

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

ANÁLISIS DEL EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LA MORFOGÉNESIS  
DE HOJAS Y EL ESTUDIO DE LA DINÁMICA DE LOS FLUJOS DE  
TEJIDO FOLIAR EN DOS ESPECIES DE GRAMÍNEAS ESTIVALES,  
*PASPALUM NOTATUM* Y *COELORHACHIS SELLOANA*, BAJO  
PASTOREO DE VACUNOS

por

Gastón Eduardo SABORIDO ROMERO  
Federico BARTABURU RODRÍGUEZ

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

MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2017

Tesis aprobada por:

Director:

-----  
Ing. Agr. (MSc.) (PhD.) Ricardo Rodríguez Palma

-----  
Ing. Agr. (PhD.) Pablo Boggiano

-----  
Ing. Agr. Diego Michelini

Fecha: 28 de junio de 2017

Autores:

-----  
Gastón Saborido Romero

-----  
Federico Bartaburu Rodríguez

## AGRADECIMIENTOS

A todas las personas que de alguna u otra manera hicieron posible la realización de este trabajo; y a las que no, también.

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN .....	II
AGRADECIMIENTOS .....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES .....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	1
1.1 <u>OBJETIVOS</u> .....	3
1.1.1 <u>Objetivo general</u> .....	3
1.1.2 <u>Objetivos específicos</u> .....	4
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u> .....	5
2.1 <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	5
2.2 <u>CARACTERIZACIÓN DE LA EVOLUCIÓN DEL TAPIZ         NATURAL DESDE LA INTRODUCCIÓN DE LA GANADERÍA</u> .....	6
2.3 <u>BREVE CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE BASALTO</u> .....	10
2.4 <u>CARACTERIZACIÓN DEL ECOSISTEMA “CAMPO”</u> .....	12
2.4.1 <u>Análisis del crecimiento de las plantas forrajeras</u> .....	13
2.4.2 <u>Características morfogénicas y estructurales de las plantas</u> .....	14
2.5 <u>FACTORES QUE AFECTAN Y DETERMINAN EL         CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS FORRAJERAS</u> .....	21
2.5.1 <u>Temperatura</u> .....	22
2.5.2 <u>Cantidad y calidad de luz</u> .....	23
2.5.3 <u>Agua</u> .....	25
2.5.4 <u>Nitrógeno</u> .....	25
2.6 <u>FLUJOS DE MATERIA ORGÁNICA AÉREA Y SU         INTERACCIÓN CON EL MANEJO DEL PASTOREO</u> .....	31
2.6.1 <u>Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de                 materia orgánica aérea y la eficiencia de utilización del crecimiento                 de forraje</u> .....	34
2.7 <u>CONCLUSIONES</u> .....	35
2.8 <u>HIPÓTESIS</u> .....	37
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> .....	38
3.1 <u>CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES</u> .....	38
3.1.1 <u>Localización</u> .....	38
3.1.2 <u>Suelos</u> .....	38
3.1.3 <u>Material vegetal</u> .....	39
3.1.4 <u>Condiciones climáticas</u> .....	39
3.1.5 <u>Animales</u> .....	42
3.2 <u>TRATAMIENTOS Y PERÍODO EXPERIMENTAL</u> .....	42

