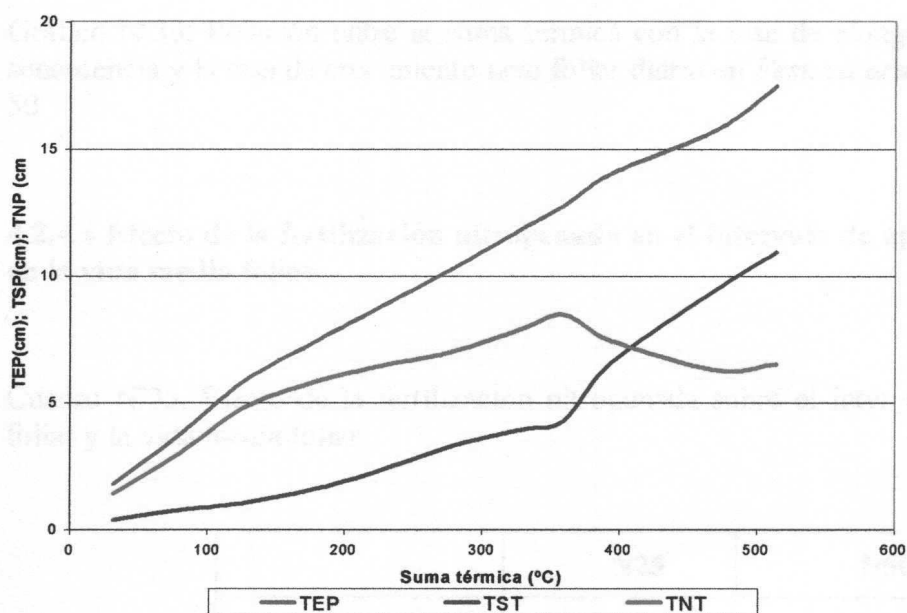


Gráfico N°29: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en *Festuca arundinacea* para N 25

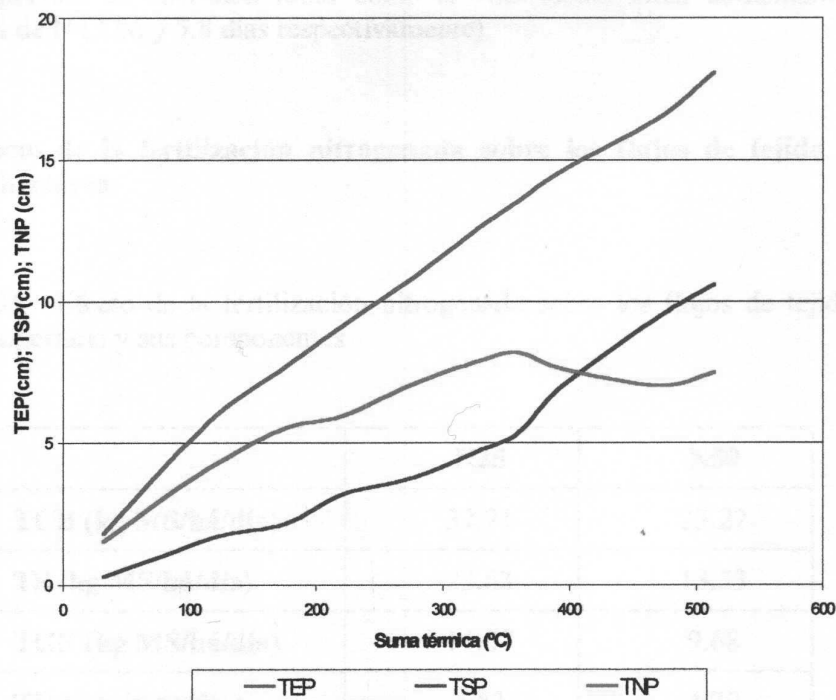


Gráfico N°30: Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación, la tasa de senescencia y la tasa de crecimiento neto foliar diario en *Festuca arundinacea* para N 50

4.2.4.4 Efecto de la fertilización nitrogenada en el intervalo de aparición foliar y en la vida media foliar

Cuadro N°35. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar

	N25	N50
IAH (días)	19.19	22.25
IAH (GDC)	309.28	356.26
VMF(días)	84.07	89.87

Tanto el intervalo de aparición foliar como la vida media foliar aumentaron con mayor nivel de N (3.06 y 5.8 días respectivamente).

4.2.4.5 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar diario por hectárea

Cuadro N°36. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido por unidad de superficie y sus componentes

	N25	N50
TCB (kg MS/há/día)	37.71	23.22
TS (kg MS/há/día)	23.63	13.53
TCN (kg MS/há/día)	14.07	9.68
TE (mm/mac/día)	4.53	4.70
TS (mm/mac/día)	2.84	2.71
Peso (mg/mm lámina)	0.55	0.48
N°macollos/m²	1520	1040

Se observó una respuesta negativa en el número de macollos por unidad de superficie y en el peso del mm de lámina foliar en N50 con respecto a N25.

Con mayor dosis de fertilización nitrogenada disminuyeron la tasa de crecimiento bruto (38%), la tasa de senescencia (43%) y la tasa de crecimiento neto (31%) por unidad de superficie.

4.2.5. Bromus cv. Potrillo vs Bromus cv. Zarco vs Festuca cv. Tacuabé

4.2.5.1 Tasa de elongación foliar

Cuadro N°37. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre los materiales perennes

TE	Festuca	B. Potrillo	B. Zarco
Festuca		***	***
B. Potrillo	***		ns
B. Zarco	***	ns	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

No existieron diferencias significativas en la tasa de elongación foliar entre los materiales de bromus pero sí fue superior en estos respecto a la festuca.

4.2.5.2 Tasa de senescencia foliar

Cuadro N°38. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies perennes

TS	Festuca	B. Potrillo	B. Zarco
Festuca		ns	ns
B. Potrillo	ns		ns
B. Zarco	ns	ns	

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Entre los tres materiales perennes no existen diferencias estadísticas para la tasa de senescencia foliar.

4.2.5.3 Tasa de crecimiento neto

Cuadro N°39. Niveles de significancia en la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies

TN	Festuca	B. Potrillo	B. Zarco
Festuca		***	***
B. Potrillo	***		ns
B. Zarco	***	ns	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

La tasa de crecimiento neto en festuca fue significativamente menor respecto a los dos cultivares de bromus, y no hay diferencias entre estos. Estas repuestas son reflejo de las diferencias en la tasa de elongación foliar.

