

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTOS DE LA FERTILIZACIÓN PRIMAVERO-ESTIVAL
NITRÓGENO – FOSFATADA Y DEL RIEGO SUPLEMENTARIO
EN LA PRODUCTIVIDAD Y EFICIENCIA DE USO DE
NUTRIENTES DEL CAMPO NATURAL**

por

William MADEIRA DE QUADROS

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Vegetales

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2019**

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing. Agr. (Dra) Amabelia del Pino, Ing. Agr. (Dr) Pablo Boggiano y Ing. Agr. (MSc Ricardo Rodríguez Palma, el 23 de diciembre de 2019. Autor: Zootecnista William Madeira. Director: Ing. Agr. (Dr) Martín Jaurena.

DEDICATORIA

A mi familia (en especial a mi abuelo Hermes *in memoriam*).

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, a Martín Jaurena, mucho más que un gran tutor, un amigo que Uruguay me regaló, Gracias por todo!

A todo el personal de apoyo de INIA Tacuarembó y a los pasantes/tesistas que fueron responsables por la realización de los muestreos y procesamiento, especialmente a Saulo Díaz y Alfonso Albornoz.

TABLA DE CONTENIDO	PÁGINA
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VI
SUMMARY.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 CAMPO NATURAL.....	1
1.1.1 <u>Ecosistemas de campo natural</u>	1
1.1.2 <u>Pastizales del Río de la Plata</u>	2
1.1.3 <u>Campos naturales de Uruguay</u>	2
1.1.4 <u>Campos naturales de basalto</u>	3
1.1.5 <u>Producción de forraje de campo natural</u>	3
1.1.6 <u>Efecto de la fertilización en la productividad del</u> <u>campo natural</u>	5
1.1.7 <u>Efectos de la fertilización en la composición mineral</u> <u>(NP) de forraje del campo natural</u>	7
1.2 ROL DE LOS NUTRIENTES EN LA PRODUCCIÓN VEGETAL.....	10
1.2.1 <u>Agua</u>	11
1.2.2 <u>Nitrógeno</u>	11
1.2.3 <u>Fósforo</u>	13
1.3 TEORÍAS DE LIMITACIÓN NUTRICIONAL.....	14
2. <u>RESPUESTA DEL CAMPO NATURAL A LA</u> <u>FERTILIZACIÓN NITRÓGENO-FOSFATADA EN DOS</u> <u>AMBIENTES HÍDRICOS CONTRASTANTES</u>	17
2.1 RESUMEN.....	17
2.2 SUMMARY.....	18
2.3 INTRODUCCIÓN.....	19
2.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
2.5 RESULTADOS.....	25

2.6 DISCUSIÓN.....	37
2.7 CONCLUSIONES.....	41
2.8 BIBLIOGRAFÍA.....	42
3. <u>CONCLUSIÓN GENERAL</u>	50
4. <u>BIBLIOGRAFÍA GENERAL</u>	52

RESUMEN

En Uruguay la mayoría de los suelos son deficientes en nutrientes minerales, especialmente en nitrógeno (N) y fósforo (P). Esta situación de carencias nutricionales condiciona el crecimiento de las pasturas y posteriormente la productividad animal. Esto es especialmente relevante en sistemas productivos basados en campo natural, en los cuales el forraje es el alimento casi exclusivo para los animales en pastoreo. Además de las deficiencias minerales, la productividad es también limitada por la falta de agua en el suelo durante los periodos de sequías. En este contexto, la fertilización nitrógeno-fosfatada y el riego aparecen como herramientas para superar las principales limitaciones al crecimiento y de esa manera potenciar la productividad de los sistemas ganaderos basados en campo natural. Sin embargo, no está claro cómo dichos factores interaccionan entre sí, ni cómo operan las diferentes limitaciones a la productividad primaria. En el período experimental setiembre 2014 - setiembre 2017 se evaluó el efecto del riego suplementario y de la fertilización primavera-estival con nitrógeno y fósforo (0, 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹ combinados con 0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹) en la producción de forraje de un campo natural de Basalto en Uruguay. La falta de nitrógeno fue la limitante primaria de la producción de forraje en condiciones hídricas no limitantes. Además, se detectó la existencia de una limitación nutricional conjunta nitrógeno-fósforo principalmente en la dosis más alta de nitrógeno (200 kg ha⁻¹) y durante momentos de mayor crecimiento de la pastura, y una limitación conjunta nitrógeno-agua en períodos de sequía. Al mismo tiempo, se verificó que la fertilización con ambos nutrientes permitió una mayor recuperación de nutrientes en la biomasa; particularmente, la adición de nitrógeno favoreció una mayor absorción de fósforo. Se espera que los resultados generados en el presente estudio contribuyan a generar nuevas preguntas de investigación acerca de los impactos de la fertilización y el riego en sistemas ganaderos basados en campo natural.

Palabras clave: Campo natural, fertilización, riego, eficiencia agronómica, colimitación.

EFFECT OF NITROGEN - PHOSPHATE FERTILIZATION AND SUPPLEMENTARY IRRIGATION IN BASALTIC NATIVE GRASSLANDS

SUMMARY

In Uruguay most soils are deficient in mineral nutrients, especially nitrogen (N) and phosphorus (P). This nutritional deficiency determines low pasture growth and subsequently low animal productivity. This is especially relevant in productive systems based on native grasslands, in which forage is almost the exclusive food for animals. In addition to mineral deficiency, productivity is also limited by soil water shortage during periods of drought. In this context, both nitrogen-phosphate fertilization and irrigation appear as tools to overcome the main growth constraints and thus enhance the productivity of livestock systems based on native grasslands. However, it is not clear how these factors interact among each other to define primary productivity. In the experimental period September 2014 - September 2017 the effect of supplementary irrigation and fertilization with nitrogen and phosphorus (0, 50, 100 and 200 kg N ha⁻¹ year⁻¹ combined with 0 and 35 kg P ha⁻¹ year⁻¹) on forage production of a native pasture on Basaltic soils in Uruguay was evaluated. Nitrogen deficiency was the primary limitation to forage production under non-limiting water conditions. In addition, the existence of a nitrogen-phosphorus nutritional co-limitation was detected mainly for the highest dose of nitrogen (200 kg ha⁻¹) and during times of high pasture growth, and a nitrogen-water co-limitation during periods of drought. At the same time, it was verified that fertilization with both nutrients allowed a greater recovery of nutrients in the biomass; particularly the addition of nitrogen favoured a greater absorption of phosphorus. The results generated in this study are expected to contribute to the generation of new research questions about the impacts of fertilization and irrigation of native grasslands-based livestock systems.

Keywords: Native grasslands, fertilization, irrigation, agronomic efficiency, co-limitation.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 CAMPO NATURAL

1.1.1 Ecosistemas de campo natural

Los ecosistemas de campo natural o pastizales naturales están básicamente representados por vegetaciones herbáceas que se presentan distribuidos en diferentes lugares del mundo. Estos ecosistemas se caracterizan por ser uno de los más grandes ecosistemas del mundo, con un área estimada de más de 52 millones de km², lo cual representan aproximadamente 40% de la cobertura terrestre, excluyendo la Groenlandia y Antártida, (Suttie et al., 2005). La producción primaria de estos ecosistemas generalmente está limitada por la disponibilidad de agua, con un estrato herbáceo dominado por especies de plantas de la familia de las Poaceae, y que pueden estar acompañados en forma variable por vegetación leñosa (Bilenca y Miñarro, 2004).

Los ecosistemas de pastizales naturales generalmente son explotados a través de sistemas pastoriles extensivos utilizando rumiantes domésticos. Estos sistemas de producción animal son claves para el desarrollo socioeconómico de sus habitantes en la mayor parte de su área de distribución geográfica (Thornton, 2010; Marsden et al., 2000). Además de su importancia social y económica, los ecosistemas campestres presentan una muy importante contribución por los servicios ambientales que brindan. Estos servicios van desde el auto mantenimiento del ambiente a través de la formación y retención de suelos, el ciclaje de nutrientes, la conservación de la calidad y almacenaje del agua, así como el mantenimiento de la biodiversidad, entre otros factores de suma importancia a nivel ecosistémico (Tornquist y Bayer, 2009).

1.1.2 Pastizales del Río de la Plata

Los *Pastizales del Río de la Plata*, según Soriano et al. (1992) ocupan un total de 700.000 km² en el centro-este del continente sudamericano. Estos pastizales incluyen la *Pampa* de Argentina, y los *Campos* de Uruguay y del sur de Brasil (Pillar et al.,

2009; Berretta et al., 2000; Soriano et al., 1992). El clima en la región Campos es subtropical subhúmedo de acuerdo con la clasificación de Koppen (Kottek et al., 2006). En estos ecosistemas domina la vegetación herbácea, y presentan alta diversidad de especies animales y vegetales. Además de ser la principal base forrajera para la cría vacuna y ovina en Uruguay, parte de Argentina y sur de Brasil, estos ecosistemas garantizan importantes servicios ambientales como lo son la conservación de los recursos hídricos, la disponibilidad de polinizadores y la preservación de los recursos genéticos.

1.1.3 Campos naturales de Uruguay

En Uruguay este bioma ha sido identificado por Berretta et al., (2000) con el término “*Campos*”, donde la heterogeneidad florística es una de las principales características que lo distinguen de los otros ecosistemas campestres de Sudamérica. Estos ecosistemas han co-evolucionado con el pastoreo, antiguamente con herbívoros nativos y en los últimos siglos con rumiantes domésticos. El clima local, principalmente las precipitaciones (Cruz et al., 2014) y la temperatura (Castaño et al., 2011), en conjunto con los atributos físico-químicos del suelo, influyen de forma incuestionable en la dinámica de crecimiento de las comunidades vegetales nativas (Durán y García Préchac, 2007; Rodríguez et al., 2003).

La variabilidad en la composición botánica de estos campos se evidencia en la diversidad de especies, tipos funcionales y hábitos morfo-fisiológicos (Lezama et al., 2011; Berretta et al., 2000; Millot et al., 1987). Dicha variabilidad está ampliamente vinculada con las formaciones geológicas-topográficas (Baeza et al., 2011a; Lezama et al., 2006) y a los cambios antrópicos, cómo el de manejo del pastoreo, investigados ampliamente en la región por Cruz et al., (2019); Boggiano et al., (2005); Saldanha, (2005) y Berretta, (1998).

1.1.4 Campos naturales de Basalto

La región del Basalto o *Cuesta Basáltica* está ubicada en la mitad norte de Uruguay y ocupa una superficie aproximada de 4.4 millones de hectáreas (21% de la superficie

del país). Se extiende por los departamentos de Artigas, Salto y Paysandú, este de Río Negro, norte de Durazno y suroeste de Tacuarembó.

En estudio conducido en la región de suelos de Basalto, Lezama et al. (2011) caracterizó la heterogeneidad florística de las zonas de suelos superficiales y profundos, clasificándolas en tres unidades de vegetación y seis comunidades. Las unidades existentes en los suelos de basalto fueron clasificadas como Unidad B-I, B-II y B-III. La unidad B-I está caracterizada por suelos superficiales con presencia de pedregosidad y rocosidad en su superficie. La cobertura vegetal existente en esta unidad está compuesta principalmente por *Piptochaetium montevidense*, *Richardia humistrata* y *Baccharis coridifolia*. La unidad B-II, se asocia a sitios con afloramientos rocosos a suelos con profundidad intermedia. Las especies indicadoras de esta comunidad son *Hordeum pusillum*, *Selaginella sellowii* y *Portulaca papulosa*. La tercera unidad (B-III), se caracteriza por presentar suelos con profundidad media y alta (mayores a 50 cm) ubicados en laderas plano-cóncavas y valles. En esta unidad las especies indicadoras son *Paspalum dilatatum*, *Steinchisma hians* y *Mnesithea selleana* y las especies con mayores valores de cobertura son *Panicum hians* y *Axonopus fissifolius*.

1.1.5 Producción de forraje de campo natural

Los factores: I) climáticos: temperatura y pluviometría (Cruz et al., 2014; Castaño et al., 2011); II) edáficos: profundidad de suelo y disponibilidad de nutrientes (Quincke, 2019; Rabuffetti, 2017; Durán y García Préchac, 2007), , III) bióticos: composición de especies y tipos funcionales dominantes (Lezama et al., 2006; Altesor et al., 2005), IV) de manejo: carga animal, fertilización y riego (Jaurena et al., 2013, Zanoniani et al., 2011; Berretta et al., 2000; Boggiano, 2000), y V) sus interacciones (Nabinger y Carvalho, 2009) están ampliamente vinculados a la producción primaria neta aérea (PPNA) de las pasturas naturales y con su distribución estacional (Gallego et al., 2017; Baeza et al., 2011a). En los últimos 50 años, la PPNA de campo natural ha sido profundamente estudiada en Uruguay en distintas unidades de suelo con diferentes metodologías de evaluación y técnicas de procesamiento de datos. En los suelos de

origen basáltico la PPNA existen registros desde la década de 1970 hasta la actualidad (Rodríguez Palma y Rodríguez., 2017; Jaurena, 2016; Baeza et al., 2010; Carámbula, 2008; Saldanha, 2005; Berretta et al., 2001; Berretta, 1998; Castells, 1974; Bottaro y Zavala, 1973), en ensayos específicos para medir la producción de forraje, así como para evaluar la producción animal.

En el cuadro 1 se puede visualizar los principales relevamientos de la producción de forraje de campo natural en suelos de formación basáltica. La siguiente información presenta datos de tratamientos testigo donde se cuantifico solamente la PPNA con diferentes metodologías de corte del forraje.

Cuadro 1. Productividad primaria neta aérea (PPNA) ($\text{MS.kg ha}^{-1}\text{kg MS ha}^{-1}$) de forraje de campo natural en suelos de Basalto en Uruguay. ^{*1} cortes a 5cm; ^{*1} cortes a 1cm; ^{*3} estimado por teledetección.

Autor	PPNA promedio ($\text{kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)	Período de evaluación
Bottaro y Zavala (1973) ^{*1}	• 1635 (Superficial) • 2785 (Profundo)	2 años (1971 - 1972)
Castells (1974) ^{*1}	• 1531 (Litosol) • 2431 (Profundo)	Invierno, Primavera y Verano (1971)
Berretta et al. (2001) ^{*2}	• 2885 (Superficial rojizo) • 3772 (Superficial negro) • 4576 (Profundo)	15 años (1980 – 1994)
Saldanha (2005) ^{*2}	• 4791 (Profundo)	5 años
Rodríguez Palma y Rodríguez (2017) ^{*2}	• 7224 (Profundo)	15 años (2002-2017)
Baeza et al. (2011b) ^{*3}	• 3877 (Promedio Cuesta Basáltica)	3 años (2002-2004)

1.1.6 Efecto de la fertilización en la productividad del campo natural

Como fuera señalado anteriormente la PPNA del campo natural está ampliamente vinculada a factores climáticos, edáficos, bióticos, de manejo y sus interacciones. Los macronutrientes nitrógeno (N) y fósforo (P), son los nutrientes básicos para el desarrollo de las especies forrajeras, los cuales se presentan en baja disponibilidad a nivel de suelos en Uruguay (Del Pino y Hernández, 2002; Ferrando et al., 2002; Hernández y Zamalvide, 1998; Morón, 1996; Ayala y Carámbula, 1994).. En el cuadro 2 se describe la PPNA de campos naturales de basalto fertilizados con N y/o P.

Cuadro 2. Productividad primaria neta aérea (PPNA) (MS.kg ha⁻¹ año⁻¹) de forraje de campo natural con fertilización nitrogenada (N), fosfatada (P) y combinada N-P.

*¹ cortes a 5cm; *² cortes a 1cm.

Autor	PPNA promedio (kg MS ha ⁻¹ año ⁻¹)	Tipo de suelo
Bottaro y Zavala (1973) * ¹	• 2930 (N 160) • 2745 (N 320) • 1430 (P₂O₅ 160) • 2200 (P₂O₅ 320) • 2855 (N 80/ P₂O₅ 80) • 3070 (N 80/ P₂O₅ 240) • 4155 (N 160/ P₂O₅ 160) • 4795 (N 160/ P₂O₅ 320) • 3485 (N 240/ P₂O₅ 80) • 5250 (N 240/ P₂O₅ 240) • 3870 (N 320/ P₂O₅ 160) • 7070 (N 320/ P₂O₅ 320)	Litosol (Basalto)
Berretta (2005) * ²	• 6210 (N 90/ P₂O₅ 44)	Basalto Profundo
Rodríguez Palma y Rodríguez., (2017) * ²	• 10374 (N 100/ P₂O₅ 54/105)	Basalto Profundo

La fertilización N-P en campos naturales fue estudiada en distintas zonas agroecológicas del país (Rodríguez Palma y Rodríguez., 2017; Zanoniani et al., 2011; Becoña et al., 2009; Boggiano et al., 2005; Bemhaja, 2001; Berretta, 1998; Mas et al., 1997; Ayala y Carámbula, 1994, Bemhaja et al., 1994; Burgos de Anda, 1974; Castells,

1974; Bottaro y Zavala, 1973). Sin embargo, la respuesta a la fertilización nitrogenada ha sido muy variable entre años, Rodríguez Palma y Rodríguez., (2017) reporta respuestas a la fertilización nitrogenada bajo pastoreo entre 5,4 a 47,1 kg de MS de forraje por kg de N aplicado. Estos datos evidencian un alto coeficiente de variación (aproximadamente 50 %). Además, dicha respuesta también ha sido variable entre experimentos (cuadro 3).

Cuadro 3. Respuesta a la fertilización nitrogenada y/o fosfatada en diferentes experimentos de campo natural. ^{*1} cortes a 5cm; ^{*2} cortes a 1cm.