3.3	CONDUCCIÓN DEL PASTOREO.....	42
3.4	MEDICIONES GENERALES.....	43
3.4.1	<u>Crecimiento</u> .....	43
3.4.2	<u>Altura de la cubierta</u> .....	43
3.4.3	<u>Relación entre altura y disponibilidad de forraje</u> .....	43
3.5	MEDICIONES DETALLADAS EN LA PASTURA.....	43
3.6	MEDICIONES EN EL LABORATORIO.....	44
3.7	MEDICIONES EN LOS ANIMALES.....	45
3.8	ESTIMACIONES DE FLUJOS DE TEJIDOS.....	45
3.8.1	<u>Estimación del crecimiento</u> .....	45
3.8.2	<u>Estimación de la senescencia</u> .....	45
3.9	ESTIMACIÓN DEL CONSUMO ANIMAL.....	46
3.10	BALANCE ENTRE LOS FLUJOS DE TEJIDOS.....	46
3.10.1	<u>Determinación del crecimiento neto del forraje</u> .....	46
3.10.2	<u>Estimación de la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje</u> .....	46
3.11	ESTIMACIÓN DE LOS MECANISMOS MORFOGENÉTICOS.....	47
3.12	ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN.....	47
3.13	RESPUESTA A LA SUMA TÉRMICA.....	48
3.14	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	48
4.	<u>RESULTADOS</u> .....	50
4.1	CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES.....	50
4.1.1	<u>Tasas de crecimiento</u> .....	50
4.1.2	<u>Biomasa disponible</u> .....	50
4.1.3	<u>Altura del tapiz</u> .....	51
4.1.4	<u>Relación entre altura y biomasa</u> .....	52
4.2	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LAS TASAS FOLIARES.....	52
4.2.1	<u>Tasa de Elongación Foliar (TEF)</u> .....	53
4.2.2	<u>Tasa de Senescencia Foliar (TSF)</u> .....	54
4.2.3	<u>Tasa de Crecimiento Neto Foliar (TCNF)</u> .....	54
4.2.4	<u>Tasa de Consumo Foliar (TCF)</u> .....	55
4.3	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE EN LAS TASAS DE CRECIMIENTO POR MACOLLO.....	56
4.3.1	<u>Tasa de Crecimiento Bruto Individual (TCBI)</u> .....	56
4.3.2	<u>Tasa de Senescencia Individual (TSI)</u> .....	57
4.3.3	<u>Tasa de Crecimiento Neto Individual (TCNI)</u> .....	58
4.3.4	<u>Tasa de Consumo Individual (TCI)</u> .....	58
4.3.5	<u>Relación entre la tasa de consumo por individuo y la carga promedio ponderada</u> .....	59
4.4	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LOS FLUJOS DE TEJIDO POR HECTÁREA.....	60

4.4.1	<u>Tasa de Crecimiento Bruto por Hectárea (TCB)</u> .....	61
4.4.2	<u>Tasa de Senescencia por Hectárea (TS)</u> .....	61
4.4.3	<u>Tasa de Crecimiento Neto por Hectárea (TCN)</u> .....	62
4.4.4	<u>Tasa de Consumo por Hectárea (TC)</u> .....	63
4.4.5	<u>Relación entre la tasa de consumo diario por hectárea y la carga promedio</u> .....	63
4.5	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR INDIVIDUO.....	64
4.5.1	<u>Porcentaje de defoliación promedio por individuo (severidad)</u> .....	64
4.5.2	<u>Tasa de defoliación promedio por individuo</u> .....	65
4.5.3	<u>Intervalo de defoliación promedio por individuo</u> .....	65
4.6	EFFECTO DE LA APLICACIÓN DE NITRÓGENO Y LA ESPECIE SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA.....	66
4.6.1	<u>Tasa de Aparición Foliar (TAF)</u> .....	67
4.6.2	<u>Longitud foliar promedio</u> .....	68
4.6.3	<u>Longitud foliar total</u> .....	69
4.6.4	<u>Vida Media Foliar expresada en días (VMF)</u> .....	69
4.6.5	<u>Vida media foliar expresada en grados días</u> .....	70
4.6.6	<u>Intervalo de Aparición de Hojas (IAH)</u> .....	70
4.6.7	<u>Población de macollos</u> .....	71
4.7	PORCENTAJE DE INDIVIDUOS DISCRIMINADOS POR TAMAÑO... 72	
4.7.1	<u>Porcentaje de macollos chicos</u> .....	72
4.7.2	<u>Porcentaje de macollos medianos</u> .....	72
4.7.3	<u>Porcentaje de macollos grandes</u> .....	73
4.7.4	<u>Peso promedio del macollo</u> .....	74
4.8	PESO PROMEDIO DEL MACOLLO DISCRIMINADO POR TAMAÑO ..... 74	
4.8.1	<u>Peso promedio de macollos chicos</u> .....	74
4.8.2	<u>Peso promedio de macollos medianos</u> .....	75
4.8.3	<u>Peso promedio de macollos grandes</u> .....	76
4.9	PESO GRAVIMÉTRICO DE HOJAS MADURAS Y HOJAS ELONGANDO..... 76	
4.9.1	<u>Peso gravimétrico de hojas elongando</u> .....	76
4.9.2	<u>Peso gravimétrico de hojas maduras</u> .....	77
4.9.3	<u>Ancho de lámina</u> .....	78
4.9.4	<u>Número de hojas verdes por macollo</u> .....	78
4.10	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE EN LA EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE..... 79	
4.10.1	<u>Efecto sobre la Eficiencia de Utilización Potencial (EUP)</u> .....	80
4.10.2	<u>Efecto sobre la Eficiencia de Utilización Real (EUR)</u> .....	80
4.11	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL..... 81	