4.2.5.4 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos

Cuadro N°40. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la densidad de macollos en las especies perennes

	N25	N50	Promedio	Nivel de significancia
Bromus Zarco	2240	1680	1960	0.6150
Bromus Potrillo	1720	2400	2060	0.4893
Festuca Tacuabé	1520	1040	1280	0.5432

No existió respuesta significativa a la fertilización nitrogenada en la densidad de macollos para los tres materiales perennes.

Los materiales de bromus presentaron una mayor población de macollos que el material de festuca.

4.2.6. Discusión

A nivel de las gramíneas perennes la especie que mostró efecto significativo en respuesta al nitrógeno para la tasa de elongación foliar y tasa de crecimiento neto foliar diaria fue bromus cultivar Potrillo.

Este resultado era el esperado ya que este cultivar proviene de un hábitat más rico en nutrientes que el bromus cultivar Zarco (curso Pasturas, 1998). En cuanto a la senescencia foliar ocurre algo diferente a los demás materiales perennes ya que en bromus Potrillo esta tendió ($p=0.1059$) a disminuir 19 % en N50 respecto a N25.

El bromus cultivar Zarco no presentó respuesta a la fertilización para la tasa de elongación pero sí en la senescencia foliar, la que aumentó significativamente (30 %) entre N25 y N50. La tasa de crecimiento neto foliar diaria fue siempre positiva y los valores resultantes fueron similares para N25 y N50.

Si se comparan los materiales de bromus Zarco y Potrillo, se observa que no existieron diferencias significativas entre ellos en las tasas de elongación y de crecimiento foliar diario, mientras que la tasa de senescencia tendió a ser superior en bromus Potrillo respecto a bromus Zarco ($p=0.0716$).

Por otro lado *Festuca arundinacea* no tuvo respuesta significativa a la fertilización nitrogenada en las tasas foliares diarias de elongación, senescencia y crecimiento neto. Esto se contrapone con trabajos realizados con esta especie en los cuáles sí se observaron respuestas a la fertilización (Gastal *et al.*, 1992; Wilman, 1980; Wilman y Mohamed, 1980).

Comparando las tres especies perennes se observa que hubo diferencias significativas en la tasa de elongación y la tasa de crecimiento neto foliar diario entre *Festuca arundinacea* con los dos materiales de bromus. Sin embargo las diferencias en tasa de senescencia foliar diaria no fueron significativas.

Para el bromus cultivar Zarco, se observó 14 % de diferencia en la tasa de crecimiento bruto por macollo entre N 50 y N25 pero el efecto en la población de macollos determinó la reducción de 16 % en la tasa de crecimiento bruto por superficie. En el bromus cultivar Potrillo la respuesta a la mayor fertilización nitrogenada fue de sólo 5 % en la tasa de crecimiento bruto por macollo, que en asociación con el efecto en la densidad de macollos determinaron el aumento de 50 % en la tasa de crecimiento bruto por superficie.

En *Festuca arundinacea* la menor tasa de crecimiento bruto por macollo (9 %) producto del menor peso por mm lineal (13 %) y el efecto en la población de macollos determinan una reducción de 38 % en la tasa de crecimiento bruto por superficie en N50 respecto a N25.

En festuca y bromus Zarco la tasa de senescencia por hectárea disminuyó en respuesta a la mayor dosis de nitrógeno 43 y 6 % respectivamente en acuerdo a lo encontrado por Mazzanti (1990), por el contrario bromus Potrillo mostró iguales valores de senescencia por hectárea. Este último fue el único cultivar que aumentó la tasa de crecimiento neto por hectárea (150 %) en respuesta a la fertilización nitrogenada, mientras que en festuca y bromus Zarco disminuye (31 % y 25 % respectivamente). En estos dos materiales la reducción en la tasa de senescencia por hectárea en N50 respecto a N25 no logró compensar la respuesta negativa en el crecimiento bruto por hectárea determinando las reducciones en la tasa de crecimiento neto por hectárea.

El aumento en la fertilización nitrogenada provocó disminución en el intervalo de aparición de hojas y en la vida media foliar en bromus Potrillo lo cual concuerda con los resultados esperados. Sin embargo los resultados no fueron los esperados para bromus Zarco y festuca ya que el intervalo de aparición de hojas y la vida media foliar aumentaron con N50 respecto a N25. La respuesta no es coincidente con autores que indican que el nitrógeno reduce el intervalo de aparición foliar (Wilman y Mohamed, 1980; Thomas, 1983; Longnecker y Robson, 1994; Marino, 1996), no obstante, existen otros autores (Lemaire, 1988, Whitehead, 1995) que no encontraron respuestas de esta variable a la fertilización nitrogenada.

La explicación de por que bromus Potrillo respondió al nitrógeno en la tasa de elongación foliar y macollaje respecto a los demás materiales perennes en los que no se detectó respuesta bajo las mismas condiciones ambientales se debería a distintas estrategias de captación y/o utilización del nitrógeno.

4.3. ANUALES vs PERENNES

4.3.1. Tasa de elongación foliar

Cuadro N°41. Comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre las especies anuales y perennes

Tasa de elongación	Anuales	Perennes
TE	1.587 a	1.368 b

Las especies anuales presentaron una mayor tasa de elongación foliar diaria promedio que las perennes.

Cuadro N°42. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de elongación foliar diaria entre los cultivares evaluados

	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE284
Festuca		***	***	***	ns	ns
Bromus Potrillo	***		ns	***	***	***
Bromus Zarco	***	ns		***	***	***
Avena	***	***	***		***	***
Raigrás Titán	ns	***	***	***		***
Raigrás LE284	ns	***	***	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Los tres materiales perennes presentaron una menor tasa de elongación foliar diaria que avena. Ambos cultivares de raigrás presentaron menor tasa de elongación foliar diaria que los materiales de bromus, mientras que no difirieron con la festuca.

4.3.2. Tasa de senescencia foliar

Cuadro N° 43. Comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre las especies anuales y perennes

Tasa de senescencia	Anuales	Perennes
TS	1.565	0.714

Cuadro N°44. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de senescencia foliar diaria entre los cultivares evaluados

	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE284
Festuca		ns	ns	***	***	***
Bromus Potrillo	ns		ns	***	***	***
Bromus Zarco	ns	ns		***	***	***
Avena	***	***	***		***	***
Raigrás Titán	***	***	***	***		***
Raigrás LE284	***	***	***	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

La tasa de senescencia foliar promedio de las especies anuales fue superior que la promedio de las especies perennes. Analizando entre especies, la tasa de senescencia foliar fue significativamente mayor en los tres materiales anuales respecto a los tres materiales perennes.

4.3.3 Tasa de crecimiento neto

Cuadro N°45. Comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre las especies anuales y perennes

Tasa de crecimiento neto	Anuales	Perennes
TN	0.022 b	0.654 a

La tasa de crecimiento neto foliar diario promedio de las especies anuales fue significativamente menor que de las perennes.