Autor	Respuesta a la fertilización (kg MS/kg de nutriente agregado)	Tipo de suelo
Castells (1974) ^{*1}	• N 80 – 23,5 • N 160 – 18,2 • N 240 – 12,1 • N 320 – 6,4 • P 80 – 7,8 • P 160 – 5,7 • P 240 – 3,7 • P 320 – 1,6	Litosol (Basalto)
Bottaro y Zavala (1973) ^{*1}	• N 160 – 8,4 • N 320 – 3,5 • P 160 – 0,0 • P320 – 1,7	Litosol (Basalto)
Ayala y Carámbula (1994) ^{*2}	Campo natural con frecuencia de corte de 45 y 90 días. • N 320 (45 días) – 7,8 • N 320 (90 días) – 10,0 • P 200 (45 días) – 1,9 • P 200 (90 días) – 5,9	Brunosol sub-eutrico (Cristalino)
Berretta (2005) ^{*2}	• N 90/ P₂O₅ 44 – 23,5	Litosol y Vertisol (Basalto)
Rodríguez Palma y Rodríguez.(2017) ^{*2}	• N 100/ P₂O₅ 54-105 – 26,4	Basalto Profundo

1.1.7 Efectos de la fertilización en la composición mineral (NP) del forraje del campo natural

La fertilización del campo natural persigue dos objetivos fundamentales: i) aumentar la cantidad del forraje producido por unidad de área y ii) incrementar la calidad nutricional del forraje (ej. aumento de la proteína cruda y de la digestibilidad). Además, a nivel de comunidades de campo natural, con el aumento de la fertilidad se espera incrementar la frecuencia de las especies de mayor producción y calidad (Boggiano et al., 2005), especialmente en períodos críticos como en invierno, lo que fue enfatizado por Zanoniani et al. (2011). El contenido de N y P en el forraje presenta variaciones con la disponibilidad de forraje (Berretta, 1998), la composición de la biomasa en hojas, tallos y material senescente (Freschet et al., 2013; Gastal y Lemaire 1997), la estación del año y condiciones climáticas (Sanaullah et al., 2012), la composición botánica (Berretta et al., 2000) y con los atributos de fertilidad de los suelos dónde estén ubicados estos agro-ecosistemas (Suttle, 2010; Senger et al., 1997).

En las gramíneas perennes que componen la vegetación nativa ocurre una alta conservación de nutrientes, principalmente el nitrógeno, debido a una alta eficiencia de reabsorción de este nutriente (Campanella, 2009). Dicha respuesta se evidencia en un alto reciclaje de dicho nutriente post senescencia de hojas. De las variables enumeradas, la dilución del nitrógeno a medida que se incrementa el nivel de biomasa aérea es la más comúnmente reportada en la literatura (Gastal y Lemaire, 1997). Dicho proceso está vinculado básicamente a que las hojas nuevas, las cuales son dominantes en etapas iniciales del rebrote de pasturas, presentan mayor actividad metabólica y más contenido de N. Sin embargo, luego se diluyen por la mayor participación de componentes estructurales (tallos e inflorescencias) y material senescente (Bélanger y Gastal, 2000; Grindlay, 1997; Gastal y Lemaire, 1997). Además, existen especies con mayor capacidad de absorción y retención de nutrientes en la biomasa (tipo funcional utilizador) y otras con el comportamiento inverso (tipo funcional conservador) que según su frecuencia en la comunidad modifican el contenido de nutrientes en el forraje (Garnier et al., 2004). En este sentido, Berretta et al. (2001) en ensayos desarrollados en suelos de basalto, evaluando tratamientos con y sin fertilización N-P, detecto

variaciones en la composición química de la vegetación de campo natural. Estas variaciones, estuvieron relacionadas con las especies vegetales que componen estos ambientes campestres (Cuadro 4). En la región Este de Uruguay, sobre Brunosoles, Bermúdez y Ayala (2005) y Ayala y Carámbula (1994) en un ensayo de fertilización de campo natural con distintas frecuencias de corte detectaron variaciones en los contenidos de N de acuerdo con los tratamiento de fertilización. Sin embargo, en ninguno de estos trabajos se analiza el nivel de nutrientes en relación a la biomasa producida.

Cuadro 4. Concentración de nitrógeno (N) y fósforo (P) en campos naturales de Uruguay sometidos a diferentes manejos. Campo Natural (CN) y Campo Natural Fertilizado con NP (CNF).

Autor	Composición mineral N-P	Tipo de suelo
Bemhaja et al. (1994)	N (%) Efecto de la dosis de N en Campo natural (CN): CN: 1,48 CN+40 kg N/ha: 1,72 CN+80 kg N/ha: 2,11 CN+120 kg N/ha: 2,15	Basalto profundo (Brunosoles)
Berretta et al. (2001)	N (%) Invierno: 1,76 (CN) 2,28 (CNF + 92 kg N y 44 kg P/ha) Primavera: 1,92 (CN) 2,76 (CNF + 92 kg N y 44 kg P/ha) Verano: 1,44 (CN) 1,69 (CNF + 92 kg N y 44 kg P/ha)	Basalto (Brunosoles y Litosoles)

	P (mg P/g MS) Invierno/Primavera: 0,18 (CN) 0,23 (CNF + 92 kg N y 44 kg P/ha) Verano: 0,15 (CN) 0,19 (CNF + 92 kg N y 44 kg P/ha)	
Bermúdez y Ayala (2005)	N (%) <i>Campo natural sin fertilizar</i> <i>Frecuencia de corte (45 y 90 días):</i> Otoño: 1,61 (45) 1,28 (90) Invierno: 1,79 (45) 1,90 (90) Primavera: 1,45 (45) 1,08 (90) Verano: 1,28 (45) 0,84 (90) <i>Campo natural fertilizado 300 kg N ha⁻¹</i> <i>Frecuencia de corte (45 y 90 días):</i> Otoño: 1,72 (45) 1,37 (90) Invierno: 1,92 (45) 1,95 (90) Primavera: 1,48 (45) 1,04 (90) Verano: 1,24 (45) 0,86 (90) <i>Campo fertilizado con 87 kg P ha⁻¹</i> <i>Frecuencia de corte (45 y 90 días):</i> Otoño: 1,69 (45) 1,39 (90) Invierno: 0,75 (45) 0,76 (90) Primavera: 1,05 (45) 1,55 (90) Verano: 0,83 (45) 1,08 (90)	Brunosoles

Los resultados generados por la investigación en Uruguay referentes a fertilización de campo natural han sido útiles para identificar una limitación básica por nitrógeno en diversas comunidades y para registrar el potencial de aumento de la PPNA vía fertilización. Sin embargo, existe poca información acerca de la interacción de la fertilización nitrogenada y fosfatada en primavera-verano, y de cuáles son los factores ambientales que condicionan las respuestas a la fertilización y la interacción entre ambos nutrientes.

1.2 ROL DE LOS NUTRIENTES EN LA PRODUCCIÓN VEGETAL

En los ecosistemas terrestres los nutrientes minerales (macro y micronutrientes) poseen gran importancia en la estabilidad ambiental y manutención de los ciclos biogeoquímicos (Gibson, 2009). Como resultado de las interacciones entre los factores existentes en el ambiente, la PPNA de los sistemas productivos basados en pasturas naturales es ampliamente influenciada por numerosas variables abióticas y bióticas presentes en estos ecosistemas (Berretta et al., 2000; Soriano et al., 1992). A nivel global, diversos investigadores (Simpson et al., 2014; Craine et al., 2008; Hejman et al., 2007) describieron que la adición de nutrientes puede incrementar ampliamente la PPNA de la vegetación. Dicha respuesta se relaciona principalmente con el suministro de los nutrientes limitantes a nivel de la solución del suelo. Según Kunrath et al. (2018), DeMalach et al. (2017), Fay et al. (2015) y Elser et al. (2007), en la mayoría de las eco-regiones donde predominan los sistemas productivos basados en pasturas naturales las limitantes primarias de la productividad son el nitrógeno y el fósforo. Los referidos elementos según la propuesta teórica generada por Whitehead (2000) son los esenciales de forma primaria para la producción vegetal en los ambientes de alta complejidad, visto que: I) con la ocurrencia de un déficit prolongado de N y P la planta no completa su desarrollo vegetativo y/reproductivo; II) las deficiencias nutricionales pueden ser corregidas en periodos previos a la utilización en forma planificada; III) N y P están directamente involucrados con la nutrición vegetal y no solamente se limitan a posibles condiciones desfavorables a nivel de suelo.

1.2.1 Agua

El agua (H_2O) es la matriz básica para el normal funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos. A nivel de metabolismo vegetal, en el medio líquido ocurre la difusión de los minerales, solutos celulares y gases, además de ser responsable por la manutención de la turgencia celular (Kramer y Boyer, 1995). Adicionalmente, el agua es el sustento de las estructuras morfológicas de las plantas, siendo así, esencial para aumento del volumen celular, del crecimiento vegetal y de la abertura del complejo estomático (Kramer y Boyer, 1995). Turner (1986) identificó que la distribución de los organismos vegetales en la superficie terrestre depende más de la disponibilidad del agua que de cualquier otro factor ambiental, de forma tal que en las áreas con mayor disponibilidad hídrica se encuentra también altos niveles de diversidad biológica. De acuerdo con Teare y Peet (1983), en la mayoría de los tejidos vegetales de plantas con metabolismo C3 y C4 el contenido celular de agua es superior a un 90% durante el estadio vegetativo. En dichas especies, la disminución en el contenido de agua en la célula por debajo de un valor crítico próximo a 75%, genera modificaciones estructurales, y en última instancia la muerte celular (Teare y Peet, 1983).

En los ambientes ubicados en zonas que presentan alta probabilidad de déficit hídrico en determinadas estaciones del año, principalmente en verano, como es el caso de Uruguay, Cruz et al. (2012) describe este proceso meteorológico cómo sequía agronómica. Dicho proceso se caracteriza por la disminución en los índices pluviométricos y el aumento de la evapotranspiración, resultante del aumento de la temperatura del aire y reducción de la humedad. Algunas medidas tecnológicas pueden ser establecidas en estas situaciones, cómo el uso de sistemas de riego, investigados por Tian et al. (2017), Jaurena et al. (2013) y Scott y Maunsell (1981) con el objetivo de evitar los efectos negativos de las sequías en la reducción de productividad de las pasturas.

1.2.2 Nitrógeno

El Nitrógeno (N) es un nutriente esencial requerido por todos los organismos vivos y, frecuentemente, es uno de los principales limitantes en la producción primaria de los

ecosistemas acuáticos y terrestres (Ghosh et al., 2017; Elser et al., 2007; Wassen et al., 1995; Chapin et al., 1986). De acuerdo con la revisión documentada por Morón (1996b) la principal función del N es formar parte de las moléculas de aminoácidos y proteínas, además de ser uno de los principales constituyentes de otros compuestos químicos, como vitaminas, coenzimas, clorofila y ácidos nucleicos (ADN, ARN). A nivel de metabolismo de absorción, el N se presenta disponible para las plantas en la forma de N inorgánico, que está presente en la solución del suelo en las formas de NH_4^+ o NO_3^- (Schimel y Bennett, 2004). En los distintos procesos químicos que ocurren en el metabolismo vegetal, una parte del N es retenido en planta. La fracción de N en los tejidos vegetales puede variar en un rango de 1 – 5% de la materia seca total (Kilcher, 1981; Metson y Saunders, 1978).

A nivel de sistemas inter-relacionados como el de los ciclos biogeoquímicos, el principal mecanismo involucrado es el proceso de reciclaje del N que ocurre en el suelo. En los suelos de Uruguay los porcentajes de nitrógeno total en los horizontes superficiales se distribuyen en un rango de 0,1 – 0,3% (Rabuffetti, 2017; Morón, 1996b), siendo que estos porcentajes están ampliamente conectados con características físico y químicas y con el tipo de manejo utilizado. El reciclaje del N en los ecosistemas se refiere básicamente a las entradas y salidas, donde las entradas más significativas son la fijación biológica, las fertilizaciones y la descomposición de restos orgánicos. En cambio, los mecanismos de salida de N en los sistemas son realizadas por procesos físico-químicos como, volatilización, lixiviación, denitrificación, erosión, productos animales (carne, leche y lana) y deyecciones (estiércol y orina) (Whitehead, 2000; Woodmansee, 1978). En la mayoría de los ecosistemas de pasturas naturales, el N es la principal limitante productiva (Gibson 2009). Esa limitación nutricional fue ampliamente documentada por la investigación a nivel mundial (Egan et al., 2018; Fay et al., 2015, Gierus et al., 2014; Niinemets y Kull, 2005; Boggiano, 2000; Tilman, 1987). Al mismo tiempo, también se han reportado efectos negativos de la adición del nitrógeno en la diversidad vegetal (Jaurena, 2016; Hautier et al., 2015; Sun et al., 2008).

1.2.3 Fósforo

El fósforo (P) es uno de los macro minerales de mayor importancia en los sistemas de producción, siendo responsable por generar respuestas directas en la PPNA (Harpole et al., 2011; Elser et al., 2007). Bioquímicamente el P es responsable de varias reacciones a nivel molecular. Dichas reacciones resultan en mecanismos de degradación de moléculas complejas (carbohidratos, lípidos y proteínas) que producen energía en forma de adenosin trifosfato (ATP) (Nelson y Cox, 2014). Una parte importante de toda esta energía producida y almacenada en forma de ATP, se utiliza posteriormente en todos los procesos de síntesis y absorciones por las plantas. Además de ser un importante elemento a nivel de aporte energético, el P es un componente de configuración estructural de los ácidos nucleicos (ADN y ARN), de fosfolípidos (constituyente de la membrana celular) y de una variada gama de coenzimas (NAD y NADP) (Nelson y Cox, 2014; Jouany et al., 2011).

Cómo forma de absorción, las plantas utilizan el P que se presenta disuelto en la solución del suelo; la cantidad de P absorbido por la planta depende del volumen de raíces y de la concentración del elemento en el suelo. Algunas especies de plantas presentan distintas formas de absorción del P en suelo según su arquitectura del sistema radicular, su capacidad de liberación de exudados y enzimas específicas, o por interacción con el sistema radicular de otras plantas o asociaciones con micorrizas (Zemunik et al., 2018; Teste et al., 2018; García et al., 2016; Zemunik et al., 2015). La presencia del P en la solución del suelo se vincula ampliamente con la descomposición de la materia orgánica (MO), dado que la MO al mineralizarse libera los fosfatos en la solución del suelo (Rabuffetti, 2017). El P orgánico liberado comúnmente se presenta en forma proporcional a los contenidos de la materia orgánica del suelo (Rabuffetti, 2017).

A nivel ambiental el ciclo del fósforo es dinámico e involucra básicamente el suelo, la vegetación y los microorganismos. En los ecosistemas naturales el ciclo del P es cerrado, donde la fracción lábil es metabolizada por las plantas y retorna al suelo a través de residuos de plantas senescidas en proceso de descomposición y de excreta de

animales en fase de descomposición microbiológica (Jouany et al., 2011; Rheinheimer, 2000; Morón, 1996a). En diversos tipos de suelos donde están ubicados los sistemas pastoriles extensivos, la mayor concentración de P está en el horizonte superficial, debido a la continua deposición de material senescido de las plantas así como por las deyecciones de los animales en pastoreo, y por la retención en formas insolubles (Whitehead 2000). En los ambientes en que el déficit de P a nivel de suelo limita la PPNA de forraje, la principal vía de incremento del fósforo es la aplicación de fertilizantes fosfatados. En estos sistemas productivos algunas características químicas del suelo pueden afectar la disponibilidad del P en la solución del suelo, por reacciones de retención, fijación o adsorción. Estas reacciones disminuyen la solubilidad de los productos de reacción del P, fundamentalmente en presencia de los cationes Ca, Fe y Al (Mathews et al., 1998) y los dejan indisponibles por tiempo indeterminado, dependiente de las condiciones ambientales (Ferrando et al., 2002; Hernández y Zamalvide 1998).

1.3 TEORÍAS DE LIMITACIÓN NUTRICIONAL

La limitación de nutrientes es un concepto que fue generado en la producción vegetal con base a características de productividad de un determinado cultivo agrícola. La teoría básica de limitación fue descrita como “*Ley de Liebig*”, la cual establece que la productividad es limitada por el nutriente disponible en menor nivel en el suelo (Figura 1). Con base a la teoría planteada por Liebig, en los sistemas de producción se propone que cuando es corregida la deficiencia del nutriente más limitante, se puede potencializar la producción (Sperfeld et al., 2012).

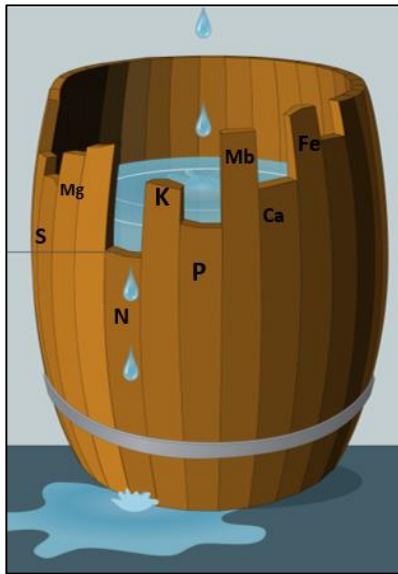


Figura 1. Modelo conceptual de la Ley de Liebig.