5.	<u>DISCUSIÓN</u> .....	84
5.1	EFFECTO DE LA APLICACIÓN DE NITRÓGENO SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA DISPONIBILIDAD DE BIOMASA DE LA PASTURA	
5.2	VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES.....	85
5.2.1	<u>Elongación foliar (TEF)</u> .....	85
5.2.2	<u>Aparición foliar (TAF)</u> .....	87
5.2.3	<u>Vida media foliar (VMF)</u> .....	87
5.2.4	<u>Número de hojas verdes (NHV)</u> .....	87
5.2.5	<u>Longitud foliar</u> .....	88
5.2.6	<u>Ancho foliar</u> .....	89
5.2.7	<u>Peso gravimétrico</u> .....	89
5.2.8	<u>Población de macollos</u> .....	89
5.2.9	<u>Peso del macollo</u> .....	90
5.3	EFFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR.....	90
5.3.1	<u>Crecimiento</u> .....	90
5.3.2	<u>Senescencia</u> .....	91
5.3.3	<u>Crecimiento neto</u> .....	93
5.3.4	<u>Consumo</u> .....	94
5.4	EFFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS MECANISMOS DE DEFOLIACIÓN Y LA EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE CRECIDO.....	95
5.4.1	<u>Frecuencia de defoliación</u> .....	95
5.4.2	<u>Severidad de defoliación</u> .....	96
5.4.3	<u>Eficiencia de cosecha de forraje crecido</u> .....	97
5.5	PRODUCCIÓN ANIMAL.....	98
5.6	CONSIDERACIONES FINALES.....	99
6.	<u>CONCLUSIONES</u> .....	101
7.	<u>RESUMEN</u> .....	102
8.	<u>SUMMARY</u> .....	104
9.	<u>BIBLIOGRAFÍA</u> .....	106
10.	<u>ANEXOS</u> .....	115

## LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Perfil de Litosol.....	38
2. Perfil de Brunosol.....	39
3. Temperatura media del aire (°c), precipitaciones acumuladas (mm) y número de ocurrencia de heladas durante el experimento.....	40
4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre las tasas de crecimiento de forraje (kg ms/ha/día) durante el período de mediciones detalladas.....	50
5. Efecto del nitrógeno sobre la biomasa disponible de forraje inicial y final (kg ms/ha.....	50
6. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura promedio del tapiz (en centímetros) durante el período de mediciones detalladas.....	51
7. Significancia de los análisis de varianza para la TEF, TSF, TCN y TC (cm/macollo/día), en función de los factores considerados.....	53
8. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día).....	53
9. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día).....	54
10. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto foliar (cm/macollo/día).....	55
11. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día).....	55
12. Significancia de los análisis de varianza para el crecimiento bruto individual, senescencia individual, crecimiento neto individual y consumo individual (mg ms/macollo/día) en función de los factores considerados.....	56
13. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento bruto individual (mgms/macollo/día).....	57

14. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia por individuo (mgms/macollo/día).....	57
15. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto por individuo (mg ms/macollo/día).....	58
16. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo por individuo (mg ms/macollo/día).....	59
17. Nivel de significancia en los análisis de varianza para las tasas de crecimiento bruta, senescencia, crecimiento neto y consumo por unidad de superficie (kg ms/ha/día) en función de los factores considerados.....	60
18. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento bruto en kilogramos de materia seca por hectárea por día.....	61
19. Efecto del agregado de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia en kilogramos de materia seca por hectárea por día.....	62
20. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto en kilogramos de materia seca por hectárea por día.....	62
21. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo en kilogramos de materia seca por hectárea por día.....	63
22. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la severidad promedio por individuo (%).....	64
23. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de defoliación promedio por individuo.....	65
24. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de defoliación por individuo en días.....	66
25. Significancia de los análisis de varianza para las variables morfológicas y características estructurales en función de los factores considerados.....	66
26. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/día).....	68
27. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar promedio (cm/individuo).....	68

28. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar total (cm/individuo).....	69
29. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (días).....	70
30. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (grados días).....	70
31. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas expresado en días.....	71
32. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la población de macollos por metro cuadrado.....	71
33. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos chicos.....	72
34. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos medianos.....	73
35. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos grandes.....	73
36. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los promedios generales de peso por macollo en gramos, según especie y nivel de nitrógeno.....	74
37. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos chicos según especie y nivel de nitrógeno.....	75
38. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos medianos según especie y nivel de nitrógeno.....	75
39. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos grandes según especie y nivel de nitrógeno.....	76
40. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas elongando.....	77
41. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas maduras.....	77
42. Efecto de la fertilización nitrogenada para las diferentes especies en el ancho de lámina (cm).....	78

43. Efecto del agregado de nitrógeno sobre el número de hojas verdes por macollo según especie y nivel de nitrógeno.....	79
44. Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de utilización potencial y eficiencia de utilización real en función de las fuentes de variación consideradas.....	79
45. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de utilización potencial.....	80
46. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de utilización real (%)......	81
47. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre las variables de producción animal en el período de evaluación.....	82

Figura No.

1. Representación esquemática de un macollo de gramínea.....	15
2. Relación entre tasa de aparición de hojas, estructura de las pasturas y flujo de material vegetal.....	17
3. Modelo conceptual de las relaciones suelo-clima-planta-animal.....	20

Gráfica No.

1. Balance hídrico para un suelo Litosol durante el período octubre 2011 – mayo 2012.....	41
2. Balance hídrico para un suelo Brunosol durante el período octubre 2011 – mayo 2012.....	41
3. Evolución de la altura del tapiz (cm) en el período de mediciones detalladas en cada parcela.....	51
4. Ajuste entre altura de la pastura y la biomasa disponible, previo al período de mediciones detalladas.....	52
5. Relación entre la tasa de consumo por individuo (mg ms/macollo/día) y la carga promedio ponderada (kg pv/ha).....	60

6. Relación entre la tasa de consumo por hectárea (kg ms/ha/día) y la carga promedio ponderada (kg pv/ha) para la especie *Paspalum*.....64
7. Relación entre la tasa de consumo por hectárea (kg ms/ha/día) y la carga promedio ponderada (kg pv/ha) para la especie *coelorachis*.....82

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde la introducción de la ganadería a comienzos del S. XVII, la vegetación natural del territorio que hoy corresponde a la República Oriental del Uruguay, ha sufrido una serie de cambios y modificaciones, las cuales son responsables en gran medida de la vegetación predominante hoy día así como de sus características taxonómicas.

La base forrajera de la ganadería uruguaya continúan siendo las pasturas naturales, las cuales poseen una rica diversidad genética de especies nativas que determinan en parte su estabilidad productiva a través de los años. Aunque la producción de forraje del campo natural es variable en el año y entre años en distintas zonas del país, así como también su respuesta a distintos métodos de mejoramiento, la crisis invernal es severa en la mayor parte de los campos del Uruguay, y los veranos secos afectan de forma especial las pasturas de los suelos superficiales.

Las escasas medidas de manejo que se realizaron desde la introducción del ganado, han determinado un progresivo deterioro de las comunidades naturales debido a la pérdida de diversidad de especies y grupos funcionales (especies invernales) que han provocado pérdida de productividad. El pastoreo continuo sin variaciones de la carga, determina presiones de pastoreo contrastantes en el transcurso del año, siendo sobrepastoreadas durante estaciones de baja producción y subpastoreadas durante estaciones de alta producción de forraje, con la consecuente repercusión sobre las especies afectadas, provocando disminuciones de la productividad primaria. La aplicación de conocimientos generados sobre la morfogénesis de las distintas especies vegetales que componen la pastura y de los conocimientos sobre cómo esa morfogénesis afecta la estructura de la planta y sus consecuencias sobre el comportamiento ingestivo y el desempeño del animal en pastoreo, es la única forma de generar recomendaciones de manejo que lleven al aumento de producción y de renta sin comprometer el ecosistema y agregando otros valores que tal vez un día sean efectivamente reconocidos y valorados por la sociedad.