Cuadro N°46. Niveles de significancia estadística de la comparación de la tasa de crecimiento neto foliar diario entre los cultivares evaluados

	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE284
Festuca		***	***	***	***	***
Bromus Potrillo	***		ns	***	***	***
Bromus Zarco	***	ns		***	***	***
Avena	***	***	***		***	***
Raigrás Titán	***	***	***	***		***
Raigrás LE284	***	***	***	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

La tasa de crecimiento neto foliar diario fue mayor en avena respecto a los materiales perennes y en estos respecto a ambos materiales de raigrás.

4.3.4. Comparación de la densidad de macollos entre las especies evaluadas

Al comparar entre las especies en términos generales se observa que las anuales mostraron mayor número de macollos totales. El material con mayor número de macollos el raigrás LE 284, el cual se diferencia significativamente de avena y los materiales perennes, pero no del raigrás Titán. El raigrás Titán presenta mayor densidad de macollos que festuca y no difiere de los restantes materiales.

Raigrás Titán posee el mayor porcentaje de macollos pequeños, y el menor porcentaje de macollos medios y grandes, seguido por bromus Zarco y bromus Potrillo.

Cuadro N°47 Densidad de macollos totales por especie y proporción según el tipo de macollo (pequeño, medio y grande)

	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE284
N° mac totales	1295 c	2055 bc	1955 bc	2890 bc	4060 ab	6280 a
% mac pequeños	30.9 b	41.5 ab	49.5 ab	30.8 b	63.5 a	28.2 b
% mac medios	36.3 abc	35.0 bc	33.7 bc	45.7 ab	26.9 c	53.1 a
% mac grandes	32.7 a	23.5 ab	16.8 ab	23.5 ab	9.5 b	18.7 ab

4.3.4 Discusión general

En términos generales las especies anuales, presentaron una tasa de elongación foliar diaria significativamente superior a la de las especies perennes. Esto es debido a que las primeras deben completar su ciclo en un año y asegurarse la producción de semilla antes de su muerte por tanto la respuesta a la temperatura y luminosidad tanto en elongación foliar como en senescencia foliar es mayor a la presentada por las especies perennes.

Los altos valores de senescencia encontrados en las especies anuales se deben posiblemente a que cuando se inició el período de mediciones estas ya habían alcanzado su IAF óptimo, por lo tanto la emisión de hojas nuevas había comenzado a disminuir, envejeciendo aquellas ya presentes en la planta. Además estas hojas que senescen en el invierno son aquellas producidas en el otoño con una vida media foliar de anterioridad (Lemaire y Agnusdei, 1999), las cuales son de mayor largo y ancho foliar. Las especies perennes alcanzan su IAF óptimo más tarde en el tiempo, debido a que poseen un crecimiento más lento (menor tasa de elongación foliar) y las hojas presentan una mayor vida media foliar, factores que determinan que la senescencia comience con posterioridad. En los materiales anuales la menor vida media foliar en asociación con la mayor tasa de aparición de hojas determinan que el proceso de senescencia comience antes en el tiempo respecto a las especies perennes.

Los resultados obtenidos en la tasa de senescencia foliar serían además debidos a los distintos estados fenológicos que presentaron los materiales al momento de la evaluación siendo más avanzado en los materiales anuales y presentando por tanto una mayor tasa de senescencia foliar diaria. También en este caso debe tenerse en cuenta la acumulación de biomasa ya que las parcelas no sufrieron corte ni pastoreo, lo que provoca la muerte de hojas y macollos que se encuentran en el estrato inferior. En el caso de la avena cv. LE 1095 a la senescencia se agravó como consecuencia de la presencia de roya.

A partir de los resultados de tasa de crecimiento neto por macollo negativa obtenidos en los dos materiales de raigrás se planteó realizar otra metodología de cálculo. Para esto, se consideró para raigrás cv. LE 284 el largo foliar promedio de las hojas maduras en las que no se registró senescencia, el cual se afectó por el peso de mm de lámina para determinar la MS aportada por estas hojas. A esta se le agregó la materia seca aportada por las hojas en elongación y se le sustrajo la materia seca de las hojas

en senescencia, para obtener el balance de materia seca presente en un macollo promedio de este material (ver anexo N°10). Este valor resulta positivo y 32% superior en N50 respecto a N25. Esta corrección se puede usar para todos los materiales, siendo esperable que los resultados sean similares a los obtenidos en raigrás cv. LE 284.

El incremento en la fertilización nitrogenada redujo el intervalo de aparición foliar y la vida media foliar en raigrás cv. LE 284, avena cv.1095 a y bromus cv. Potrillo. Esto tiene influencias positivas sobre el manejo del pastoreo ya que es posible reducir el tiempo de espera entre un pastoreo y el siguiente si se quiere maximizar la eficiencia de cosecha del forraje y reducir las pérdidas potenciales por el proceso de senescencia.

Los materiales de raigrás fueron los que presentaron más alto número de macollos totales ubicándose en primer lugar raigrás cv. LE 284 con mayor porcentaje de macollos medianos seguido por raigrás cv. Titán con mayor porcentaje de macollos pequeños. No hubo diferencias significativas entre avena y los materiales perennes.

La disponibilidad de formas asimilables de nitrógeno en invierno limita el potencial de crecimiento invierno – primaveral de las especies forrajeras. La falta de respuesta al nitrógeno observada en este trabajo pudo deberse a que las dosis de fertilizante aplicado fueron muy bajas, sumado al hecho de que el período de mediciones se llevó a cabo a los dos meses de haberse realizado la fertilización. Otra de las causas de la falta de respuesta principalmente en la tasa de elongación foliar y en la tasa de crecimiento neto foliar fue la escasa disponibilidad de agua registrada durante el período de medición.