Actualmente, la teoría de limitaciones nutricionales en la producción vegetal ha avanzado hacia el concepto de limitación conjunta de nutrientes o co-limitación (Harpole et al., 2017; Fay et al., 2015; Harpole et al., 2011). La co-limitación refiere a la limitación conjunta o a él sinergismo de múltiples nutrientes responsables de la producción vegetal según Harpole et al. (2011). A modo de caracterizar los distintos tipos de co-limitación existentes, Venterink (2016) (Figura 2) definió cuatro formas principales de las limitaciones; (a) *Limitación simple*, en la cual la producción responde al agregado de un nutriente y el agregado de otro no altera la respuesta; (b) *Co-limitación simultánea*, ninguno de los dos nutrientes aumenta la producción y la combinación de ambos si la incrementa; (c) *Co-limitación independiente*, la aplicación individual de más de un nutriente aumenta la producción, y la combinación de ambos nutrientes incrementa aún más la producción; y (d) *Co-limitación serial*, solo un nutriente aumenta la producción, pero la combinación de ambos incrementa aún más la producción. Además de los conceptos ya nombrados, Harpole et al. (2011) definió una división en la (C) *Co-limitación independiente* (Figura 3), donde según el tipo de nutrientes a ser agregado, la dosis y la comunidad vegetal se pueden generar distintas respuestas en la PPNA, de tipo *Aditiva*, *Sub aditiva* y *Super aditiva*.

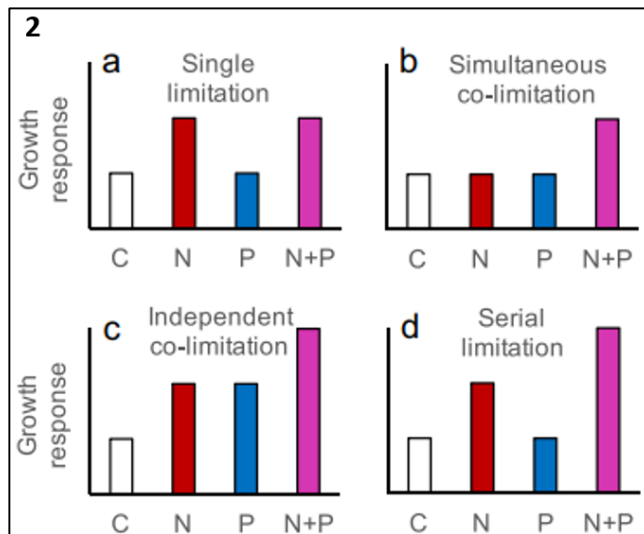


Figura 2. Posibles respuestas de crecimiento de plantas post adición de fertilizantes N, P y N-P. Tratamiento control (C); Fertilización nitrogenada (N); Fertilización fosfatada (P); y Fertilización Nitrógeno-Fosfatada (N+P). Según Venterink (2016).

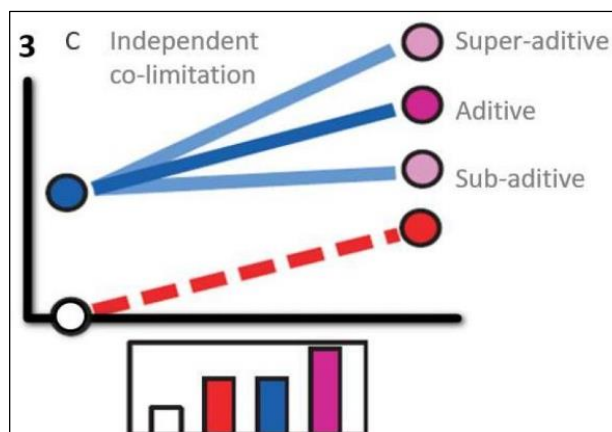


Figura 3. Tipos de co-limitación independiente, según el efecto de la adición de dos nutrientes en la capacidad productiva de la vegetación según Harpole et al. (2011).

2. RESPUESTA DEL CAMPO NATURAL A LA FERTILIZACIÓN NITRÓGENO-FOSFATADA EN DOS CONDICIONES HÍDRICAS CONTRASTANTES

MADEIRA, William¹; ZANELLA, Pablo Giliard²; CARDOZO, Gerónimo¹; LATTANZI, Fernando¹; JAURENA, Martín¹

¹ *Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Uruguay.*

² *Universidade Estadual de Santa Catarina (UDESC), Lages, SC, Brasil.*

2.1 Resumen

En Uruguay la mayoría de los suelos son deficientes en nutrientes minerales, fundamentalmente en nitrógeno (N) y fósforo (P). Esta situación condiciona el crecimiento de las pasturas y posteriormente a la productividad animal, especialmente en sistemas productivos basados en campo natural. Además, la productividad tanto primaria como secundaria de estos agroecosistemas es recurrentemente limitada por la falta de agua en el suelo en periodos de sequía. En este contexto, la fertilización nitrogenada, fosfatada y el riego aparecen como herramientas tecnológicas para superar las principales limitaciones al crecimiento y de esa manera potenciar la productividad de los sistemas ganaderos basados en campo natural. Sin embargo, no está claro cómo dichos factores interactúan entre sí, ni cómo operan las diferentes limitaciones a la productividad primaria. Desde setiembre 2014 a setiembre 2017 se evaluó el efecto del riego suplementario y de la fertilización N-P (0, 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹ combinados con 0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹) en la producción de forraje de un campo natural de Basalto en Uruguay. La falta de nitrógeno fue la principal limitante de la producción de forraje. Además, se detectó la existencia de co-limitación nutricional N-P en la dosis más alta de N (200 kg ha⁻¹) durante momentos de alto crecimiento de la pastura y una co-limitación N-agua en periodos de sequía. Se espera que los resultados del presente trabajo contribuyan para aumentar la eficiencia de la fertilización y del riego en sistemas basados campo natural.

Palabras clave: Campo natural, fertilización, riego, eficiencia agronómica, co-limitación.

2.2 Native Grassland Response to Nitrogen-Phosphate Fertilization under two Contrasting Water Environments

Summary

In Uruguay, most soils are deficient in mineral nutrients, especially in nitrogen (N) and phosphorus (P). This situation conditions the growth of pastures and its subsequent animal productivity, especially in production systems based on native grasslands. Moreover, both primary and secondary productivities of these agroecosystems are currently limited by the water scarcity during droughts. In this context, nitrogen and phosphorous fertilization as well as irrigation appear as technological tools that may overcome the main limitations on pasture growth and management, thus enhancing the overall productivity of livestock systems based on native grasslands. However, it is not clear how these two factors interact with each other or how the different limitations on primary productivity operate. From September 2014 to September 2017 the effect of supplementary irrigation and NP fertilization were evaluated (0, 50, 100 and 200 kg N ha⁻¹ y⁻¹ combined with 0 and 35kg P₂O₅ ha⁻¹ y⁻¹) on the production of a native grassland paddock on Basaltic soils in Uruguay. Nitrogen was the main limiting factor to forage production. Additionally, a nutritional N-P co-limitation was detected with the highest N doses (200 kg ha⁻¹) during maximum pasture growth, and a N-water co-limitation was also observed during drought periods. These results are expected to contribute to increase the efficiency of fertilization and irrigation in production systems based on native grasslands.

Key words: Native grasslands, fertilization, irrigation, agronomic efficiency, co-limitation.

2.3 Introducción

La productividad primaria de los ecosistemas pastoriles está generalmente limitada por los nutrientes disponibles en el suelo⁽¹⁻³⁾, y por el contenido de agua en el suelo⁽⁴⁾ o por el conjunto de ambas limitaciones⁽⁵⁻⁷⁾. En pasturas naturales, varios nutrientes pueden limitar la producción primaria neta área, dependiendo de las relaciones entre nutrientes y del ambiente hídrico. Diversos trabajos han demostrado la existencia de limitaciones conjuntas en el ambiente nutricional e hídrico, evidenciando efectos positivos del riego en la producción primaria sólo en condiciones de alta fertilidad o de la fertilización sólo en ambientes hídricos favorables⁽⁷⁻⁹⁾. Por otra parte, en base a estudios globales se ha identificado que los principales nutrientes limitantes de la producción de las pasturas son el nitrógeno y el fósforo, y que en muchos casos ocurre una limitación conjunta de estos dos elementos^(1,10).

El concepto tradicional de limitación nutricional proviene de la agricultura, y está definido por la carencia de un nutriente esencial que condiciona la productividad de un determinado cultivo. Este concepto se basa en la “Ley de Liebig” que sugiere que la productividad de las plantas es limitada por el nutriente que esté disponible en una menor cantidad en relación a su demanda mínima⁽¹¹⁾. Sin embargo, otros autores proponen que puede existir facilitación química⁽¹²⁾ o una limitación conjunta y simultánea de varios nutrientes, la cual ha sido definida como co-limitación⁽¹³⁻¹⁴⁾. En este contexto, se han definido⁽¹⁵⁾ cuatro tipos de respuestas de la vegetación frente al agregado de dos nutrientes a las cuales denominó limitación simple, y co-limitaciones simultánea, independiente y limitación serial.

La fertilización es la principal herramienta para superar los déficits nutricionales que influyen directamente en la productividad de forraje en sistemas pastoriles⁽¹⁶⁻¹⁸⁾. Las respuestas productivas a la fertilización se evalúan generalmente mediante la eficiencia agronómica $EA = (\text{kg de incremento en el rendimiento/kg de nutriente aplicado})^{(19-23)}$. Otro factor que es ampliamente estudiado vinculado a la aplicación de fertilizantes es la eficiencia de recuperación de nutrientes $ER = (\text{kg de nutriente absorbido/kg de nutriente aplicado})^{(5,18,21,24-26)}$. Este índice se correlaciona con la EA y con la composición química de la biomasa cosechada, y es un indicador de la capacidad de

una pastura para absorber/retener los nutrientes que son agregados al sistema vía fertilización. La consideración de ambos índices es clave para incrementar la producción y reducir potenciales efectos negativos en el ambiente.

Los ecosistemas pastoriles del bioma Campos que abarcan el centro este de Argentina, sur de Brasil y Uruguay⁽²⁷⁾ se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies y de grupos funcionales^(28,29,30). Específicamente, los campos naturales sobre suelos de basalto en Uruguay son dominados por gramíneas C4 y en menor medida por especies C3⁽²⁸⁾. En dichos ecosistemas la composición y producción de las pasturas varía temporalmente en función de variables climáticas (temperatura y lluvias) y características microedáficas^(28,31,32). Si bien a nivel global el concepto de limitaciones nutricionales ha evolucionado, en ecosistemas complejos y dinámicos como los del bioma Campos se desconoce cómo operan las limitaciones nutricionales frente a cambios en el ambiente hídrico. El presente estudio plantea las siguientes hipótesis: i) la producción de forraje en campo natural es limitada básicamente por el nivel de nitrógeno, y en la medida en que se adiciona dicho nutriente se genera una posterior limitación de fósforo; ii) el riego suplementario favorece la utilización de nitrógeno y fósforo, incrementando así la eficiencia agronómica y la recuperación de nutrientes.

2.4 Materiales y métodos

Sitio y periodo experimental

El estudio se realizó entre los años 2014-2017, en un experimento de largo plazo instalado en 2011, ubicado en el sitio experimental de riego del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) en Tambores, Paysandú – Uruguay (31°54' S, 56°13' W; 245 m s.n.m.). El clima de la región es subtropical húmedo de acuerdo con la clasificación de Köppen–Geiger Climate⁽³³⁾. La temperatura media en invierno es de 12°C y en verano es de 25°C, mientras que la precipitación promedio anual es de 1500 mm con coeficientes de variación mensual superiores al 50%⁽³⁴⁾. Los suelos del sitio experimental son de origen basáltico y se clasifican como Vertisoles⁽³⁵⁾. La profundidad promedio del suelo en el sitio experimental es de aproximadamente 70 cm y las características físico-químicas se describen en la tabla 1.

Tabla 1. Composición química del suelo del experimento. Ph = Potencial hidrógeno; C.Org = Carbono Orgánico; P = fósforo; y K = Potasio.

pH (H ₂ O)	C.Org. (%)	P (µg P/g) Ácido Cítrico	K (meq/100g)
5,8	5,9	4,8	0,32

La pastura del sitio experimental es típica de un campo de basalto profundo, dominado por gramíneas perennes estivales y en menor medida gramíneas perennes invernales, leguminosas y hierbas enanas. En la tabla 2 se detalla la cobertura porcentual de las especies más abundantes en relevamientos realizados al inicio de cada año experimental. Berreta y colaboradores⁽³⁶⁾ en serie histórica de datos de producción de forraje en suelos similares a los del experimento registraron producciones de forraje de 4500 kg MS ha⁻¹año⁻¹.

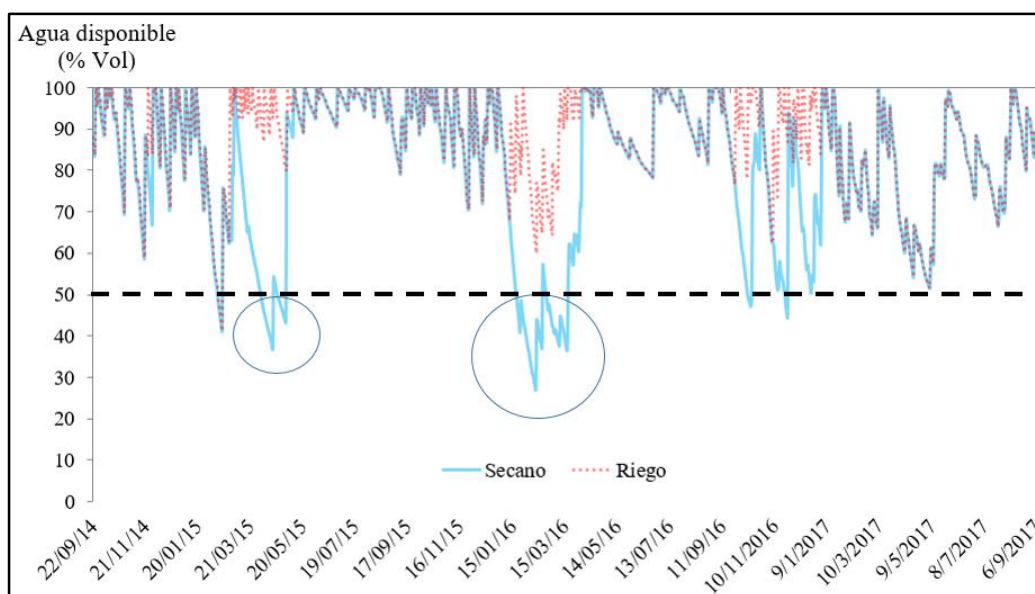
Tabla 2. Composición de especies (%) presentes en la comunidad vegetal en el promedio de los tratamientos en la primavera de cada año experimental.

Especie	2014	2015	2016
<i>Axonopus fissifolius</i>	27,4	30,3	21,6
<i>Paspalum dilatatum</i>	14,4	14,0	14,0
<i>Bromus auleticus</i>	11,2	10,4	9,9
<i>Rhynchospora megapotámica</i>	6,8	6,8	5,4
<i>Paspalum plicatulum</i>	5,3	5,8	7,7
<i>Poa lanigera</i>	7,2	5,2	4,1
<i>Mnesithea selloana</i>	3,0	6,0	5,4
<i>Nassella neesiana</i>	4,4	3,8	4,2
<i>Paspalum notatum</i>	3,7	2,9	4,6
<i>Oxalis sp.</i>	2,6	2,2	1,2
<i>Adesmia bicolor</i>	1,8	3,4	3,6
<i>Bothriochloa laguroides</i>	0,3	1,1	4,7
<i>Eryngium echinatum</i>	1,2	1,5	1,8
<i>Trifolium polymorphum</i>	0,3	0,8	2,8
<i>Steinchisma hians</i>	1,8	0,2	1,3
Total (%)	91,2	94,5	92,3

Diseño Experimental

En el sitio del estudio, desde la primavera de 2011 se desarrolla un experimento de largo plazo que evalúa los efectos del riego y la fertilización nitrógeno-fosfatada en la composición y productividad de un campo natural de basalto. En el presente trabajo se evaluaron tres años de dicho experimento en el periodo setiembre de 2014 a setiembre de 2017 (años 4, 5 y 6, respectivamente). El diseño experimental utilizado fue de parcelas divididas con tres repeticiones, donde los tratamientos de riego suplementario y secano se ubicaron en las parcelas principales (24 x 16 m), mientras que en las parcelas menores (6 x 8 m) se localizaron los tratamientos de fertilización con nitrógeno (N) y fósforo (P). En las parcelas menores se dispuso un arreglo factorial de 4 niveles de fertilización con N en forma de urea (0, 50, 100 y 200 kg ha⁻¹año⁻¹) y 2 niveles de fósforo en forma de superfosfato triple (0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹) totalizando así 8 tratamientos de fertilización. Las fertilizaciones con N se realizaron en forma fraccionada utilizando 1, 2 y 4 aplicaciones de 50 kg N ha⁻¹ post corte de forraje en los tratamientos (50, 100 y 200 kg N, respectivamente) aplicados luego de la cosecha de forraje desde el inicio de la primavera hasta mediados de verano. Por su parte, la fertilización fosfatada fue realizada siempre a inicios de primavera para todos los tratamientos con P. El riego suplementario se realizó cuando el agua disponible en el suelo en las parcelas regadas disminuyó del 50% (equivalente al 25% de humedad volumétrica). El contenido de humedad del suelo fue monitoreado periódicamente utilizando un equipo TDR portátil “FieldScout 300” (Spectrum Technologies Inc®); en la tabla 2 se presenta el balance hídrico del periodo experimental. El riego, cuando fue necesario, se realizó por aspersión aplicando una lámina de agua con un Ala Piovana conectada a un equipo auto enrollable. Se estableció como criterio de riego una reposición del 90 % de la evapotranspiración de referencia, lo cual implicó láminas de 30 a 50 mm por riego. En el período de evaluación las lluvias acumuladas totalizaron 776, 1537 y 802 mm, y se realizaron 11, 6 y 9 riegos suplementarios que acumularon 385, 210 y 320 mm en los años 4, 5 y 6 del experimento, respectivamente.