Se ha demostrado que mediante la fertilización con nitrógeno en gramíneas es posible elevar la producción de materia seca. Bemhaja (1994), con el objetivo de estudiar el efecto del nitrógeno sobre la producción anual, estacional y la calidad de la vegetación, realizó ensayos sobre Basalto profundo aplicando 40, 80 y 120 unidades de N/ha temprano en otoño y a mediados de primavera. En el segundo año se observó un aumento de la producción de forraje de 83% para el tratamiento con agregado de 120 unidades de N frente al testigo sin fertilizar. Analizando la calidad del forraje se vió que fue superior en proteína cruda en aquellos tratamientos en los cuales recibían N frente al testigo sin fertilizar.

Bottaro y Zabala (1973), realizaron ensayos sobre cuatro diferentes suelos, obteniendo distintos resultados. En Basalto en suelo Litosol encontraron altas respuestas a la fertilización nitrogenada en todas las estaciones a excepción del invierno, mientras que en Pradera negra hubo respuestas muy altas a la aplicación de nitrógeno en la mayoría de las estaciones menos en el verano. En Cretácico en Pradera arenosa hubo alta respuesta a la fertilización N-P en verano y otoño y en Pradera parda hubo mayor respuesta a la fertilización N-P en primavera y verano.

Castell (1974), trabajó sobre Litosol y Pradera negra de Basalto, en Litosol observó incrementos en la producción de forraje en todas las estaciones, alcanzando un máximo según estación entre 160-240 unidades de nitrógeno cuando no se agregaba fósforo, pero cuando se agrega P (80 unidades) alcanza los máximos en producción de forraje con 240 unidades de N. Sobre Pradera negra el máximo rendimiento de forraje fue alcanzado con 240 unidades de N, tanto si se aplicaba 0 unidades de P como con 80 unidades de P. No se encontró respuesta al fraccionamiento del nitrógeno para ninguno de los dos suelos. De los tres nutrientes considerados el nitrógeno fue el que limitó la producción de forraje para ambos tipos de suelos.

De esta manera, la fertilización nitrogenada puede ser considerada como una herramienta de manejo para modificar la distribución de forraje a lo largo del año y cubrir ciertos momentos de deficiencia forrajera, mediante el logro de altos rendimientos de materia seca en determinadas épocas. Además Bottaro y Zabala (1973) indican que mediante la fertilización fraccionada, se puede promover una distribución más homogénea de la producción de materia seca, prolongar los períodos de crecimiento y/o promover un crecimiento más temprano logrando de esta manera pastoreos anticipados.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo general

Evaluar el efecto residual de la fertilización nitrogenada realizada en otoño-invierno sobre la producción de forraje en el período estivo-otoñal de tapices naturales desarrollados sobre suelos de basalto medio-profundos. Se pretende determinar la dinámica del crecimiento, senescencia y consumo de forraje, la eficiencia de utilización del forraje producido y el patrón de defoliación, así como también evaluar la capacidad de carga animal y los niveles de productividad secundaria. El enfoque metodológico se basó en el análisis del efecto del nitrógeno sobre la morfogénesis de hojas, el estudio de la cinética de la elongación y senescencia foliar y el consumo animal.

### 1.1.2 Objetivos específicos

- En una pastura natural desarrollada sobre suelos medios y profundos de basalto estimar la respuesta a la fertilización nitrogenada en términos de crecimiento de forraje y producción animal individual y por unidad de superficie en el período estival.
- Determinar la dinámica de acumulación de forraje a partir de los flujos de tejido foliar: crecimiento, senescencia, consumo animal, su balance y la eficiencia de utilización del forraje producido.
- Cuantificar las variables morfogenéticas y estructurales de dos gramíneas estivales de importancia en los tapices naturales de Uruguay, que permita entender el funcionamiento bajo pastoreo de estas especies.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas pastoriles son los más grandes ecosistemas del mundo (40.5 % del área terrestre sin considerar la Groenlandia y Antártida). Millones de productores rurales dependen de los mismos, que además, son esenciales para la protección del ambiente y la conservación in situ de recursos genéticos (Nabinger y Carvalho, 2009).

Las pasturas naturales sustentan la producción pecuaria del Uruguay ocupando desde un 40% de la región agrícola del litoral oeste hasta el 90% en la región ganadera (Ferreira, 2001) con niveles variables de degradación, causada en parte por las roturaciones de suelos de bajo potencial agrícola, quemas incontroladas y/o inadecuados criterios de manejo del pastoreo y fijación de las cargas animales, determinando así una escasa productividad de la ganadería en esa zona (Boggiano et al., 2005).