5- CONCLUSIONES

- Existieron variaciones interespecíficas en respuesta a la fertilización nitrogenada. De las especies evaluadas *Lolium multiflorum* cv. Titán y cv. LE 284 y *Bromus auleticus* cv. Potrillo presentaron respuesta positiva en la tasa de elongación foliar diaria a los incrementos en la fertilización nitrogenada, no existiendo diferencias estadísticas en las restantes especies entre 25 y 50 unidades de nitrógeno
- La respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura acumulada fue lineal para todas las especies evaluadas independientemente del nivel de nitrógeno aplicado.
- La tasa de senescencia foliar diaria resultó inferior en el tratamiento de mayor dosis de fertilización nitrogenada sólo en *Bromus auléticus* cv. Potrillo, mientras que en los restantes materiales fue menor en el tratamiento de menor nivel de nitrógeno (*Avena byzantina* cv. LE 1095 a y *Bromus auléticus* cv. Zarco) o no difirió entre ellos (*Lolium multiflorum* cv. Titán y cv. LE 284 y *Festuca arundinacea* cv. Tacuabé).
- La tasa de crecimiento neto foliar diario fue superior en el tratamiento con mayor dosis de fertilización nitrogenada para *Lolium multiflorum* cv. Titán, *Lolium multiflorum* cv. LE 284 y *Bromus auléticus* cv. Potrillo, mientras que no difirió entre niveles de fertilización en *Bromus auléticus* cv. Zarco y *Festuca arundinacea* cv. Tacuabé y se redujo al aumentar la dosis de nitrógeno en *Avena byzantina* cv. LE 1095 a.
- El intervalo de aparición foliar y la vida media foliar para las anuales es menor que para las perennes como se esperaba, ya que las primeras tienen un crecimiento más rápido y mayor tasa de recambio del material foliar.
- La tasa de crecimiento neto por unidad de área fue negativa para los materiales de raigrás y positiva *Avena byzantina* cv. LE 1095 a y las especies perennes.

- La fertilización nitrogenada provocó aumentos en la tasa de crecimiento neto por hectárea medido como la diferencia entre la tasa de crecimiento bruto y la tasa de senescencia en *Bromus auléticus* cv. Potrillo y *Lolium multiflorum* cv. Titán, lo que no sucedió en los otros materiales evaluados. No obstante, si se consideraran además las hojas maduras que aún no han comenzado su proceso de senescencia es esperable que el balance neto de materia seca por unidad de superficie sea positivo en todos los materiales, tal cual se observó para *Lolium multiflorum* cv. LE 284. Asimismo, sería esperable obtener respuestas favorables a la fertilización nitrogenada para todos los materiales.

6- CONSIDERACIONES FINALES

- El conocimiento de las respuestas al nitrógeno en el flujo de tejido foliar y los procesos morfogénéticos que lo determinan, asociándolo con patrones de defoliación por pastoreo o corte contribuiría a la elaboración de estrategias racionales de fertilización nitrogenada para incrementar la producción forrajera invernal y disminuir las pérdidas de material por senescencia. Esto contribuiría a la utilización más eficiente del forraje en los sistemas ganaderos.
- Este trabajo aporta conocimiento de la morfogénesis de hojas y los flujos de tejido foliar, con el fin de elaborar estrategias eficientes de utilización. Para trabajos futuros se debería determinar además el peso de macollos de manera de visualizar la relación con la densidad de individuos. Asimismo, deberían efectuarse mas estimaciones durante el período de mediciones morfométricas de ancho de lámina y peso del mm de lámina.

7- RESUMEN

Este trabajo tuvo como objetivos el ajuste de la metodología en las estimaciones morfométricas, cuantificando variables morfogenéticas y estructurales y los flujos de tejido foliar en cultivares forrajeros. Se compararon seis variedades comerciales, tres perennes (*Bromus auleticus* cv. Potrillo; *Bromus auleticus* cv. Zarco, *Festuca arundinacea* cv. Tacuabé), tres anuales (*Lolium multiflorum* cv. LE284; *Lolium multiflorum* cv. Titán y *Avena byzantina* cv. LE1095a) bajo dos niveles de fertilización nitrogenada (25 y 50 unidades de nitrógeno por hectárea). Se utilizó un diseño completamente aleatorizado con dos repeticiones. Se realizó un periodo de mediciones de 35 días de duración (22/7/99 al 26/08/99) en 30 individuos marcados por cada una de las especies en cada nivel de fertilización, se registró con una frecuencia bisemanal. Los parámetros estimados fueron: longitud de lámina verde, número de hojas y su estado fisiológico. Se realizó muestreo destructivo de la vegetación para determinar densidad de individuos y su composición según tamaño, peso por unidad de largo foliar y ancho de la lámina. Se estimaron las tasas de elongación, senescencia y crecimiento foliar diario (en mm/macollo/día y en mm/°C/día) y las tasas de crecimiento por unidad de superficie. Se estimó el intervalo de aparición de hojas, el número de hojas vivas por macollo y la vida media foliar. Se encontró respuesta positiva a la fertilización nitrogenada en la tasa de elongación foliar y en el crecimiento neto foliar diario en *L. multiflorum* cv. Titan, en *L. multiflorum* cv. LE 284 y en *B. auleticus* cv. Potrillo. Las respuestas a la fertilización nitrogenada en el peso por mm de lámina foliar y la densidad de macollos determinaron que sólo se encontraran respuestas significativas a la fertilización nitrogenada en el crecimiento por hectárea en *L. multiflorum* cv. Titan, *L. multiflorum* cv. LE 284 y *B. auleticus* cv. Potrillo. El intervalo de aparición de hojas y vida media foliar se redujo como consecuencia de la fertilización nitrogenada en *L. multiflorum* cv. Titan, *L. multiflorum* cv. LE 284, *A. byzantina* cv. 1095a y *B. auleticus* cv. Potrillo.

En términos generales, las tasas diarias de elongación y senescencia foliar, la densidad de macollos y las tasas por unidad de superficie de crecimiento bruto y senescencia fueron superiores en los materiales anuales, mientras que la tasa de crecimiento neto foliar diario, el intervalo de aparición de hojas y la vida media foliar fueron superiores en los materiales perennes. La producción de materia seca digestible fue superior en *A. byzantina* cv. 1095a, intermedio en los materiales perennes e inferior en ambos materiales de *Lolium multiflorum*.

8- SUMMARY

This work was carried out to adjust the methodology in the morfometrics estimations quantifying mophogenetics variables and structurals as the leaf tissue fluxes on grazed pastures. Six commercial varieties were evaluated, three annuals (*Lolium multiflorum* cv. LE 284, *Lolium multiflorum* cv. Titan and *Avena byzantina* cv. 1095a) and three perennials (*Festuca arundinacea* cv. Tacuabé, *Bromus auleticus* cv. Potrillo and *Bromus auleticus* cv. Zarco) under two levels of nitrogen (25 and 50 units of N per ha). It was used a completely randomized design with two replications. The experimental period had 35 days duration (22/07/99 to 26/08/99) using 30 labeled individuals plants for each treatment. Samples were taken twice a week. The parameters estimated were: lenght of green leaf, number of leaves and their physiologic development . It was made a destructive sampling of the sward in order to estimate density and their composition according with their size and weight per unit of leave length and size of the blade. The elongation, senescence and daily leave growth rate were estimated (in mm/tiller/day and mm/°C/day) as well as the growth rate per unit of surface. The leaf appearence interval, the number of leaf leave per tiller and the leaf lifespan were also estimated.