Tabla 2. Agua disponible durante el periodo experimental en las condiciones de secano y riego suplementario. La línea negra punteada (- -) se refiere a 50% de la capacidad de campo y los círculos a los periodos de déficit hídrico.



Mediciones realizadas

La productividad de forraje de las pasturas fue estimada cosechando a las subparcelas experimentales con una pastera manual Honda® dos veces por estación en todas las primaveras y en los veranos de los años 4 y 5. En cambio, en el resto de las estaciones, en las que ocurrió un menor crecimiento, se realizó sólo una cosecha. La cosecha del forraje se realizó en un área de 6 m² por subparcela a 5 cm de altura, lo cual representó una remoción aproximada del 50-70% de la biomasa total cuando los tratamientos más productivos alcanzaron el 95% de intercepción de luz, equivalentes a 10-12 cm de altura en la primavera y el verano. Luego de la cosecha, se midió el peso verde de cada parcela experimental y se utilizó una submuestra de 200 g para estimar el contenido de materia seca. El secado de las muestras se realizó en una estufa de circulación de aire forzado a una temperatura de 60°C durante 72 horas. Posteriormente las muestras de la biomasa cosechada fueron molidas para analizar los contenidos de nitrógeno (N) y fósforo (P). Los análisis de N y P fueron hechos en el Laboratorio de Suelos de INIA La Estanzuela por los métodos de combustión y detección de N₂ por conductividad térmica con el método Dumas (37) para N y digestión sulfúrica y colorimetría para P.

Cálculos y análisis estadísticos

Se calculó la eficiencia agronómica de la respuesta a la fertilización (EA) con la siguiente ecuación:

$$(Eq.1) \quad EA = \left[\frac{(Kg \text{ de forraje}_{\text{tratamiento}} - Kg \text{ de forraje}_{\text{testigo sin fertilizar}})}{kg \text{ Nutriente aplicado}} \right]$$

La cosecha de nutrientes en la biomasa se calculó multiplicando la producción de forraje por la concentración de nutrientes de la misma. Con dicha información, la eficiencia de recuperación (ER) de los nutrientes aplicados vía fertilización se calculó según la siguiente ecuación:

$$(Eq.2) \quad ER \% = \left[\frac{(\text{Nutriente Biomasa}_{\text{tratamiento}} - \text{Nutriente Biomasa}_{\text{testigo}})}{kg \text{ Nutriente aplicado}} \right] * 100$$

Se calculó el tipo de co-limitación (sub-aditiva < 0; aditiva = 0 y super-aditiva > 0) utilizando la siguiente ecuación (Eq.3) de acuerdo con Harpole (2011)⁽¹⁵⁾:

$$(Eq.3) \quad \text{Co-limitación (\%)} = \left[\frac{(\text{NP} + \text{Testigo}) - (\text{N} + \text{P})}{\text{Testigo}} \right] * 100$$

Dónde: N representa a la producción de forraje en cada dosis de nitrógeno aplicado; P representa a la producción de forraje en cada dosis de fósforo aplicado; NP representa a la producción de forraje en cada dosis N combinada con P; y Testigo corresponde a la producción de forraje de los tratamientos sin fertilización.

Para analizar los efectos de los tratamientos en la producción acumulada de forraje por estación del año, y la concentración de N y P en la biomasa se ajustó un modelo mixto de análisis de varianza. Los análisis se realizaron considerando al manejo del agua (anidado dentro de cada bloque), la fertilización N y P, las estaciones del año y las interacciones entre ellos como efectos fijos, y a los bloques como efectos aleatorios. Para analizar la eficiencia de respuesta agronómica a la fertilización y la eficiencia de recuperación de nutrientes se utilizaron modelos similares en los que se consideró el año en lugar de las estaciones del año. El test de Shapiro-Wilk se utilizó para verificar la distribución normal de los residuos y se especificaron diferentes modelos con estructuras de varianzas con la función VarIdent para cada variable estudiada. Luego,

se seleccionó el mejor modelo estadístico considerando el menor valor del coeficiente de AIC. Para las comparaciones de medias de los efectos significativos se utilizó el test de LSD Fisher con $\alpha = 0,05$. Además, se evaluaron modelos de regresión entre la productividad de forraje y la recuperación de nutrientes en la biomasa particionados por tratamiento de fertilización N o P. Las pendientes de los modelos de regresión de los tratamientos de fertilización y productividad fueron comparadas por sus intervalos de confianza, y sólo en el caso en que éstas no se superpusieron se presentaron en forma independiente en un mismo gráfico. Todos los análisis fueron hechos con el software estadístico Infostat®⁽³⁸⁾.

2.5 Resultados

I - Producción anual de forraje

En la producción de forraje se registraron efectos significativos ($p < 0,05$) del riego, y de las interacciones entre las fertilizaciones nitrogenada y fosfatada, y entre el año de evaluación y la fertilización nitrogenada, cuyos efectos tuvieron diferentes magnitudes. El resto de las interacciones dobles y triples no fueron significativas. La utilización de riego suplementario en campos naturales incrementó un 11% la producción anual de forraje (Fig. 1).

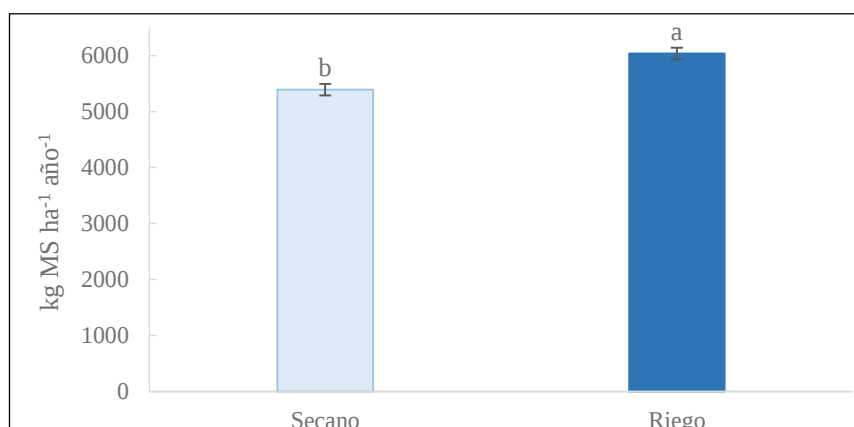


Figura 1. Producción anual de forraje de campo natural fertilizado según la condición hídrica. Las barras corresponden a $\pm$ un error estándar.

El efecto de la fertilización fosfatada sobre la producción anual de forraje fue dependiente de las dosis de N: en ausencia de fertilización nitrogenada no hubo respuesta a la aplicación de fósforo, mientras que en presencia de fertilización nitrogenada ocurrió respuesta positiva a la fertilización fosfatada en todas las dosis de N. Además, la respuesta a la fertilización nitrogenada aumentó 19%, 22% y 27% con 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente (Figura 2).

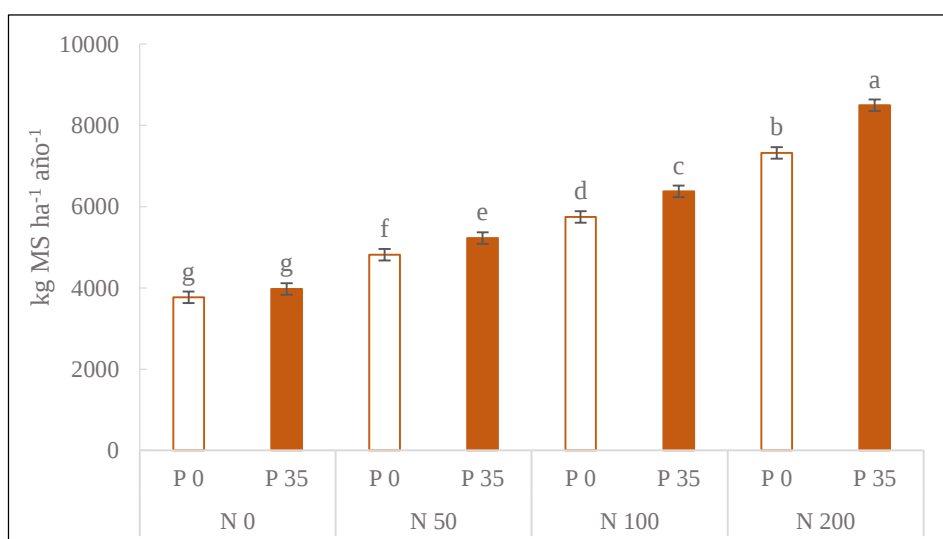


Figura 2. Producción anual de forraje de campo natural según niveles de fertilización nitrogenada y fosfatada. (N 0, 50 , 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 0, 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹; y P 0 y P35 a fertilizaciones de 0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente). Las barras corresponden a +/- un error estándar.

La fertilización nitrogenada incrementó la producción de forraje entre 24-40%, 46-77% y 80-144% para las dosis de 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente, dependiendo del año experimental (Figura 3). En el primer año las respuestas fueron superiores a la registradas en los años siguientes.

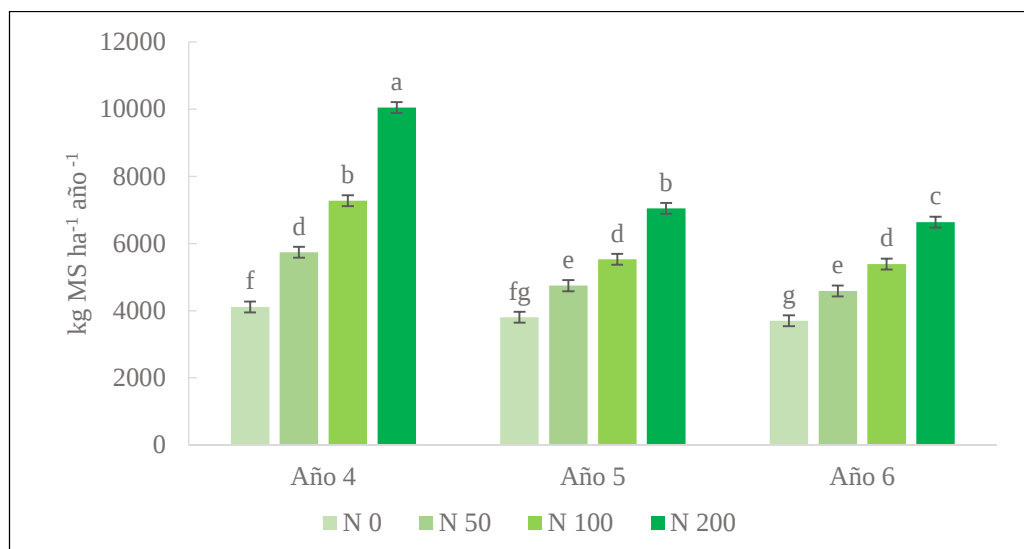


Figura 3. Producción anual de forraje de campo natural según el año experimental y la dosis de nitrógeno. (N 0, 50 , 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 0, 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹año⁻¹ respectivamente). Años 4, 5 y 6 corresponden a 2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017, respectivamente. Las barras corresponden a +/- un error estandar.

Por otra parte, el tipo de colimitación N-P fue dependiente de la dosis de N. El efecto de la adición conjunta de N+P fue superaditivo en las dosis N 100 y N 200. En las dosis N 100 y N 200 se registró un impacto sinérgico de la aplicación conjunta de N y P de 13 y 25% de incremento de la producción de forraje respecto a la suma de los efectos individuales del N y P. Mientras tanto, en las dosis N 50 la respuesta de colimitación fue aditiva, ya que el efecto de la fertilización conjunta N+P en la producción de forraje no fue significativamente diferente a la suma de los efectos individuales del N y P (Figura 4).

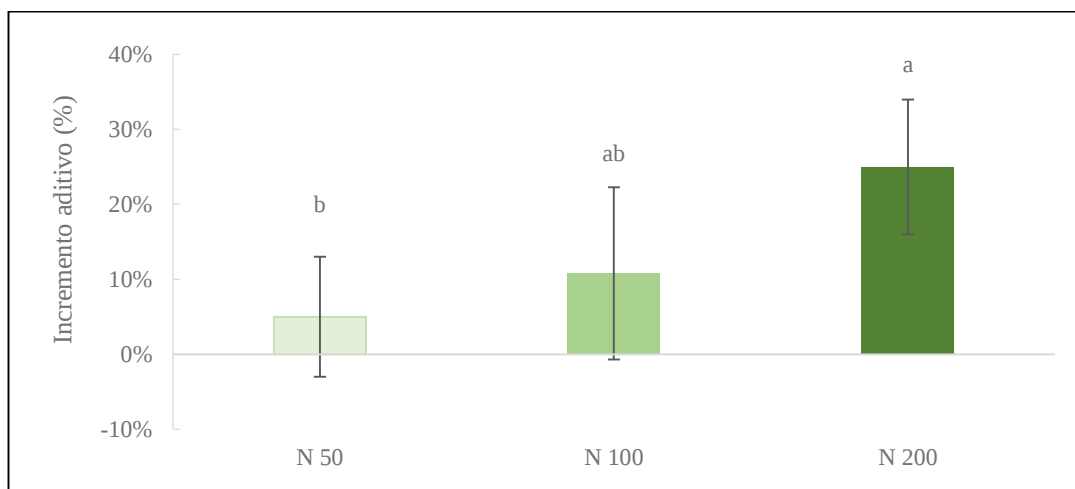


Figura 4. Colimitación NP en la producción anual de forraje de campo natural. Incremento aditivo relativo de la producción anual de forraje de la fertilización conjunta NP, respecto a los efectos por separado de la adición de N y P. Incremento superaditivo (%) = $(NP + \text{testigo}) - (N + P) / \text{Testigo} \times 100$. N 50, 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹año⁻¹ respectivamente. Las barras corresponden a +/- un error estándar.

II – Dinámica estacional de la producción de forraje

La producción estacional de forraje fue afectada de forma significativa ($P < 0,05$) por las interacciones triples entre: i) estación del año, condición hídrica y la dosis de N; y ii) estación del año, dosis de N y fertilización fosfatada. La producción de forraje registró un claro patrón estacional, con mayor producción en la primavera y verano, y niveles mínimos en otoño e invierno (Figura 5). En los periodos de mayor crecimiento (primavera y verano) siempre hubo respuesta creciente de la producción de forraje frente al incremento de la fertilización nitrogenada. Esta respuesta al agregado de nitrógeno fue similar en ambos ambientes hídricos, excepto en los veranos del año 4 y 5. En los dos primeros veranos del estudio, en los que ocurrieron periodos de sequía, a un mismo nivel de fertilización nitrogenada la producción de forraje fue superior en las parcelas regadas comparadas con las de secano.

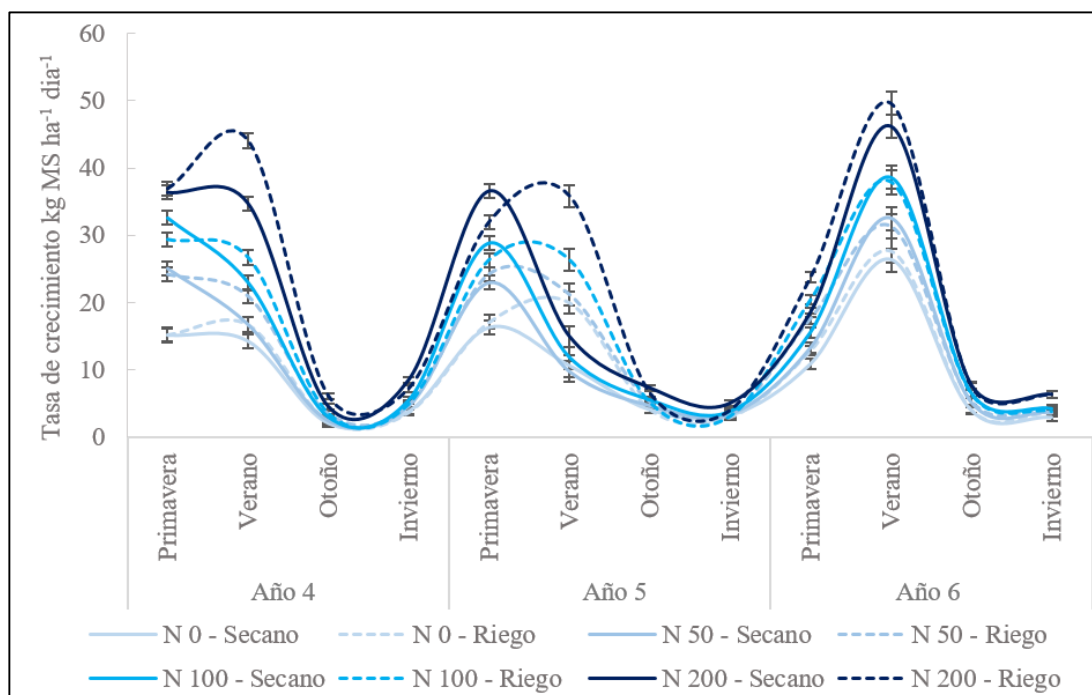


Figura 5. Evolución estacional de la tasa de crecimiento del campo natural según la condición hídrica y el nivel de fertilización nitrogenada. (N 0, 50, 100 y 200 corresponden a las fertilizaciones de 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹año⁻¹, respectivamente). Las líneas sólidas representan los tratamientos de secano, mientras que las punteadas a aquellos con riego suplementario. Las barras corresponden a +/- un error estandar.