La estacionalidad en la producción de las pasturas y el hecho de que la carga animal total y la relación vacuno/lanar generalmente permanecen constantes a lo largo del año, determinan que se produzcan sobrepastoreos en los períodos de escasez y subpastoreos en las épocas de abundancia, conduciendo a problemas tanto en los animales como en las pasturas, limitando así la producción (Carámbula, 1997).

En las distintas vegetaciones, asociadas a los tipos de suelo y manejo previo, predominan las especies estivales ( $C_4$ ) de diversos tipos productivos. Las especies invernales ( $C_3$ ) son poco frecuentes, en particular las tiernas y finas. El incremento del nivel trófico del suelo debido a la introducción de especies de leguminosas, fertilización y el manejo; favorecen el aumento de la frecuencia de invernales finas y tiernas (Bemhaja y Berretta 1991, Berretta y Levratto, citados por Berretta et al. 1998a). El empleo de fertilizantes inorgánicos nitrogenados hacia comienzos del otoño puede estimular el rebrote y crecimiento de las especies invernales y alargar el período vegetativo de las especies estivales, antes del descenso de las temperaturas. Por otra parte, la fertilización de fines de invierno seguiría estimulando a las invernales y ayudaría al rebrote más temprano de las especies estivales. Por lo tanto, el rebrote más temprano de ambos tipos de especies y el alargamiento del ciclo de las estivales tenderían a reducir el período de escaso crecimiento invernal (Berretta et al., 1998a).

Cuando las dotaciones están ajustadas al potencial de las pasturas y el método de pastoreo incluye períodos de descanso, se puede mantener el campo en buena condición. El ecosistema pratense tiene una alta estabilidad y es capaz de recuperarse luego de impactos violentos como la sequía. Determinar la dotación adecuada a cada

tipo de campo para alcanzar un objetivo de comportamiento animal, sin deteriorar al ecosistema pratense, es la decisión de manejo más importante (Berreta, 2005). En las plantas forrajeras los atributos morfogenéticos determinan la arquitectura de la planta y afectan la accesibilidad de los animales al forraje. La morfología de las plantas individuales, a su vez, afecta la estructura y funcionamiento de las poblaciones y comunidades, determinando las interacciones competitivas entre las especies y entre individuos de una misma especie. El pastoreo altera esas relaciones competitivas al defoliar diferencialmente a las distintas especies, modificando la expresión de los mecanismos de rebrote, a favor de unas y en detrimento de otras. La implementación de estrategias de manejo debe contemplar tanto las características morfogenéticas de las plantas dominantes en la pastura como también la respuesta del comportamiento ingestivo de los animales (Nabinger y Carvalho, 2009).

A continuación se intentarán describir los procesos de adaptación y evolución de las especies pertenecientes a los tapices naturales del Uruguay desde la introducción de la ganadería, a principios del siglo XVII, hasta el presente. Para ello se utilizarán documentos históricos así como narraciones y descripciones de naturalistas y científicos que en tiempos pasados recorrieron la Banda Oriental, dejando documentadas ciertas características de las especies que constituían las comunidades naturales. Este desarrollo histórico de la evolución de las comunidades naturales del territorio nacional, nos permitirá obtener una mayor comprensión de los procesos de sucesión y regresión al clímax, así como de las características morfo-fisiológicas de las especies que a lo largo de estos 400 años, han desarrollado estrategias y adaptaciones que les han permitido prevalecer en los tapices naturales del presente, conformando así una vegetación en estado de “disclímax”.

Luego se recopilará parte de la información recabada acerca de los factores que afectan el crecimiento de las pasturas naturales. Primero se describirá el crecimiento de las plantas forrajeras teniendo en cuenta las características morfogenéticas de las mismas y estructurales del tapiz, para luego analizar los factores que determinan el crecimiento del forraje tales como cantidad y calidad de luz, temperatura, agua y nitrógeno. Por último se analizarán los efectos de la estructura de la pastura y de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar bajo condiciones de pastoreo.