The results showed that the nitrogen fertilization in the elongation rate and in the net leaf growth was positive in *L. multiflorum* cv. Titan; *L. multiflorum* cv. LE 284 and in *B. auleticus* cv. Potrillo. There were a significative response to the nitrogen fertilization in net growth rate per ha in *L. multiflorum* cv. Titan, *L. multiflorum* cv LE 284 and in *B. auleticus* cv. Potrillo. The leaf appearence interval and the leaf lifespan was reduced with the nitrogen fertilization in *L. multiflorum* cv. Titan, *L. multiflorum* cv. LE 284, *A. byzantina* cv. 1095a and in *B. auleticus* cv. Potrillo.

In general, annual materials had major daily elongation and senescence leaf rate as well as tiller density, leaf tissue rate/ha in total dry matter production, while perennial grasses had major daily leaf net growth, leaf lifespan and leaf appearence interval. Digestibility dry matter production was higer in *A. byzantina*, intermediate in perennials varieties and lower in ryegrass varieties.

9- BIBLIOGRAFIA

- 1) AGNUSDEI, M.G.; COLLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A..1994. Crecimiento y morfogénesis de especies nativas y naturalizadas de la Pampa Deprimida Bonaerense. Revista Argentina de Producción Animal. Vol. 14(supl.1): 61-62.
- 2) AGNUSDEI, M.G.; COLLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A..1996. Morfogénesis de especies nativas y naturalizadas de la Pampa Deprimida (Argentina). Revista Argentina de Producción Animal. Vol. 16 (supl.1): 245-246.
- 3) AGNUSDEI, M. 1999. Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâtunage continu dans une communauté végétale de la Pampa Humède (Argentine). Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique de Lorraine, France. 108p.
- 4) ANSLOW, R.C..1996. The rate of appearance of leaves on tillers of the Gramineae. Herbage Abstracts 36 (3) : 149-155.
- 5) ANSLOW, R.C. ; GREEN, J.O.1967. The seasonal growth of pasture grasses. Journal of Agricultural Sciences Cambridge 68 : 109-122.
- 6) AROSTEGUY, J.C..1982. The dynamics of herbage growth and utilization in a sward grazed by cattle and sheep. Ph.D. Thesis, University of Edinburgh, U.K..268p.
- 7) ASPINALL, D.. 1961. The control of tillering in the barley plant. I. The pattern of tillering and its relation to nutrient supply. Australian Journal of Biological Sciences 14 : 493-505.
- 8) BAKER, A.M., YOUNGER, A..1987. Factors affecting the leaf extension rate of perennial ryegrass in spring. Grass and forage Science 42 : 381-390.
- 9) BELANGER, G..1990. Incidence de la fertilisation azotée et de la saison sur la croissance, l' assimilation et la répartition du carbone dans un couvert de fétuque élevée en conditions naturelles. These Dr.Sc., Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, France. 164p.

- 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) BELANGER, G.; GASTAL, F.; WAREMBOURG, F.R.. 1992. The effects of nitrogen fertilitation and the growing season on carbon partitioning in a sward of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). *Annals of Botany* 70: 239-244.
- 12) BELANGER, G.; GASTAL, F.; WAREMBOURG, F.R.. 1994. Carbon balance of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb): effects of nitrogen fertilitation and the growing season. *Annals of Botany* 74: 653-659.
- 13) BOGGIANO, P.; MARASCHIN, G.; NABINGER, C.; RIBOLDI, J.; CADENAZZI, M.; ROSA, L.M.. 1999. Effect of the herbage allowance and nitrogen fertilization on tiller density and weight of *Paspalum notatum* Flüge in a natural pasture in Rio Grande do Sul. *In Proceedings of International Symposium Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Ed. De Moraes, A.; Nabinger, C.; De Faccio, P.C.; Alves, S.J.; Campos, S.B. Curitiba. Brasil pp.391-394.
- 14) BROUGHAM, R.. 1959. The effects of frequency and intensity of grazing on the productivity of pastures of short-rotation ryegrass and red and white clover. *New Zeland Journal of Agricultural Research* 2: 1232-1243.
- 15) CARAMBULA, M.. 1977. Verdeos de invierno. *In Producción y Manejo de Pasturas Sembradas* pp.464.
- 16) CASAL, J.J.; DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.. 1984. Influencia de la calidad de luz sobre el macollaje de gramíneas forrajeras. *Revista Argentina de Producción Animal*. Vol. 4 (supl.3): 279-288.
- 17) CASAL, J.J.; DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.. 1985. Variation in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far red irradiation. *Annals of Botany* 56: 553-559.
- 18) CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G.. 1993. Morfogenetic and structural determinants of plants regrowth after defoliation. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*. New Zealand pp. 95-104.

- 19) DAVIES, A..1971. Changes in growth rate and morphologic of perennial ryegrass sward at high and low nitrogen levels. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 77: 123-134.
- 20) DAVIES, A..1977. Structure of the grass sward. *Proceedings of International Meeting on Animal Production from Temperate Grassland*. Ed. Gleeson, B. Dublin pp. 36-44.
- 21) DAVIES, A.. 1988. The regrowth of grass swards. *In the grass crops: the physiological basis of production*. Ed. Jones, M.B.; Lazenby, A.. Chapman and Hall, New York. pp.177-208.
- 22) DAVIES, I..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* and *Phleum pratense*. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 92: 277-287.
- 23) DAVIES, I..1993. Tissue turnover in the sward. *In Sward measurement handbook*. Second edition. Ed. Davies, A.; Baker, R.D.; Grant, S.A.; Laidlaw, A.S.. British Grassland Society, Reading, U.K..pp.183-216.
- 24) DEWAR, R.C.. 1996. The correlation between plant growth and intercepted radiation: an interpretation in terms of optimal plant nitrogen content. *Annals of Botany* 78: 125-136.
- 25) GAO, Y.; WILMAN, D..1994. Leaf development in eight related grasses. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 123: 41-46.
- 26) GARCIA, S.C.; MAZZANTI, A..1993. Fertilización nitrogenada en raigrás anual cv. "Grassland Tama". *In Jornadas de Producción de Carne y Leche*. Crea. Zona Mar y Sierras.
- 27) GARCÍA, J.A.; REBUFFO, M.; FORMOSO, F..1991. Las forrajeras de La Estancuela. *Boletín de divulgación INIA*. pp.12
- 28) GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G..1992.. A model of the Leaf extention rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany* 70: 437-442
- 29) GASTAL, F.; BELANGER, G..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.