En las primaveras, la aplicación de P siempre incrementó la producción de forraje en el tratamiento N 200 (Figura 6). Además, en dicha estación se registraron incrementos significativos en la producción de forraje en respuesta al fósforo en la dosis N 100 del año 4 y 5, y N 50 del año 5. En los veranos, el agregado de fósforo mejoró la producción de forraje en los tratamientos N 200 (años 4 y 6) y N 100 (año 4), mientras que en el año 5 no existió efecto de la adición de P en ningún nivel de N. Las respuestas a la fertilización fosfatada en tratamientos fertilizados con fósforo ocurrieron siempre en condiciones de alto crecimiento. En cambio, en otoño sólo se registraron efectos positivos de la fertilización fosfatada de escasa magnitud en la dosis N 200 en los años 5 y 6. Mientras que en ningún invierno hubo efecto de la fertilización fosfatada, pero

sí un efecto positivo en la producción de forraje en el nivel mas alto de fertilización con nitrógeno (N 200).

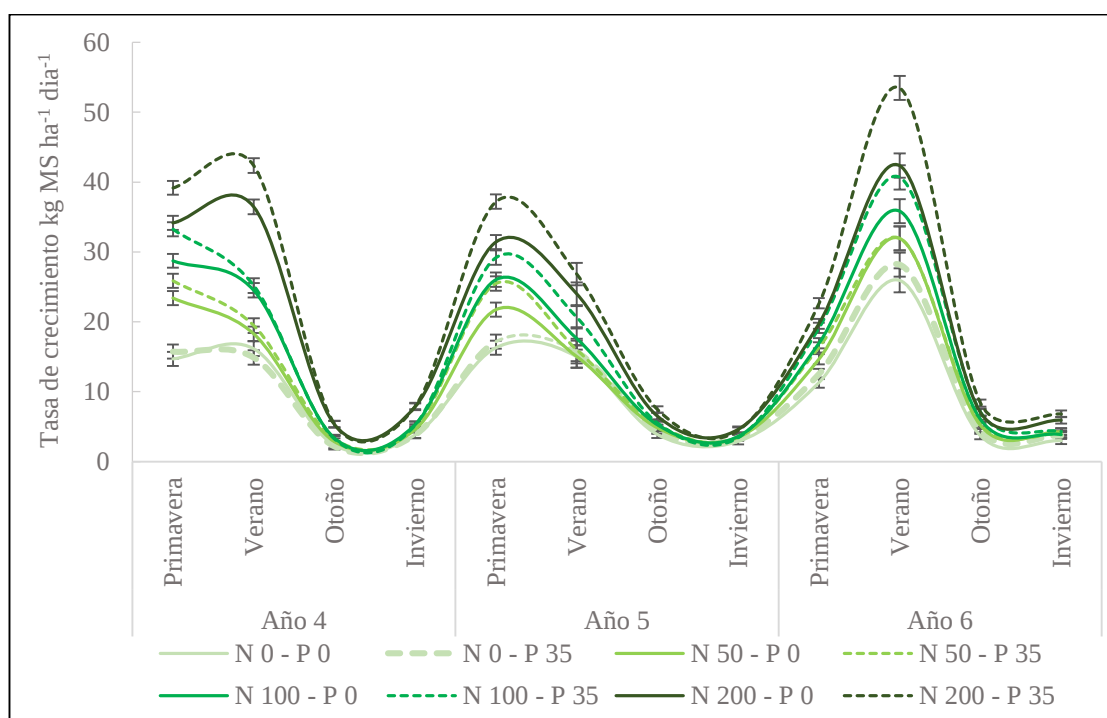


Figura 6. Evolución estacional de la tasa de crecimiento del campo natural según la dosis de nitrógeno y fósforo. (P0 y P35 corresponden a fertilizaciones de 0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹ y N 0, 50, 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 0, 50, 100 y 200 kg N ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente). Las barras corresponden a +/- un error estándar.

III – Nutrientes cosechados en la biomasa aérea

Relación productividad primaria-recuperación de nutrientes

Se registraron dos patrones de efectos contrastantes de la fertilización nitrogenada y fosfatada en la relación entre la productividad de forraje y la cantidad de nutrientes recuperados en la biomasa. La recuperación, tanto de N como de P, en la biomasa se relacionó de forma lineal positiva con las dosis de fertilización nitrogenada. Los principales efectos de la fertilización nitrogenada fueron incrementar la productividad de forraje y la cosecha de N (Figura 7. A y C). En cambio, la fertilización fosfatada no

cambió la relación productividad-recuperación de N, pero si modificó la relación de la productividad con la recuperación de P. En este sentido, la fertilización fosfatada, aunque no modificó la productividad en forma sustancial, si incrementó la concentración de fósforo foliar y permitió una mayor recuperación de P en la biomasa, especialmente en niveles altos de productividad (Figura 7. B y D).

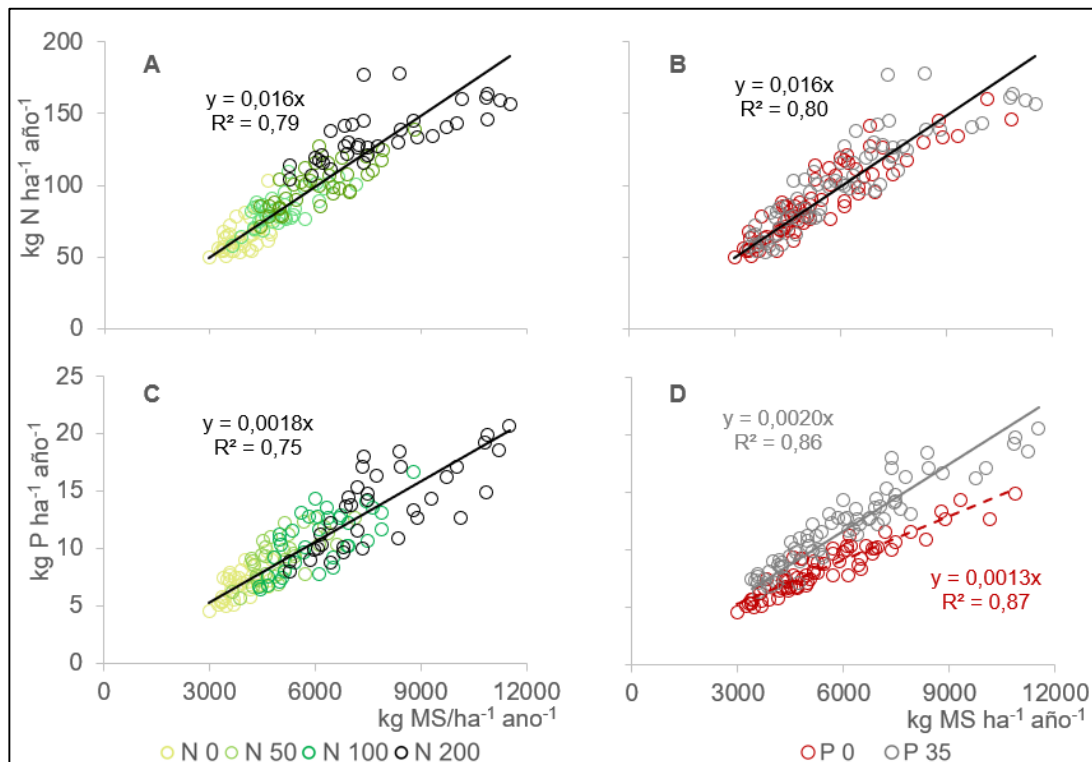


Figura 7. Relación entre el contenido de nutrientes en la biomasa aérea de forraje y la PPNA (MS.kg ha⁻¹ año⁻¹). A) kg de nitrógeno en biomasa según la dosis de fertilización nitrogenada (N 0, 50, 100 y 200 correspondiente a 0, 50, 100 y 200 kg ha⁻¹ año⁻¹ N); B) kg de nitrógeno en biomasa según la dosis de fertilización fosfatada (P 0 y 35 correspondiente a 0 y 35 kg de P ha⁻¹ año⁻¹); C) kg de fósforo en biomasa según la dosis de N; D) kg de fósforo en biomasa según la dosis de P. Todas las regresiones fueron significativas ($P < 0,05$). En los casos A, B y C, los intervalos de confianza de las pendientes se superpusieron; mientras que en el caso del gráfico D las pendientes fueron diferentes y se presentan en forma separada.

IV – Eficiencia agronómica de la aplicación de fertilizantes

Respuesta a la fertilización nitrogenada

La respuesta a la fertilización nitrogenada fue afectada en forma significativa ($p < 0,05$) por el año de evaluación y también por la fertilización fosfatada. Por otra parte, el riego suplementario interaccionó con la dosis de nitrógeno en la respuesta a la fertilización nitrogenada. La respuesta a la fertilización nitrogenada fue mayor en el primer año, y luego disminuyó 24% y 40% en los años 4 y 5, respectivamente (Fig. 8).

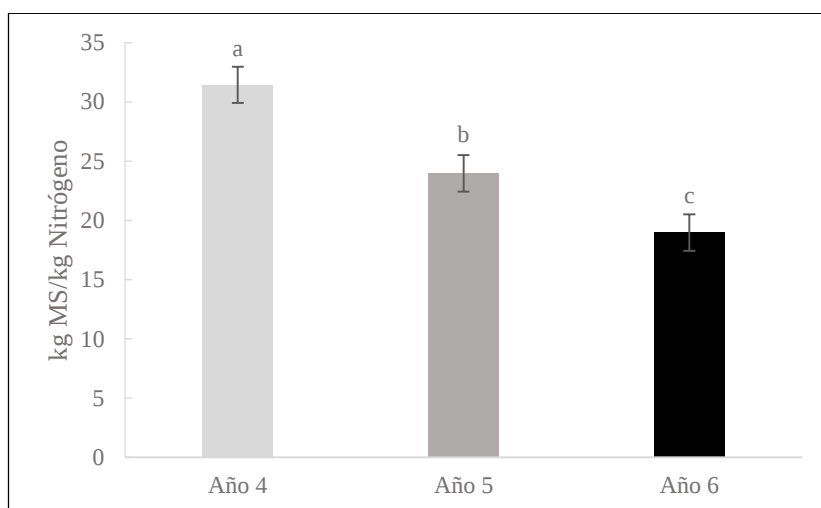


Figura 8. Eficiencia agronómica de respuesta a la fertilización nitrogenada (kg materia seca/kg de N aplicado) según el año experimental. Las barras corresponden a $\pm$ un error estándar.

Por otro lado, el agregado del fertilizante fosfatado incrementó en 33% la respuesta a la fertilización con nitrógeno frente al tratamiento sin la aplicación de P (Figura 2), sin interaccionar dicho efecto con los niveles de N.

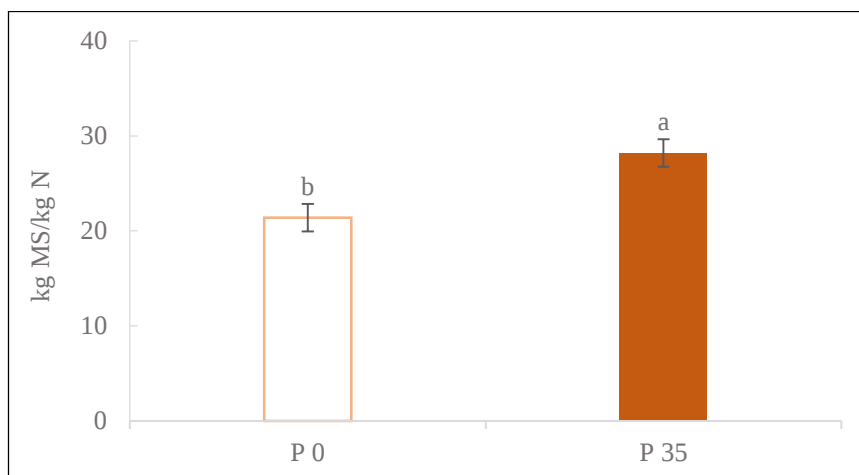


Figura 9. Eficiencia agronómica de respuesta a la fertilización nitrogenada (kg materia seca ha^{-1}/kg de nutriente aplicado) según el tratamiento de fertilización fosfatada. P0 y P35 corresponden a fertilizaciones de 0 y 35 $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ P respectivamente. Las barras corresponden a $\pm$ un error estándar.

Por su parte, la respuesta a la fertilización nitrogenada en el tratamiento N 50 con riego suplementario fue un 63% superior a la misma dosis de N en seco; en la dosis N 100 las diferencias a favor del riego no fueron significativas, mientras que en N 200 dicha respuesta fue 25% superior en riego respecto al seco (Fig. 10).

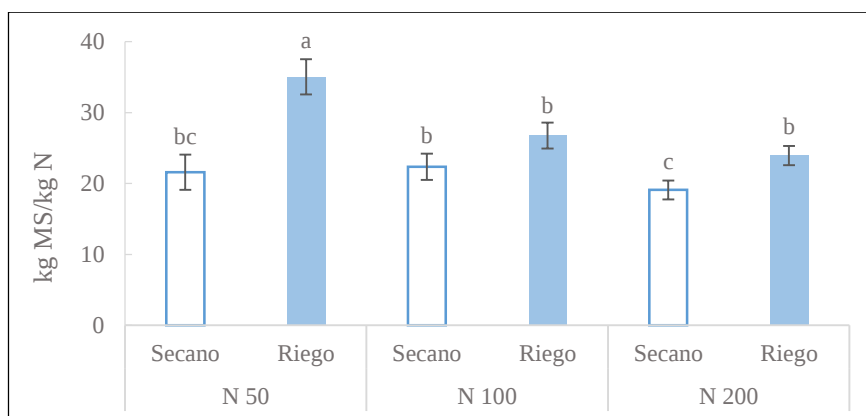


Figura 10. Respuesta a la fertilización nitrogenada (kg materia seca /kg de N aplicado) de diferentes dosis de N en condiciones de riego suplementario y seco. N 50, 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 50, 100 y 200 $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ N respectivamente. Las barras corresponden a $\pm$ un error estándar.

Respuesta a la fertilización fosfatada

La respuesta al agregado de fertilizante fosfatado fue afectada únicamente por el agregado de nitrógeno. Los tratamientos N0, N50 y N100 fueron estadísticamente iguales, mientras que con la dosis más alta de nitrógeno (N 200), la respuesta a la fertilización fosfatada fue casi cuatro veces la del control sin nitrógeno (N 0).

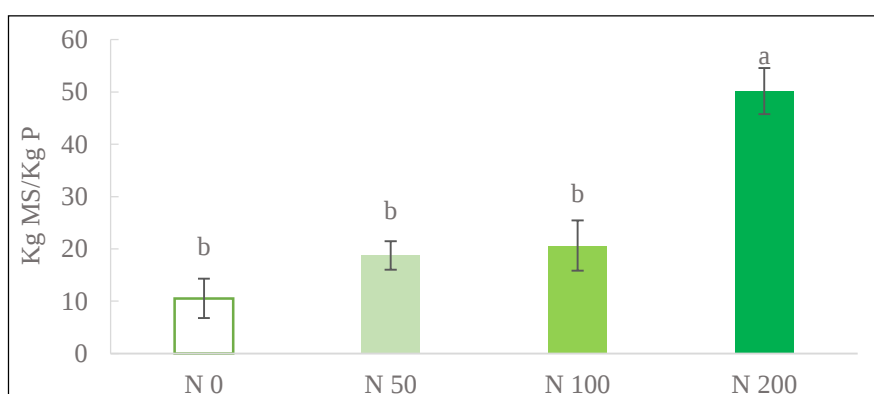


Figura 11. Eficiencia agronómica de respuesta a la fertilización fosfatada (kg materia seca ha⁻¹/kg de P aplicado) en distintas dosis de fertilización nitrogenada. N 0, 50, 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 0, 50, 100 y 200 kg ha⁻¹año⁻¹ N respectivamente. Las barras corresponden a +/- un error estándar.

V – Eficiencia de recuperación de nutrientes

Eficiencia de recuperación de nitrógeno

El porcentaje del N aplicado que se recuperó en la biomasa cosechada fue afectado por la aplicación de fertilizante nitrogenado y por las interacciones del año experimental con condición la hídrica y del año con fertilización fosfatada.

El incremento en la dosis de nitrógeno disminuyó el porcentaje de recuperación de N en la biomasa, alcanzando eficiencias de 46, 39 y 37% para las dosis de N 50, 100 y 200 respectivamente (Fig. 12).

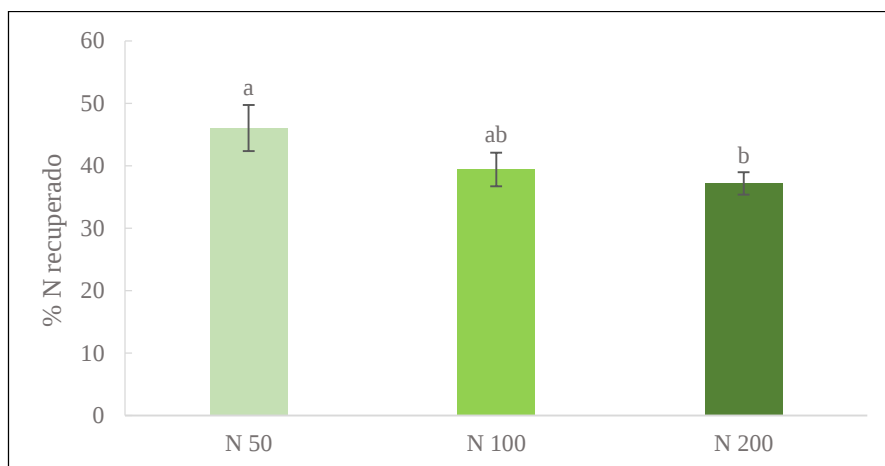


Figura 12. Eficiencia de recuperación de nitrógeno (kg de N recuperado en biomasa/kg de N aplicado x 100) según la dosis de nitrógeno. N50, N100 y N200 corresponden a fertilizaciones de 50, 100 y 200 kg ha⁻¹ año⁻¹ N respectivamente). Las barras corresponden a +/- un error estandar.

En las parcelas fertilizadas con P se recuperó más N que en las que no tuvieron P (Fig. 13). La magnitud y el efecto relativo del efecto de la fertilización fosfatada P en la recuperación de N fueron crecientes con los años del experimento, llegando a incrementos netos de la recuperación de N de 11, 13 y 20% en los tratamientos con fertilización P frente a los no fertilizados en los años 4, 5 y 6.

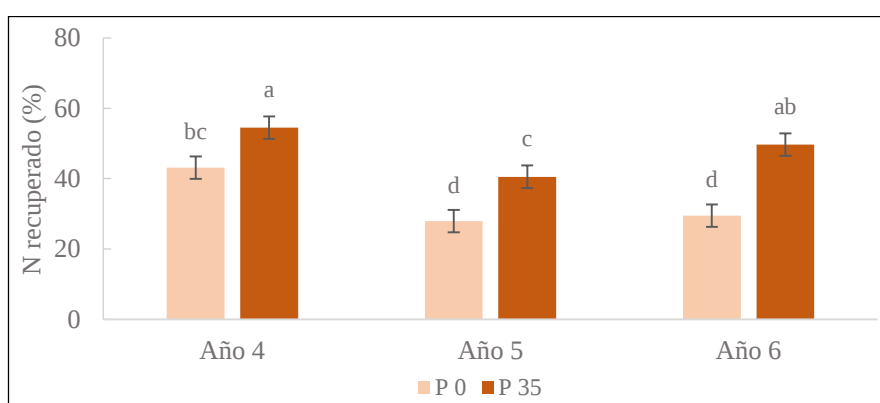


Figura 13. Eficiencia de recuperación de nitrógeno (kg de N recuperado en biomasa/kg de N aplicado x 100) según el año experimental y la fertilización fosfatada. P 0 y P 35 corresponden a fertilizaciones de 0 y 35 kg P ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente. Las barras corresponden a +/- un error estandar.

Por su parte, en condiciones de riego suplementario en el año 4 se registró un incremento neto de 10 % de eficiencia de recuperación de N respecto al secano, mientras que en los años 5 y 6 no existieron diferencias (Fig. 14).

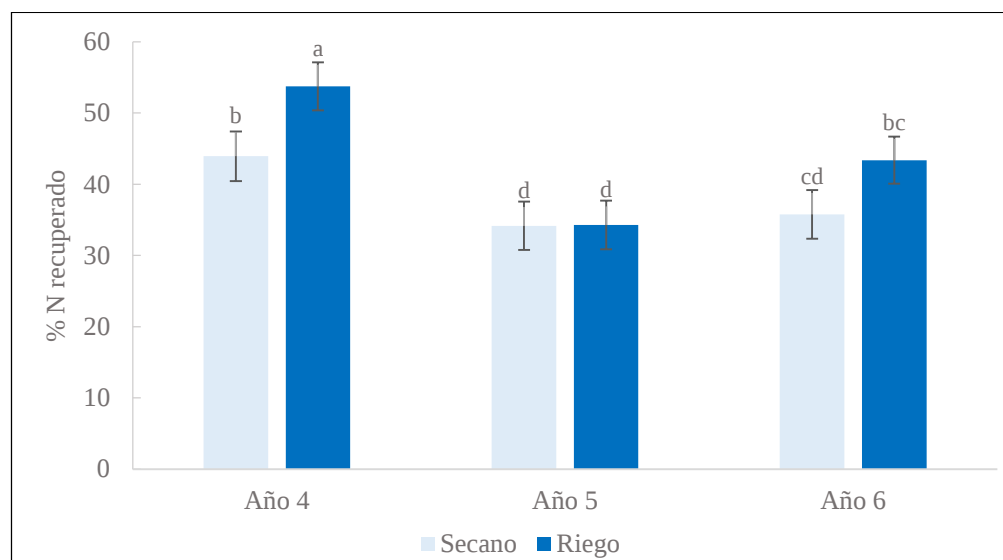


Figura 14. Eficiencia de recuperación de nitrógeno ((kg de N recuperado en biomasa/kg de N aplicado x 100) en diferentes condiciones hídricas para cada año experimental. Las barras corresponden a +/- un error estandar.

Eficiencia de recuperación de fósforo

El porcentaje de fósforo aplicado como fertilizante que fue recuperado en la biomasa cosechada de campo natural fue afectado por la interacción del año experimental con la condición hídrica, y del año experimental con la fertilización nitrogenada. En los años 4 y 5 el uso de riego suplementario no incrementó la recuperación de P, pero sí en el año 6 en el cual logró un incremento neto de la recuperación 5,6 % (19,4 vs. 13,8%).

La interacción del año experimental con la dosis de fertilización nitrogenada se explica en que en el tratamiento sin N el primer año se logró el mínimo de recuperación de P (2,8 %) y en los años siguientes aumentó a 6 y 7 %. En la dosis baja (N 50) la recuperación del P aplicado en la biomasa fue similar en todos los años (13-14 %). En

cambio, en la dosis intermedia (N 100) la recuperación de P alcanzó el nivel máximo de 22 % en el primer año y luego disminuyó a 17-19 %; y en la dosis más alta (N 200) el porcentaje de P alcanzó valores máximos de 36 % en el primer año y luego disminuyó a 27 % en los años siguientes (Fig. 15).

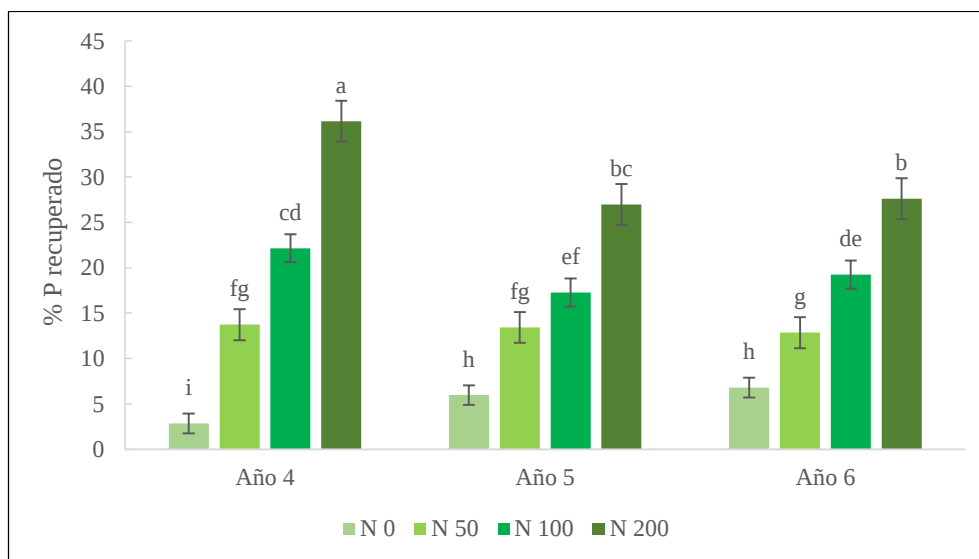


Figura 15. Eficiencia de recuperación de fósforo (kg de P recuperado en biomasa/kg de P aplicado x 100) según la fertilización nitrogenada y el año experimental. N 0, 50, 100 y 200 corresponden a fertilizaciones de 0, 50, 100 y 200 kg ha⁻¹año⁻¹ N respectivamente. Las barras corresponden a +/- un error estándar.

2.6 Discusión

Los resultados presentados corresponden a los efectos de mediano plazo a partir del tercer año de un experimento de riego y fertilización de campo natural. Esta situación implica que en los primeros años del experimento pueden haber ocurrido cambios en la vegetación, sobre todo en las frecuencias de especies que podrían estar explicando las respuestas detalladas a continuación. El presente estudio evidenció que el nitrógeno es una limitación sustancial para la producción de forraje del campo natural. Esto se basa en que: i) se incrementó la producción de forraje linealmente con el aumento de dosis de N, con altos promedios de eficiencias de respuesta a la fertilización similares a los 26 kg MS kg N⁻¹ reportados por Rodríguez Palma y Rodríguez., (2017)⁽³⁹⁾; y ii)

se logró una mayor respuesta relativa a la fertilización nitrogenada comparada con el riego y la fertilización fosfatada, constatado con el incremento de producción de forraje alcanzado con la dosis más alta de N que fue casi 10 veces mayor al aumento obtenido con el riego o con la adición de P.

Las bajas respuestas productivas a la fertilización fosfatada en campo natural de suelos de basalto fueron reportadas por Berretta (1998)⁽⁴⁰⁾ argumentando que las especies de plantas que componen la vegetación nativa están adaptadas a los bajos niveles de P en suelo y a las variaciones estacionales del clima. Adicionalmente, la adaptación morfológica de los sistemas radiculares en conjunto con las asociaciones a las micorrizas favorece la absorción del P^(41–43) a pesar de los bajos niveles de P en el suelo. Sin embargo, las ventajas adaptativas de las asociaciones micorríticas en las especies nativas pueden disminuir con la fertilización fosfatada⁽⁴⁴⁾. Además de las características de la vegetación, la disponibilidad del P puede ser disminuida por varios factores relacionados con la composición química del suelo, cómo lo son la presencia de óxidos de hierro, de aluminio y por las variaciones en la capacidad de oxidación-reducción⁽⁴⁵⁾.

Por su parte, la producción de forraje en ausencia de fertilización nitrogenada presentó baja respuesta al riego suplementario. Si bien la utilización del riego puede incrementar la producción de forraje en periodos de sequías, dicha tecnología también puede disminuir el crecimiento por falta de oxígeno debido a mayores excesos hídricos y por mayores pérdidas de nutrientes por lixiviación⁽⁴⁶⁾. Esta escasa respuesta productiva al riego se explicaría en que las especies del campo natural presentan una alta adaptación a las sequías y a que la mayor parte del tiempo estarían más limitadas nutricionalmente por carencias de nitrógeno que por falta de agua. En los tratamientos con riego, existió una mayor proporción de *Axonopus fissifolius*, especie postrada que particiona una mayor porción de la biomasa bajo el horizonte de cosecha, lo cual posiblemente minimizó el efecto del riego en la productividad de forraje. A pesar de la escasa respuesta al riego en la productividad promedio, dicha tecnología puede ser

muy útil en contextos de alta variabilidad climática para estabilizar la producción de forraje.

Sin embargo, el patrón general de respuesta a la fertilización nitrogenada se alteró en dos situaciones particulares. Por un lado, en los primeros dos veranos del estudio en los que ocurrieron periodos de sequías, la limitación básica por falta de N pasó a ser una co-limitación N-agua. En el primer verano, en condiciones de sequía intermedia la producción de forraje fue mayor con la aplicación conjunta de N y riego respecto a la suma de sus efectos simples. Mientras que, en el segundo verano, con una sequía más severa, la respuesta a la fertilización nitrogenada fue totalmente dependiente de la aplicación del riego. El incremento sinérgico en la producción de forraje por el uso de riego suplementario y la fertilización nitrogenada coincide con los reportes de^(5,47,48). Estos trabajos concluyen que el déficit hídrico además de limitar la producción de forraje disminuye la adquisición de N por las plantas debido a que el agua del suelo es el vehículo para la absorción de este nutriente. Por otra parte, las eficiencias agronómicas declinantes con el transcurso del tiempo del estudio podrían estar relacionadas con la remoción total del forraje cosechado en el experimento. Esta forma de cosecha podría haber inducido la aparición de una nueva limitación o co-limitación nutricional de la producción de forraje, cómo la falta de potasio⁽⁴⁹⁾, especialmente en los tratamientos de alta producción en los cuales se cosechó una alta proporción de la biomasa.

En la medida en que se corrigió la limitación primaria por falta de N se dieron efectos de co-limitación serial N-P, principalmente en periodos de alto crecimiento ($> 30 \text{ kg MS ha}^{-1}\text{dia}^{-1}$). Dichos efectos fueron aditivos en la dosis más baja de N y superaditivos en las dosis N 100 y N 200. Estos resultados estarían confirmando una limitación serial, con una fuerte respuesta primaria a la aplicación de N, y luego una colimitación NP con efecto aditivo en la dosis más baja de N y superaditivos en los niveles mayores de N. Esta respuesta sinérgica que se dio a altas dosis de N y en periodos de alto crecimiento, estaría explicada en una mayor sincronía de estos nutrientes en los momentos de mayor demanda fisiológica (ejemplo cuando las especies C3 y C4 están

en activo crecimiento en primavera o las especies C4 en verano). La adición de P y N mejoraron las eficiencias de la utilización del otro nutriente, evidenciado efectos sinérgicos tanto en las respuestas productivas como en la recuperación de los nutrientes en la biomasa cosechada. Por otra parte, el estudio de la limitación individual de cada nutriente presenta algunas dificultades de estimación, ya que es muy difícil de separar el efecto particular, debido a que un nutriente se relaciona con la disponibilidad y con las funciones de los otros⁽⁴⁸⁾. La interacción sinérgica entre los distintos nutrientes fue discutida por⁽⁴⁸⁾, donde define posibles diferencias en la interpretación del término “co-limitación” nutricional y “facilitación química” entre nutrientes en los ensayos de fertilización. En este sentido, por ejemplo, si la adición de nitrógeno favorece el crecimiento radicular, al mismo tiempo, también facilita la absorción de fósforo. En este caso, la interpretación de una limitación única por N puede estar equivocada, ya que el N adicionado puede llevar a un mayor crecimiento radicular, y/o a un incremento de la mineralización de la materia orgánica del suelo, y/o a un aumento de la actividad enzimática y/o a una rápida acidificación del suelo, procesos que aumentan la disponibilidad y/o la absorción de fósforo por parte de las plantas^(50–52). Una evidencia de la importancia del proceso de facilitación es que la adición de N favoreció la recuperación de P en la biomasa mucho más que lo que la aplicación de P a la recuperación de N. En este caso, la fertilización nitrogenada podría estar facilitando la absorción y posterior recuperación de P en la biomasa al generar un mayor crecimiento radicular, sin embargo, el proceso opuesto con la aplicación de fósforo no fue evidente. En este sentido, ⁽¹²⁾ destaca que este tipo de respuesta sinérgica debería caracterizarse cómo facilitación química y no como co-limitación.

Debido a que en el ecosistema de estudio ocurren alternancias frecuentes en las lluvias y condiciones de crecimiento, estos fenómenos de limitación y co-limitación se estarían dando en forma recurrente asociados con la ocurrencia de sequías. De hecho, en la medida en que cambia la disponibilidad relativa de recursos, en una misma estación de crecimiento pueden ocurrir limitaciones o co-limitaciones de la producción de forraje por falta de: nitrógeno, nitrógeno-agua o nitrógeno-fósforo. En estas comunidades, con alta diversidad específica y tipos funcionales^(29,53,54), podrían estar

ocurriendo varios procesos de limitación, co-limitación y facilitación en forma simultánea. Esta situación aumenta aún más la complejidad del entendimiento de los factores limitantes de la producción de forraje en campo natural, debido a que la adición de agua, nitrógeno y/o fósforo alteran la composición de especies y al mismo tiempo los procesos de limitación/co-limitación. Por otra parte, las limitaciones identificadas en el presente trabajo se relacionan sólo con las respuestas productivas. En este sentido, para desarrollar propuestas de intensificación ecológica de la ganadería sobre campo natural, en futuros trabajos se deberán identificar las relaciones de compromiso entre el incremento de la producción con posibles reducciones en la diversidad o exportaciones de nutrientes del sistema.

2.7 Conclusiones

Los resultados del presente estudio evidenciaron una limitación básica de la producción de forraje por falta de nitrógeno. Pero luego, cuando se aplicó N y P en forma simultánea, se detectó una limitación conjunta NP en altas dosis de N y en periodos de alto crecimiento.

La respuesta al riego suplementario fue positiva sólo en momentos de sequía y en presencia de fertilización nitrogenada, evidenciando una co-limitación agua-N en dichos periodos. Además, se verificó que la fertilización con ambos nutrientes permitió una mayor absorción de nutrientes en la biomasa y que la adición de nitrógeno facilitó la absorción de fósforo.

El presente trabajo es el primer reporte de evaluación conjunta de los efectos riego y la fertilización en la productividad y eficiencia de uso de nutrientes en un campo natural del bioma Campos. No obstante, para un mejor entendimiento de las respuestas a la aplicación de nutrientes y el riego en campo natural, es necesario evaluar el impacto de estas tecnologías a más largo plazo y en diferentes comunidades.

2.8 Bibliografía

1. Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, et al. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nat Plants*, 2015, 6;1(7):15080.
2. Chapin FS, Vitousek PM, Van Cleve K. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *The American Naturalist*. 1986, 1;127(1):48-58.
3. Seabloom EW, Borer ET, Buckley Y, Cleland EE, Davies K, Firn J, et al. Predicting invasion in grassland ecosystems: Is exotic dominance the real embarrassment of richness? *Glob Chang Biol*. 2013; 19(12):3677–3687.
4. Knapp AK, Briggs JM, Koelliker JK. Frequency and extent of water limitation to primary production in a mesic temperate grassland. *Ecosystems*. 2001; 4(1):19–28.
5. Durand J-L, Gonzalez-Dugo V, Gastal F. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutr Cycl Agroecosystems*. 2010; 88(2):231–243.
6. Gonzalez-Dugo V, Durand J, Gastal F. Water deficit and nitrogen nutrition of crops.

A review. *Agronomy for sustainable development*. 2010, 1;30(3):529-544.
7. Eskelinen A, Harrison SP. Resource colimitation governs plant community responses to altered precipitation. *Proc Natl Acad Sci [Internet]*. 2015; 112(42):13009–13014.