- 30) GASTAL, F.; LEMAIRE, G..1988. Study of a tall Fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. Proceedings of the 12th General Meeting of the European Grassland Federation. Dublin, Ireland. pp.323-327.
- 31) GASTAL, F.; NELSON, C.J..1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology* 105: 191-197.
- 32) GASTAL, F.; SAUGIER, B.. 1986. Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. II. Absorption de l'azote et distribution dans la plante. *Agronomie* 6 (4): 363-370.
- 33) GILLET, M.; LEMAIRE, G.; GOSSE, G.. 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie* 4(1): 75-82.
- 34) HOLMES, W..1986. The use of nitrogen in the management of pasture for cattle. *Herbage Abstracts* 38 (4): 265-277.
- 35) KEMP, D.R.; EAGLES, C.F.; HUMPHREYS, M.O..1989. Leaf growth and apex development of perennial ryegrass during winter and spring. *Annals of Botany* 63:349-355.
- 36) KING, J.; GRANT, S.A.; TORVELL, L.; SIM, E.M..1984. Growth rate, senescence and photosynthesis of ryegrass swards cut to maintain a range of values for leaf area index. *Grass and Forage Science* 39: 371-380.
- 37) LABREVEUX, M.E.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A.E..1997. Crecimiento invernal de gramíneas forrajeras e introducidas de la Pampa Húmeda Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal* sup 1: 165.
- 38) LABREVEUX, M.E.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI, M.R..1998. Dinámica del recambio de hojas de tres gramíneas forrajeras de la Pampa Húmeda Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal* .Vol. 18 (supl. 1): 120 121.
- 39) LAIDLAW, A.S.; STEEN, R.W.J..1989. Turnover of grass laminae and white clover leaves in mixed swards continuously grazed with steers at a high- and low-N fertilizer level. *Grass and Forage Science* 44: 249-258.
- 40) LANGER, R.H.M..1979. How grasses grow. Second Edition. Institute of Biology. Studies in Biology. London, U.K.. 66p.

- 41) LATTANZI, F.; MARINO, M.A.; MAZZANTI, A..1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la morfogénesis de raigrás anual cv. Grassland Tama. Revista Argentina de Producción Animal Vol. 16 (supl. 1) :240-241.
- 42) LATTANZI, F.; MARINO, M.A.; MAZZANTI, A..1997. Fertilizer nitrogen and morphogenetic responses in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. Proceeding of the XVIII International Grassland Congress. Canadá . pp.7.3-7.4.
- 43) LEMAIRE, G..1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: effet des facteurs climatiques. Thèse d'Etat, Université de Caen, France. 96p.
- 44) LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M.. 1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilisation. Simposio Internacional " Grassland Ecophysiology and Ecology.. pp. 165-185.
- 45) LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D.F..1996 Tissue flows in grazed plant communities. In The ecology and management of grazing systems. Ed. Hodgson, J.; Illius, A.W.. Centre for Agriculture and Biosciences International, U.K.. pp. 3-36.
- 46) LEMAIRE, G.; CULLETON, N..1989. Effects of nitrogen applied after the last cut in autumn on a tall fescue sward. II. Uptake and recycling of nitrogen in sward during winter. Agronomie 9: 241-249.
- 47) LEMAIRE, G.; GOSSE, G.; CHARTIER, M..1984. Modelling of the dry matter growth of a grass stand in spring. Interaction between climatic factors and nitrogen nutrition. Proceedings of the 10th. General Meeting of the European Grassland Federation. Ed. Riley, H.; Skjelvog, A.O. Dublin, Ireland. pp. 515-519.
- 48) LEMAIRE, G.; VARLET-GRANCHER, C.; GASTAL, F.; DURAND, J.L..1987. Ecophysiological approach to plant growth. Consequences for breeding strategies for forage species in contrasting conditions and different managements. Proceedings of the Eucarpia. Natural variation and breeding for adaptation. INRA, France. pp. 103-118.
- 49) 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.

- 50) MacADAM, 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.
- 51) 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.. Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 104 p.
- 52) MARINO, M.A.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E.; ANDRADE, F..1996. Fertilización nitrogenada de cultivos forrajeros invernales.2. Eficiencia en el uso de la radiación. *Revista Argentina de Producción Animal* Vol.16.(Supl. 1): 249.
- 53) MAZZANTI, A.. 1990. Effet de l'azote sur la croissance de l'herbe d'une prairie de fétuque élevée et son utilisation par des moutons en paturage continu. These Dr. Sc., Université de Paris, Centre d'Orsay, France. 109 p.
- 54) MAZZANTI, A.. 1997. Adaptación de especies forrajeras a la defoliación. *In* Simposio sobre avaliação de pastagens com animais. Ed. Jobim, C.C.; Santos, G.T.; Cecato, U.. Departamento de Zootecnia, Universidade Estadual de Maringá, Brasil. pp. 75-84.
- 55) MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F..1989. Effect of nitrogen on herbage growth and intake by sheep in continuously grazed swards of tall fescue genotypes XVI International Grassland Congress. Nice, France. pp.525-526.
- 56) MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F..1994. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep.1. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science* 49: 110-120.
- 57) MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G..1994. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep.2. Consumption and efficiency of utilization. *Grassland Forage Science* 49: 353-359.
- 58) MAZZANTI, A.; MARINO, M.A.; LATTANZI, F.; ECHEVERRIA, H.E.; ANDRADE, F..1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad de forraje de Avena y Raigrás anual en el Sudeste Bonaerense. *Boletín Técnico INTA Balcarce* N° 143: 5-28.

- 59) MAZZANTI, A. WADE, M.H.; GARCIA, S.C..1997. Efecto de la fertilización nitrogenada en invierno sobre el crecimiento y la composición química de raigrás anual. *Revista Argentina de Producción Animal*. Vol.17 (Supl.1): 25-32.
- 60) MORRISON, J..1987. Effects of nitrogen fertilizer. *In* *Managed Grasslands: analytical studies*. Ed. Snaydon, R.W.. Elsevier, London, UK. pp. 61-69.
- 61) NELSON,C.J.; ZARROUGH,K.M..1981.Tiller density and tiller weight on yield determinants of vegetative swards. *In* *Plant physiology and herbage production*. Occasional Symposium N°13. British Grassland Society. Ed.Wright, C.E. Nottingham.U.K. pp25-29.
- 62) NEUTEBOOM, J.M.;LANTINGA.E.A.1989.Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Annals of Botany* 63:265-270.
- 63) OLSON, R.A.; KURTZ, L.T..1982. Crop nitrogen, utilization and fertilization. *In* *Nitrogen in agricultural soils*. Ed. Stevenson, F.J.. Agronomy Monograph N°22. ASA CSSA SSSA. Wisconsin, U.S.A..pp. 567-604.
- 64) ONG, C.K.. 1978. The physiology of tillers death in grasses. 1. The influence of tiller age, size and position. *Journal of the British Grassland Society* 33: 197-203.
- 65) ONG,C.K; MARSHALL,C; SAGAR, G.R.1978. The physiology of tillers death in grasses.2.Causes of tiller death in a grass sward. *Journal of the British Grassland Society* 33: 205-211.
- 66) PARSONS, A.J..1988. The effects of season and management on the growth og grass swards. *In* *The grass crops: the physiological basis of production*. Ed. Jones, M.B.; Lazenby, A.. Chapman and Hall, New York. pp. 129-177.
- 67) PARSONS, A.J.; 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 Sciences Cambridge* 116: 47-61.
- 68) PARSON, 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.

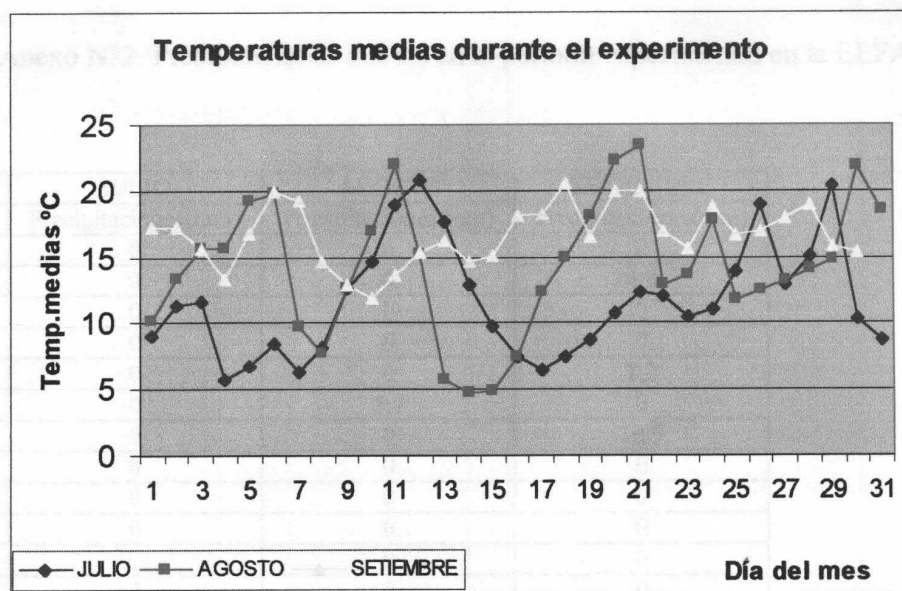
- 69) PEACOCK, J.M..1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology* 12: 685-697.
- 70) PEARSE, P.J.; WILMAN, D.. 1984. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 103: 405-413.
- 71) ROBSON, M.J.; PARSONS, A.J..1978. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. I. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition. *Annals of Botany* 42: 1185-1197.
- 72) RODRIGUEZ, R.. 1998. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la Pampa Deprimida: crecimiento y utilización del forraje bajo el pastoreo de vacunos. Tesis Mg.Sc..Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 135 p.
- 73) 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.
- 74) SAS INSTITUTE Inc. SAS/STAT. 1989. User'Guide, version 6. Fourth Edition, Volume 2. Cary, N.C.. SAS Institute Inc.. 846 p.
- 75) SCHLÄPTE, B.; RYSER, P..1996. Leaf and root turn over of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *OIKOS* 75: 398-404.
- 76) SIMON, J.C.; LEMAIRE, G.. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42: 373-380.
- 77) THOMAS, H..1983. Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temuletum* seedlings. *Annals of Botany* 51: 363-371.
- 78) THOMAS, H.; NORRIS, I.B..1981. The influence of light and temperature during winter on growth and death in simulated of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science* 36: 107-116.
- 79) TISDALE, S.L.; WERNER, L.N.; BEATON, J.D.; HAVLIN, J.L.. 1993. Elements required in plant nutrition. In *Soil fertility and fertilizers*. Fifth edition. MacMillan Publishing Company, New York, U.S.A.. pp. 45-79.

- 80) VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J.. 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science* 23: 720-724.
- 81) WHITEHEAD, D.C..1995. *Grassland Nitrogen*. Centre for Agriculture and Biosciences International. Wallingford, UK..397p.
- 82) WILMAN, D..1980. Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses.1. Yield, numbers of tillers and chemical composition. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 94: 425-442.
- 83) WILMAN, D.; MOHAMED, A.A.. 1980. Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. Leaf development. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 94: 443-453.
- 84) WILMAN, D.; PEARSE, P.J..1984. Effects of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in fields swards. *Journal of Agricultural Sciences Cambridge* 103: 201-211.
- 85) WILMAN, D.; WRIGHT, P.I..1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts* 53 (8): 387-393.
- 86) WOLEDGE, J.; PEARSE, P.J.. 1985. The 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 N°1. Temperaturas diarias durante el período experimental en la EEFAS

	JULIO	AGOSTO	SETIEMBRE
Día	Temp. Media °C	Temp. Media °C	Temp. Media °C
1	9,1	10,2	17,3
2	11,4	13,4	17,2
3	11,6	15,6	15,6
4	5,7	15,6	13,3
5	6,7	19,2	16,8
6	8,5	19,8	20
7	6,3	9,8	19,2
8	8,2	7,7	14,6
9	12,6	12,6	13
10	14,7	16,9	11,9
11	19	22	13,6
12	20,9	15,2	15,4
13	17,7	5,8	16,3
14	12,9	4,7	14,7
15	9,8	4,9	15,1
16	7,5	7,4	18,1
17	6,5	12,3	18,3
18	7,4	14,9	20,6
19	8,7	18,1	16,5
20	10,8	22,2	20
21	12,3	23,4	20
22	12	12,9	16,9
23	10,5	13,7	15,7
24	11	17,8	18,8
25	14	11,8	16,7
26	19	12,5	16,9
27	12,9	13,2	17,9
28	15,1	14,1	18,9
29	20,4	14,8	15,8
30	10,4	21,9	15,4
31	8,7	18,5	
PROM.	11,68	14,28	16,68