8. Durand JL, Gastal F, Etchebest S, Bonnet AC, Ghesquière M. Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage grasses under summer water deficit. *Dev Crop Sci.* 1997; 25(C):135–143.
9. Colabelli MR, Agnusdei M, Durand J. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. *RIA.* 2011; 37(1):62–74.
10. Elser J, Bracken ES, Cleland E., Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol Lett.* 2007; 10(12):1135–1142.
11. Agren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK. Nutrient limitation on terrestrial plant growth - modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytol.* 2012; 194:953–960.
12. Venterink HO. Productivity increase upon supply of multiple nutrients in fertilization experiments; co-limitation or chemical facilitation? *Plant Soil.* 2016; 408(1–2):515–518.
13. Saito MA, Goepfert TJ, Ritt JT. Some thoughts Three definitions on the concept of colimitation: and the importance of bioavailability. *Limnol Oceanogr.* 2008; 53(1):276–290.
14. Spijkerman E, de Castro F, Gaedke U. Independent colimitation for carbon dioxide and inorganic phosphorus. *PLoS ONE* 2011; 6(12): e28219. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028219>

15. Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, et al. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecol Lett.* 2011;14(9):852–862.
16. Boggiano P, Zanoniani R, Millot JC. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. In: Risso DF, Ayala W, Bermúdez R, Berretta E, editores. Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo, Uruguay: INIA (Serie Técnica n°151); 2005. p. 105–13.
17. Hejman M, Klaudisová M, Schellberg J, Honsová D. The Rengen Grassland Experiment: Plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agric Ecosyst Environ.* 2007;122(2):259–266.
18. Li LJ, Zeng DH, Yu ZY, Fan ZP, Mao R, Peri PL. Foliar N/P ratio and nutrient limitation to vegetation growth on Keerqin sandy grassland of North-east China. *Grass Forage Sci.* 2011; 66(2):237–242.
19. Duru M, Ducrocq H. A nitrogen and phosphorus herbage nutrient index as a tool for assessing the effect of N and P supply on the dry matter yield of permanent pastures. *Nutr Cycl Agroecosystems.* 1996; 47(1):59–69.
20. Bélanger G, Gastal F. Nitrogen utilization by forage grasses. *Can J Plant Sci.* 2000; 80(643):11–20.
21. Dobermann A. Nutrient use efficiency. Measurement and management. In: Kraus A, Isherwood K, Heffer P, editors. *Fertilizers Best Management Practices*. Proceeding. Brussels, Belgic.; 2007 p. 1-28.

22. Mao R, Song CC, Zhang XH, Wang XW, Zhang ZH. Response of leaf, sheath and stem nutrient resorption to 7 years of N addition in freshwater wetland of Northeast China. *Plant Soil*. 2013; 364(1–2):385–394.
23. Zhang H, Gao Y, Tasisa BY, Baskin JM, Baskin CC, Lü XT, et al. Divergent responses to water and nitrogen addition of three perennial bunchgrass species from variously degraded typical steppe in Inner Mongolia. *Sci Total Environ* [Internet]. 2019; 647:1344–50. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.025>
24. He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang X, Ma W, Fang J. Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*. 2008;155(2):301–310.
25. Brant AN, Chen HYH. Patterns and Mechanisms of Nutrient Resorption in Plants. *CRC Crit Rev Plant Sci*. 2015; 34(5):471–486.
26. Angus JF, Grace PR. Nitrogen balance in Australia and nitrogen use efficiency on Australian farms. *Soil Res*. 2017; 55(5–6):435–450.
27. Soriano A, León RJ, Sala O. Río de la Plata grasslands. In: Coupland RT. (ed.) *Ecosystems of the world. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Amsterdam: Elsevier; 1992. 367–407 p.
28. Lezama F, Altesor A, León RJ, Paruelo JM. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay TT - Vegetation heterogeneity of natural grasslands on the basaltic region of Uruguay. *Ecol austral*. 2006;16(2):167–182.

29. Cruz P, Lezana L, Durante M, Jaurena M, Figari M, Bittencourt L, et al. A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecol Austral* [Internet]. 2019;29(2):239–48. Available from: http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/727

30. Overbeck GE, Müller SC, Pillar VP, Pfadenhauer J. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *J Veg Sci*. 2005;16:655–64.

31. Berretta EJ, Risso DF, Montossi F, Pigurina G. Campos in Uruguay. In: Lemaire G, Hodgson J, de Moraes A, Nabinger C, Carvalho PC de F, editors. *Grassland ecophysiology and grazing ecology* [Internet]. Wallingford: CABI; 2000. p. 377–94. Available from: <http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20003019271>

32. Niinemets Ü, Kull K. Co-limitation of plant primary productivity by nitrogen and phosphorus in a species-rich wooded meadow on calcareous soils. *Acta Oecologica*. 2005; 28(3):345–356.

33. Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Zeitschrift*. 2006;15(3): 259-263.

34. Cruz G, Baethgen W, Picasso V, Terra R. Análisis de sequías agronómicas en dos regiones ganaderas de Uruguay. *Agrociencia*. 2014;18(1):126–132.

35. Durán A, García Préchac F. Suelos del Uruguay, origen, clasificación, manejo y conservación. 1ª. Montevideo, Uruguay.: Hemisferio Sur; 2008. 333 p.

36. Berretta E, Risso D, Bemhaja M. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de Basalto. In: Risso DF, Berretta EJ, editores. Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Boletín de divulgación n° 76 . Montevideo, Uruguay: Hemisferio Sur; 2001. p. 5–12.
37. Official methods of analysis of AOAC International. 18^a. Gaithersburg, USA.: AOAC International; 2005.
38. Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, González L, Tablada M, Robledo CW. Infostat®. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, Universidade Nacional de Córdoba; 2015.
39. Rodríguez Palma R, Rodríguez T. Campo natural de Basalto: ¿cuánto responde en producción de forraje? In: INIA - Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, editor. XXIV Reunión del grupo técnico en forrajeras del Cono Sur - Grupo Campos. Tacuarembó - Uruguay; 2017.
40. Berretta E. Contenido de minerales en pasturas naturales de Basalto. I. Especies nativas In: Berretta. (Ed.) Seminario de actualización en tecnologías para Basalto. Montevideo (Uruguay): INIA.Serie Técnica n°102. 1998, p. 99-111.
41. Simpson RJ, Richardson AE, Nichols SN, Crush JR. Pasture plants and soil fertility management to improve the efficiency of phosphorus fertiliser use in temperate grassland systems. *Crop Pasture Sci.* 2014; 65(6):556-575.
42. Zemunik G, Turner BL, Lambers H, Laliberté E. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*, 2015, 1(5):15050.

43. Bhatla SC, A. Lal M. Plant Physiology, Development and Metabolism. Plant Physiology, Development and Metabolism. Springer Singapore; 2018. 1251 p.
44. Bethlenfalvay GJ, Bayne HG, Pacovsky RS. Parasitic and Mutualistic Associations Between a Mycorrhizal Fungus and Soybean: The effect of phosphorus on host plant-endophyte interactions. *Physiol Plant*. 1983; 57(7):543–8.
45. Ferrando M, Mercado G, Hernández J. Dinámica del hierro y disponibilidad de fósforo durante períodos cortos de anaerobiosis en los suelos. *Agrociencia*. 2002; VI(1):1–9.
46. Hsiao TC, Acevedo E. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Agric Meteorol*. 1975; Vol. 1: :59–84.
47. Kunrath TR, Lemaire G, Sadras VO, Gastal F. Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit. *F Crop Res*. 2018; 222:1–11.
48. Cossani CM, Sadras VO. Water–Nitrogen Colimitation in Grain Crops [Internet]., *Advances in Agronomy*. Elsevier Inc.; 2018. 1st ed. Vol. 150: 231–274. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/bs.agron.2018.02.004>
49. Bermúdez R, Ayala W. Producción de forraje de un campo natural de la zona de lomadas del Este. In: Risso DF, Ayala W, Bermúdez R, Berretta EJ, editores. Montevideo (Uruguay): Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. INIA Serie Técnica n°151; 2005, p. 33-39.

50. Phoenix GK, Emmett BA, Britton AJ, Simon JM, Dise NB, Helliwell R, et al. Impacts of atmospheric nitrogen deposition : responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Glob Chang Biol.* 2012; 18:1197–215.
51. Long M, Wu H-H, Smith MD, La Pierre KJ, Lü X-T. Nitrogen deposition promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant Soil* [Internet]. 2016; 408(1–2):475–84. Available from: <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-016-3022-y>
52. Johnson D, Leake JR, Lee JA. The effects of quantity and duration of simulated pollutant nitrogen deposition on root-surface phosphatase activities in calcareous and acid grasslands : a bioassay approach. *New Phytol.* 1999; 141:433–42.
53. Harpole WS, Potts DL, Suding KN. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Glob Chang Biol.* 2007;13(11):2341–2348.
54. Craine JM, Jackson RD. Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant Soil.* 2010;334(1): 73–84.

3 CONCLUSIÓN GENERAL

El uso de la fertilización nitrogenada y binaria N-P en distintas condiciones climáticas y primavera-verano generó diversos patrones de respuestas productivas, posibilitando la detección de las deficiencias nutricionales primarias en la producción de forraje del campo natural. Los resultados generados en este estudio son componentes de una línea de investigación de largo plazo en sistemas productivos basados en campo natural con niveles crecientes de intervención tecnológica. El uso de insumos externos, como la fertilización y el riego suplementario son los componentes principales de este ensayo. En el presente trabajo se verificó que el incremento de la productividad del campo natural fue dependiente en primera instancia del agregado de nitrógeno. En la medida en que se superó la limitación básica por falta de nitrógeno apareció respuesta importante a las aplicaciones de fósforo, principalmente en los periodos de mayor crecimiento vegetativo (primavera-verano). En dichas estaciones las plantas que componen la vegetación nativa expresan su mayor crecimiento y desarrollo, optimizando así la respuesta a la aplicación conjunta de fertilizantes y mejorando su eficiencia de uso.

Además, el trabajo evidenció que el impacto del riego en la producción promedio de forraje fue de escasa magnitud. Sin embargo, el riego fue muy importante para mantener niveles altos de producción en momentos de sequía, especialmente en los tratamientos fertilizados con nitrógeno. En este contexto, el principal impacto del riego en los sistemas de producción basados en campo natural sería estabilizar la producción y no tanto su aumento. La mejora de las condiciones hídricas a nivel de suelo en momentos de sequía potenció las condiciones productivas favoreciendo la absorción de los nutrientes.

Las eficiencias de recuperación de los nutrientes aplicados en la biomasa definen algunos puntos importantes desde lo productivo y lo ambiental. En este sentido es de destacar que tanto el riego como la aplicación conjunta de fertilizantes mejoraron la absorción de nutrientes en las plantas. El riego y la fertilización fosfatada mejoraron

la absorción de nitrógeno de las plantas, mientras que, el nitrógeno, por su parte, mejoró la absorción de fósforo. En la medida en que una mayor proporción del fertilizante es absorbido por las plantas, se espera un menor impacto ambiental por unidad de fertilizante aplicado. Estas interacciones y respuestas conjuntas deben ser consideradas a la hora de tomar decisiones acerca del riego y la fertilización de campo natural, y de esa forma poder elegir las alternativas más convenientes desde el punto de vista productivo, económico y ambiental.

El conocimiento científico producido en este experimento contribuye al conocimiento del potencial productivo y al desarrollo de estrategias de manejo del campo natural. Por ejemplo, el conocimiento de las respuestas a la fertilización NP en primavera-verano y/o el riego podrían ser utilizados para: i) generar una reserva de forraje diferido para ser utilizados en momentos de sequía; o ii) mejorar la calidad del forraje y destinarlo a las categorías más demandantes. Sin embargo, también es necesario tener en cuenta posibles efectos negativos de estas tecnologías como un aumento de la estacionalidad de la producción hacia la primavera y verano; y/o posibles pérdidas de diversidad. Con base en estos atributos, los impactos productivos y ambientales del riego y la fertilización deberán ser evaluados en futuros trabajos de investigación que consideren plazos más largos y diferentes comunidades.

4 BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Agren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK. 2012. Nutrient limitation on terrestrial plant growth - modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194:953–960.
- Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodriguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179:83–91.
- Angus JF, Grace PR. 2017. Nitrogen balance in Australia and nitrogen use efficiency on Australian farms. *Soil Research*, 55: 435–450.
- Ayala W, Carámbula M. 1994. Nitrógeno en campo natural. En: Morón A, Risso D. (Eds.). *Nitrógeno en Pasturas*. Montevideo, Uruguay: INIA Serie Técnica n° 51; p.33–42.
- Baeza S, Paruelo JM, Ayala W. 2011a. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros del este de Uruguay. *Agrociencia*, 15(2):48–59.
- Baeza S, Paruelo JM, Lezama F. 2011b. Caracterización funcional en pastizales y sus aplicaciones en Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. (Eds.). *Bases ecológicas y fisiológicas para el manejo de los pastizales naturales*. Montevideo, Uruguay. INIA. Serie FPTA n° 26; p. 33-45.
- Baeza S, Lezama F, Piñeiro G, Altesor A, Paruelo JM. 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: A remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13: 72–85.

- Becoña G, Caravia V, Formoso D, Pereira M, Perrachón J, Silveira L, Taranto V. 2009. Producción de forraje, composición florística y tasas de crecimiento de campo natural en diferentes regiones del país. En: Morales H, Dieguez F. (Eds.). Familias y Campo. Rescatando estrategias de adaptación. Montevideo, Uruguay. Instituto Plan Agropecuario. p. 219 – 236.
- Bélanger G, Gastal F. 2000. Nitrogen utilization by forage grasses. *Canadian Journal Plant Science*, 80 (643):11–20.
- Bemhaja, M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos arenosos. *In* Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. INIA Boletín de Divulgación N° 76. pp. 109-122.
- Bemhaja M, Berretta EJ, Brito G. 1994. Respuesta a la fertilización nitrogenada de campo natural en Basalto profundo. En: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical, Grupos Campos. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 94; p 119-122.
- Bermúdez R, Ayala W. 2005. Producción de forraje de un campo natural de la zona de lomadas del Este. En: Risso DF, Ayala W, Bermúdez R, Berretta EJ. (Eds.). Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica N° 151; p. 33-39.
- Berretta E. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de basalto. En: Gómez Miller R, Albicette MM. (Eds.). Seminario de Actualización Técnica en manejo de campo natural. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 151; p. 61-73.
- Berretta E, Risso D, Bemhaja M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de Basalto. *In*: Risso DF, Berretta EJ (Eds.). Tecnologías

forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Montevideo, Uruguay. INIA: Boletín de divulgación n° 76; p. 1–37.

Berretta E, Risso DF, Montossi F, Pigurina G. 2000. Campos in Uruguay. En: Lemaire G, Hodgson J, de Moraes A, Nabinger C, Carvalho PC de F, (Eds.). Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, England: CABI; p. 377–394.

Berretta E. 1998. Contenido de minerales en pasturas naturales de Basalto. I. Especies nativas. En: Berretta EJ. (Ed.). Seminario de actualización en tecnologías para Basalto. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 102; p. 99-111.

Berretta E, Risso DF, Levratto JC, Zamit W. 1998. Mejoramiento de campo natural de Basalto con Nitrógeno y fósforo. En: Berretta E. Seminario de actualización en tecnologías para Basalto. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 102; p. 60-74.

Bethlenfalvay GJ, Bayne HG, Pacovsky RS. 1983. Parasitic and Mutualistic Associations Between a Mycorrhizal Fungus and Soybean: The effect of phosphorus on host plant-endophyte interactions. *Physiologia Plantarum*, 57:543–548.

Bhatla SC, A. Lal M. 2018. Plant Physiology, Development and Metabolism. Plant Physiology, Development and Metabolism. Singapore: Springer; 1251 p.

Bilenca D, Miñarro F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal en las Pampa y Campos de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil (AVPs). Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina; 325 p.

Boggiano P, Zanoniani R, Millot JC. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. En: Risso DF, Ayala W, Bermúdez R, Berretta E, (Eds.). Seminario de actualización técnica en manejo de campo

natural. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 151; p. 105–113.

Boggiano P. 2000. Dinâmica da produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e oferta de forragem. Porto Alegre. Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós Graduação em Zootecnia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. UFRGS. 206 p.

Bottaro C, Zavala F. 1973. Efecto de la fertilización mineral NPK en la producción de forraje de algunas pasturas naturales del Uruguay. Montevideo, Uruguay. Tesis Ing. Agr. Facultad de Agronomía. Universidad de La República. 191 p.

Brant AN, Chen HYH. 2015. Patterns and Mechanisms of Nutrient Resorption in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34:471–486.

Burgos de Anda, A. 1974. Efecto de la fertilización mineral NP en la producción de forraje de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 87 p.

Calandra DM, Mauro D Di, Cutugno F, Martino S Di. 2000. Navigating wall-sized displays with the gaze: A proposal for cultural heritage. *CEUR Workshop Proc.* 2016; 1621 (July):36–43. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 57: 225–233.

Campanella MV. 2009. Ecología de la senescencia foliar en plantas de ecosistemas áridos. Tesis de Maestría. Bariloche, Argentina. Universidad Nacional del Comahue - Centro Regional Universitario Bariloche. 136 p.

Carámbula M. 2008. Pasturas naturales mejoradas. Buenos Aires, Argentina. Hemisferio Sur. 530 p.