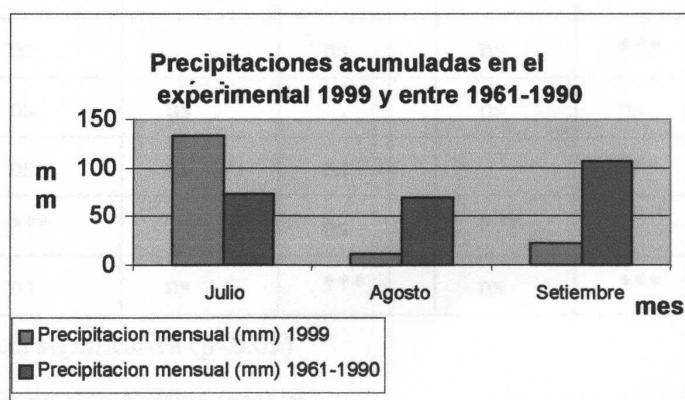
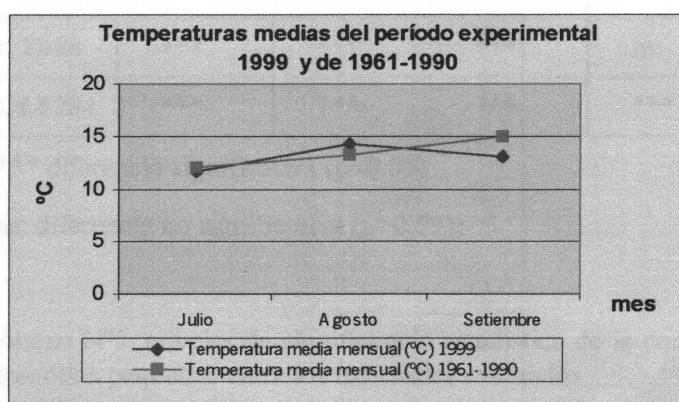


Anexo N°2. Precipitaciones diarias en el periodo experimental en la EEFAS

	JULIO	AGOSTO	SETIEMBRE
Día	Precipitaciones(mm)	Precipitaciones(mm)	Precipitaciones(mm)
1	0	0	0
2	0	0	4,8
3	0	0	0
4	0	0	0
5	0	0	2,2
6	0	5,7	0
7	0	0	10,9
8	0	0	0
9	0	0	0
10	0	0	0
11	0,4	0	0
12	9	0	0
13	84,4	0	0
14	16,6	0	0
15	0,2	0	0
16	0	0	0
17	0	0	0
18	0,7	0	0
19	19,2	0	0
20	0,5	0	0
21	0,2	0	0
22	0,2	1,8	0
23	0	0	0
24	0	2,4	0
25	0	0	0
26	0	0	0,4
27	0	0	2,3
28	0	0	0
29	1,3	0	0
30	0	0	2,2
31	0	0,9	0
TOTAL	132.7	10.8	22.8
PROM.	4,28	0,34	0,73

Anexo N°3. Temperaturas medias y precipitaciones acumuladas mensuales registradas en julio y agosto de 1999 y promedio del periodo 1961-1990

	Temperatura media mensual (°C)		Precipitacion mensual (mm)	
	1999	1961-1990	1961-1990	1961-1990
Julio	11,69	12.00	132,7	73
Agosto	14,29	13.20	10,8	70
Setiembre	12,99	12.99	22,8	107



Anexo N°4: Niveles de significancia estadística de la comparación del número total de macollos entre los materiales evaluados

N° mac. totales	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE 284
Festuca		ns	ns	***	***	***
B. Potrillo	ns		ns	ns	***	***
B. Zarco	ns	ns		ns	***	***
Avena	***	ns	ns		ns	***
R. Titán	***	***	***	ns		***
R. LE284	***	***	***	***	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Anexo N°5. Niveles de significancia estadística de la comparación del porcentaje de macollos pequeños entre los materiales evaluados

% mac. pequeños	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE 284
Festuca		ns	ns	ns	***	ns
B. Potrillo	ns		ns	ns	***	ns
B. Zarco	ns	ns		ns	ns	***
Avena	ns	ns	ns		***	ns
R. Titán	***	***	ns	***		***
R. LE284	ns	ns	***	ns	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Anexo N°6: Niveles de significancia estadística de la comparación del porcentaje de macollos medios entre los materiales evaluados

% mac. medios	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE 284
Festuca		ns	ns	ns	ns	***
B. Potrillo	Ns		ns	ns	ns	***
B. Zarco	Ns	ns		***	ns	***
Avena	Ns	ns	***		***	ns
R. Titán	Ns	ns	ns	***		***
R. LE284	***	***	***	ns	***	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Anexo N°7: Niveles de significancia estadística de la comparación del porcentaje de macollos grandes entre los materiales evaluados

% mac. grandes	Festuca Tacuabé	Bromus Potrillo	Bromus Zarco	Avena 1095 a	Raigrás Titán	Raigrás LE 284
Festuca		ns	***	ns	***	***
B. Potrillo	Ns		ns	ns	***	ns
B. Zarco	***	ns		ns	ns	ns
Avena	Ns	ns	ns		***	ns
R. Titán	***	***	ns	ns		ns
R. LE284	***	ns	ns	***	ns	

*** diferencia significativa ($p < 0.05$)

ns: diferencia no significativa ($p > 0.05$)

Anexo N°8: Medición de ancho foliar (mm), peso por unidad de largo foliar (mg/mm de lámina), número de macollos por planta y número de hojas vivas por macollo para los materiales anuales evaluados en cada nivel de fertilización nitrogenada

	Avena N25	Avena N50	Rg Titán N25	Rg Titán N50	Rg LE284 N25	Rg LE284 N50
Ancho de la lámina (mm)	6.67	7.50	4.03	4.14	3.83	3.85
Peso/mm lineal (mg/mm)	0.583	0.596	0.368	0.408	0.266	0.362
N°macollos/planta	11	10	14	14	11	12
N°hojas viv/mac	3.84	3.71	3.79	4.30	3.53	3.48

Anexo N°9: Medición de ancho foliar (mm), peso por unidad de largo foliar (mg/mm de lámina), número de macollos por planta y número de hojas vivas por macollo para los materiales perennes evaluados en cada nivel de fertilización nitrogenada

	Festuca N25	Festuca N50	B. Zarco N25	B. Zarco N50	B. Potrillo N25	B. Potrillo N50
Ancho de la lámina (mm)	5.19	5.53	4.47	4.09	4.49	4.10
Peso/mm lineal (mg/mm)	0.547	0.475	0.310	0.305	0.376	0.312
N°macollos/planta	11	9	14	13	14	14
N°hojas viv/mac	4.38	4.04	3.51	3.54	3.82	3.98

Anexo N°10. Cálculo de balance de MS por macollo para raigrás LE284.

	MS de hojas maduras (1)	MS de hojas en elongación (2)	MS de hojas senescentes (3)	Balance de MS (1+2-3)
N25	37.41	1.33	2.11	36.63
N50	49.16	2.07	2.73	48.50