Castaño JP, Giménez A, Ceroni M, Furest J, Aunchayna R. 2011. Caracterización

- agroclimática del Uruguay 1980-2009. Montevideo, Uruguay. INIA: Serie Técnica n° 193; 34 p.
- Castells D. 1974. Fertilización de campo natural. Montevideo, Uruguay. Tesis Ing. Agr. Facultad de Agronomía. Universidad de La República., 86 p.
- Chapin FS, Vitousek PM, Van Cleve K. 1986. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *The American Naturalist*, 127(1):48–58.
- Colabelli MR, Agnusdei M, Durand J. 2011. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 37(1):62–74.
- Cossani CM, Sadras VO. 2018. Water–Nitrogen Colimitation in Grain Crops. En: Sparks D (Ed.). *Advances in Agronomy*. Cambridge, United States. Academic Press©. 294 p.
- Craine JM, Jackson RD. 2010. Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant Soil*, 334(1):73–84.
- Craine JM, Morrow C, Stock WD. 2008. Nutrient concentration ratios and co-limitation in South African grasslands. *New Phytologist*, 179: 829–836.
- Cruz G, Baethgen W, Picasso V, Terra R. 2014. Análisis de sequías agronómicas en dos regiones ganaderas de Uruguay. *Agrociencia*, 18(1):126–132.
- Cruz G, Baethgen W, Modernel P. 2012. Validación de un índice de deficiencia hídrica para campo natural de Uruguay. XIV Reunión Argentina de Agrometeorología. Facultad de Ciencias Agrarias. 7–9.

- Cruz P, Lezana L, Durante M, Jaurena M, Figari M, Bittencourt LO, Theau JP, Massa E, Viegas J, Quadros FLF. 2019. A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecología Austral*, 29(2):239–248.
- Del Pino A, Hernández J. 2002. Ciclaje de fósforo por animales bajo pastoreo en campo natural y mejoramientos con leguminosas sobre suelos de basalto. *Agrociencia*, 6(2):47–52.
- DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. 2017. Contrasting effects of water and nutrient additions on grassland communities: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 26(8):983–92.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, González L, Tablada M, Robledo CW. 2015. Infostat®. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba - Argentina.
- Dobermann A. 2007. Nutrient use efficiency. Measurement and management. En: Kraus A, Isherwood K, Heffer P, (Eds.). *Fertilizers Best Management Practices. Proceeding*. Brussels, Belgic. 260 p.
- Durán A, García Préchac F. 2007. Suelos del Uruguay: origen, clasificación, manejo y conservación. Volumen I. Montevideo, Uruguay. Editorial Hemisferio Sur. 333p.
- Durand J-L, Gonzalez-Dugo V, Gastal F. 2010. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutrient Cycling Agroecosystems*, 88(2):231–243.
- Durand J-L, Gastal F, Etchebest S, Bonnet AC, Ghesquière M. 1997. Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage

grasses under summer water deficit. *Developments in Crop Science*, 25(C):135–143.

Duru M, Ducrocq H. 1996. A nitrogen and phosphorus herbage nutrient index as a tool for assessing the effect of N and P supply on the dry matter yield of permanent pastures. *Nutrient Cycling Agroecosystems*, 47(1):59–69.

Egan G, Zhou X, Wang D, Jia Z, Crawley M, Fornara D. 2018. Long-term effects of grazing, liming and nutrient fertilization on the nitrifying community of grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 118:97–102.

Elser J, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10(12):1135–42.

Eskelinen A, Harrison SP. 2015. Resource colimitation governs plant community responses to altered precipitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (42):13009–13014.

Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, et al. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1(7):1-5.

Ferrando M, Mercado G, Hernández J. 2002. Dinámica del hierro y disponibilidad de fósforo durante períodos cortos de anaerobiosis en los suelos. *Agrociencia Uruguay*, 6(1):1–9.

Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC. 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101(4):943–952.

- Gallego F, Lezama F, Pezzani F, López-Mársico L, Leoni E, Mello AL, Costa B. 2017. Estimación de la productividad primaria neta aérea y capacidad de carga ganadera: un estudio de caso en Sierras del Este, Uruguay. *Agrociencia*, 21 (1):120–130.
- García S, Pezzani F, Rodríguez A, Del Pino A. 2016. Micorrizas en gramíneas nativas: efecto de la fertilización fosfatada a largo plazo. *Agrociencia*, 20(1):7–16.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, 85(9):2630–2637.
- Gastal F, Lemaire G. 1997. N Uptake and Distribution in Plant Canopies. En: Lemaire, G. (Ed.). *Diagnosis Nitrogen Status Crops*. Heidelberg, Germany. Springer-Verlag, 3–43.
- Ghosh PK, Mahanta SK, Ram SN. 2017. Nitrogen Dynamics in Grasslands. En: Abrol YP, Adhya TK, Aneja VP, et al (Eds.). *The Indian Nitrogen Assessment: Sources of Reactive Nitrogen, Environmental and Climate Effects, Management Options, and Policies*. Duxford, United Kingdom. Elsevier Inc. 538 p.
- Gibson DJ. 2009. *Grasses & Grassland Ecology*. New York, USA. Oxford University Press. 323 p.
- Gierus M, Pötsch EM, Weichselbaum F. 2014. Influence of nitrogen fertilization on the crude protein fractions of grassland forage. En: Höglind, M, Bakken, AK, Hovstad, KA, Kallioniemi, E. et al. (Eds.). *Grassland Science in Europe – The multiple roles of grassland in the European bioeconomy*. Trondheim, Norway.

21:245–247.

Gonzalez-Dugo V, Durand J, Gastal F. 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for Sustainable Development*.30:529–544.

Grindlay DJC. 1997. Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. *Journal of Agricultural Science*, 128:377–396.

Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firn J, Adler PB, Borer ET, Chase J, Fay PA. et al. 2017. Out of the shadows: multiple nutrient limitations drive relationships among biomass, light and plant diversity. *Functional Ecology*, 31(9):1839–1846.

Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, Else JJ, Gruner DS, Hillebrand H, et al. 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14(9):852–862.

Harpole WS, Potts DL, Suding KN. 2007. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 13(11):2341–2348.

Hautier Y, Tilman D, Isbell F, Seabloom EW, Borer ET, Reich PB. 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348(6232):336–40.

He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang X, Ma W, Fang J. 2008. Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155(2):301–310.

Hejzman M, Klauisová M, Schellberg J, Honsová D. 2007. The Rengen Grassland Experiment: Plant species composition after 64 years of fertilizer application.

Agriculture, Ecosystems and Environment, 122(2):259–266.

Hernández J, Zamalvide JP. 1998. Procesos de retención de fósforo por suelos evaluados a través de parámetros de suelo y planta. *Agrociencia*, 1(2):48–63.

Hsiao TC, Acevedo E. 1974. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Agricultural Meteorology*, 14:59–84.

Jaurena M. 2016. Impacto de práticas de intensificação em atributos ecossistêmicos do campo nativo. Porto Alegre, Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós Graduação em Zootecnia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. UFRGS. 94 p.

Jaurena M, Giorello D, Do Carmo M, Cardozo G. 2013. Efectos de corto plazo de la interacción riego-fertilización en la producción y composición de un campo natural de basalto en Uruguay. *Revista de la Facultad de Agronomía - Universidad Nacional de La Pampa*. 22:35–42.

Johnson D, Leake JR, Lee JA. 1999. The effects of quantity and duration of simulated pollutant nitrogen deposition on root-surface phosphatase activities in calcareous and acid grasslands: a bioassay approach. *New Phytologist*, 141:433–442.

Jouany C, Cruz P, Daufresne T, Duru M. 2011. Biological Phosphorus Cycling in Grasslands: Interactions with Nitrogen. En: Bünemann EK, Oberson A, Frossard E. (Eds.). *Phosphorus in Action - Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling*. Soil Biology, 26. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. p. 275-294.

Kilcher MR. 1981. Plant development, stage of maturity and nutrient composition. *Journal of Range Management*, 34(5): 363-364.

- Knapp AK, Briggs JM, Koelliker JK. 2001. Frequency and extent of water limitation to primary production in a mesic temperate grassland. *Ecosystems*, 4(1):19–28.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3): 259–263.
- Kramer PJ, Boyer JS. 1995. Water relations of plants and soils. San Diego, USA: Academic Press. 482 p.
- Kunrath TR, Lemaire G, Sadras VO, Gastal F. 2018. Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit. *Field Crops Research*, 222:1–11.
- Lezama F, Altesor A, Pereira M, Paruelo J. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. (Eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Montevideo, Uruguay. INIA: FPTA n° 26; p. 15-32.
- Lezama F, Altesor A, León RJ, Paruelo JM. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16(2):167–182.
- Li LJ, Zeng DH, Yu ZY, Fan ZP, Mao R, Peri PL. 2011. Foliar N/P ratio and nutrient limitation to vegetation growth on Keerqin sandy grassland of North-East China. *Grass and Forage Science*, 66(2):237–242.
- Long M, Wu HH, Smith MD, La Pierre KJ, Lü XT. 2016. Nitrogen deposition

promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant Soil*, 408(1–2):475–484.

Mao R, Song CC, Zhang XH, Wang XW, Zhang ZH. 2013. Response of leaf, sheath and stem nutrient resorption to 7 years of N addition in freshwater wetland of Northeast China. *Plant Soil*, 364(1–2):385–394.

Marsden T, Banks J, Bristow G. 2000. Food Supply Chain Approaches: Exploring their Role in Rural Development. *Sociologia Ruralis*, 40(4):424-438.

Mas C, Bermúdez R, Ayala W. 1997. Crecimiento de las pasturas naturales en dos suelos de región Este. En: Carámbula M, Vaz Martins D, Indarte E, (Eds.). *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva*. Montevideo, Uruguay. INIA; Serie Técnica n° 13. p. 59–67.

Mathews S, Tritschler JPI, Miyasaka SC. 1998. Phosphorus management and sustainability. En: Cherney JH, Cherney DJR. (Eds.). *Grass for Dairy Cattle*. CABI International. Wallingford, England. p. 193–222.

Metson AJ, Saunders WMH. 1978. Seasonal variations in chemical composition of pasture. II. Nitrogen, sulphur, and soluble carbohydrate. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 11:355–364.

Millot JC, Risso DF, Methol R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, Uruguay. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca - MGAP. 195 p.

Morón A. 1996a. El ciclo del nitrógeno en el sistema suelo-planta-animal. En: Risso D, Berretta EJ, Moron A. (Eds.). *Producción y manejo de pasturas*. Montevideo, Uruguay. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. INIA. Serie Técnica n° 80. p 21-32.

- Morón A. 1996b. El fósforo en los sistemas productivos - dinámica y disponibilidad en el suelo. En: Risso D, Berretta EJ, Moron A. (Eds.). Producción y manejo de pasturas. Montevideo, Uruguay. INIA. Serie Técnica n° 80. p 33-40.
- Nabinger C, Carvalho PCF. 2009. Ecofisiología de Sistemas Pastoriles: Aplicaciones para su Sustentabilidad. *Agrociencia*, 13(3):18-27.
- Nelson DL, Cox MM. 2014. Principios de bioquímica de Lehninger. 6°. São Paulo, Brasil: Artmed; 6° ed. 1250 p.
- Niinemets Ü, Kull K. 2005. Co-limitation of plant primary productivity by nitrogen and phosphorus in a species-rich wooded meadow on calcareous soils. *Acta Oecologica*, 28(3):345–356.
- Official methods of analysis of AOAC International. 2005. 18ª ed. Gaithersburg, USA. AOAC International.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VP, Pfadenhauer J. 2005. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16:655–664.
- Phoenix GK, Emmett BA, Britton AJ, Simon JM, Dise NB, Helliwell R, et al. 2012. Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Global Change Biology*, 18:1197–1215.
- Pillar VP, Müller SC, Castilhos ZMS, Ávila Jacques AV. 2009. Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, Distrito Federal. 408 p.

- Quincke A. 2019. Variación del P extractable por variación del contenido hídrico del suelo. En: Quincke A, Cuadro R, (Eds.). Fertilización de pasturas de leguminosas: resultados para el manejo del fósforo y el azufre. Montevideo, Uruguay. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. INIA. Serie Técnica n° 248. p. 39–48.
- Rabuffetti A. 2017. La fertilidad del suelo y su manejo. Montevideo, Uruguay: Hemisferio Sur. Vol I. 396 p.
- Rheinheimer DDS. 2000. Dinâmica de fósforo em sistemas de manejo de solos. Porto Alegre, Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós Graduação em Ciência do Solo. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. UFRGS. 210 p.
- Rodríguez C, Leoni E, Lezama F, Altesor A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14(3):433-440.
- Rodríguez Palma R., Rodríguez T. 2017. Campo natural de Basalto: ¿cuánto responde en producción de forraje? En: Ayala W, Boggiano P, Alvarez, O, (Eds). XXIV Reunión del grupo técnico en forrajeras del Cono Sur - Grupo Campos. Tacuarembó, Uruguay. INIA. p. 57 – 58.
- Saito MA, Goepfert TJ, Ritt JT. 2008. Some thoughts Three definitions on the concept of colimitation: and the importance of bioavailability. *Limnology and Oceanography*, 53(1):276–290.
- Saldanha S. 2005. Manejo del pastoreo en campos naturales sobre suelos medios de basalto y suelos arenosos de cretácico. En: Risso DF, Ayala W, Bermúdez R, Berretta EJ, (Eds.). Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo, Uruguay. INIA.:Serie Técnica n° 151; p. 61-73. 2005.

- Sanaullah M, Rumpel C, Charrier X, Chabbi A. 2012. How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem? *Plant and Soil*, 352(1–2):277–288.
- Schimel JP, Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85(3):591–602.
- Scott D, Maunsell LA. 1981. Pasture irrigation in the Mackenzie Basin. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture*, 9 (3-4): 279–90.
- Seabloom EW, Borer ET, Buckley Y, Cleland EE, Davies K, Firn J, Harpole WS, et al. 2013. Predicting invasion in grassland ecosystems: Is exotic dominance the real embarrassment of richness? *Global Change Biology*, 19(12):3677–3687.
- Senger CC, Bonnetcarre LL, Gonçalves MB, Kaminski J. 1997. Teores minerais em pastagens do Rio Grande do Sul. I. Cálcio, fósforo, magnésio e potássio. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 32:101–108.
- Simpson RJ, Richardson AE, Nichols SN, Crush JR. 2014. Pasture plants and soil fertility management to improve the efficiency of phosphorus fertilizer use in temperate grassland systems. *Crop and Pasture Science*, 65(6):556-575.
- Soriano A, León RJ, Sala O. 1992. Río de la Plata Grasslands. In: Coupland RT. (Ed.) *Ecosystems of the world. Natural Grasslands*. Amsterdam. Elsevier; 367–407p.
- Sperfeld E, Martin-Creuzburg D, Wacker A. 2012. Multiple resource limitation theory applied to herbivorous consumers: Liebig's minimum rule vs. interactive co-limitation. *Ecology Letters*, 15(2):142–150.
- Spijkerman E, de Castro F, Gaedke U. 2011. Independent colimitation for carbon dioxide and inorganic phosphorus. *PLoS One*, 6(12):1-12.

- Sun X, Luo N, Longhurst B, Luo J. 2008. Fertiliser Nitrogen and Factors Affecting Pasture Responses. *The Open Agriculture Journal*, 2(1):35–42.
- Suttie J, Reynolds S, Batello C. 2005. *Grasslands of the World*. FAO. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United States; 535 p.
- Suttle N. 2010. *Mineral Nutrition of Livestock*, 4^a Ed. Oxfordshire, United Kingdom. CABI International. 587 p.
- Teare ID, Peet MM. 1983. *Crop-water relations*. New York, USA. John Wiley & Sons. 1983.
- Teste FP, Marchesini VA, Veneklaas EJ, Dixon KW, Lambers H. 2018. Root dynamics and survival in a nutrient-poor and species-rich woodland under a drying climate. *Plant and Soil*, 424(1–2):91–102.
- Thornton PK. 2010. Livestock production: Recent trends, future prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1554):2853–2867.
- Tian Y, Liu Y, Jin J. 2017. Effect of irrigation schemes on forage yield, water use efficiency and nutrients in artificial grassland under arid conditions. *Sustainability*, 9(11):57–66.
- Tilman D. 1987. Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs*, 57(3):189–214.
- Tornquist CG, Bayer C. 2009. Serviços ambientais: oportunidades para a conservação dos Campos Sulinos. En: Pillar VP, Müller SC, Castilhos ZMS, Ávila Jacques AV (Eds.). *Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade*.

Brasília, Distrito Federal. Ministério do Meio Ambiente. p. 122–127.

Turner NC. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13(1):175–190.

Venterink HO. 2016. Productivity increase upon supply of multiple nutrients in fertilization experiments; co-limitation or chemical facilitation? *Plant and Soil*, 408(1-2):515–518.

Wassen MJ, Venterink HO, Swart EOAM. 1995. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 6(1):5–16.

Whitehead DC. 2000. *Nutrient Elements in Grassland: Soil-Plant-Animal Relationships*. Animal Feed Science and Technology. London, United Kingdom. CABI International; 370 p.

Woodmansee RG. 1978. Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems. *BioScience*, 28:448–453.

Zanoniani R, Boggiano P, Cadenazzi M. 2011. Respuesta invernal de un campo natural a fertilización nitrogenada y ofertas de forraje. *Agrociencia*, 15(1):115–124.

Zemunik G, Lambers H, Turner BL, Laliberté E, Oliveira RS. 2018. High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. *Plant and Soil*, 424(1–2):255–271.

Zemunik G, Turner BL, Lambers H, Laliberté E. 2015. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*, 1(5):0–4.

Zhang H, Gao Y, Tasisa BY, Baskin JM, Baskin CC, Lü XT, Zhou D. 2019. Divergent responses to water and nitrogen addition of three perennial bunchgrass species from variously degraded typical steppe in Inner Mongolia. *Science of the Total Environment*, 647:1344–1350.