## 2.2 CARACTERIZACIÓN DE LA EVOLUCIÓN DEL TAPIZ NATURAL DESDE LA INTRODUCCIÓN DE LA GANADERÍA HASTA EL PRESENTE

Ya en el año 1608, el por aquellos tiempos gobernador del Río de la Plata Hernando Arias de Saavedra (Hernandarias), en su carta dirigida al rey Felipe III, se expresa en cuanto a las aptitudes de la vegetación y de las condiciones edáficas que se daban en el territorio uruguayo (por aquel tiempo “Banda Norte de los Charrúas”), y más precisamente en la zona del litoral sur-oeste, afirmaba que: “(...) *se da todo con gran*

*abundancia y fertilidad y buena para todo género de ganados (...) muy próspera y de mucho provecho*”(Hernandarias, citado por Barrios Pintos, 2011).

Fueron esta serie de expediciones y observaciones en la Banda Oriental, las que determinan que a comienzos del siglo XVII, el mismo Hernandarias, resuelve que sean transportados desde la Argentina “100 animales vacunos y dos manadas de yeguas”, que debían poblar los campos uruguayos, desiertos hasta entonces. Dichos animales, abandonados en una de las zonas más ricas en pasturas del país (primero en las islas de Vizcaíno y de Lobos en 1611, y luego en la actual ciudad de Colonia en 1618), se reprodujeron considerablemente (Vignoli 1917, Montañés 1948, Barrios Pintos 2011).

Según Rosengurtt (1980), clímax es el estado de equilibrio entre las especies vegetales y animales de un ecosistema en ausencia de efectos antrópicos. Si se considera el hecho de que hasta la introducción del ganado en el siglo XVII, los herbívoros que pastoreaban el territorio de la Banda Oriental eran de bajo porte y escasa importancia desde el punto de vista de su impacto en la vegetación (de Azara 1850, Pereira et al. 2002).

La introducción del ganado, en principio como una estrategia política y militar (Barrios Pintos, 2011), desencadenó un proceso evolutivo en la vegetación determinando la aparición de especies que inmigraron, desaparición de especies incapaces de adaptarse al pastoreo y cambios en la proporción cuantitativa entre los espacios ocupados por las diferentes especies, dichos acontecimientos concuerdan con el concepto de sucesión de Rosengurtt (1980). La existencia de plantas y semillas aptas para desarrollarse bajo los nuevos factores que variaron con la introducción del ganado en el territorio de la Banda Oriental, fueron las que determinaron las características propias de la sucesión (Rosengurtt, 1980).

Con la propagación y establecimiento del ganado, la diversidad de especies y genotipos de gramíneas nativas que pueblan las praderas naturales fue modificada, evolucionando a estructuras del tapiz diferentes del clímax (Milot et al., 1987), estableciéndose finalmente el estado de disclímax, como se lo encuentra actualmente en los campos vírgenes del Uruguay (Rosengurtt, 1980).

Aunque resulte tentador afirmar que la eliminación del pastoreo significaría un real “retorno al pasado” determinando una regresión al estado de clímax, esto es discutible por el simple hecho de que “*la vida es irreversible*”, al decir de Rosengurtt, existiendo especies que han evolucionado, otras que han desaparecido del tapiz y otras que han sido introducidas, consideradas éstas últimas de origen exótico. Aunque es presumible que el recubrimiento de los campos prístinos tuvo una mayor proporción de grandes arbustos, con hojas verdes todo el año, ya que éstos poseen características en su crecimiento que determinan que ante la eliminación o ausencia de pastoreo se vean

beneficiados frente a las gramíneas. En el caso contrario, bajo pastoreo, las gramíneas poseen características que les permiten prevalecer (Rosengurt, 1980).

En general, se admite el efecto beneficioso que introduce la ganadería, en cuanto a la eficiencia del cambio desde un punto de vista productivo. Las observaciones de Azara entre los años 1789-1801, Dámaso Antonio Larrañaga (1815), Charles Darwin (1832), entre otros; confirmarían el beneficio que significó el pastoreo de los campos vírgenes desde el punto de vista de la calidad de las pasturas (Milot et al., 1987).

En la expedición que efectuara de Azara por América del Sur entre los años 1789 a 1801, realiza descripciones de fauna, vegetación, geografía, sociedad, entre otras. En cuanto a la vegetación, y más precisamente a la vegetación presente en el territorio (Banda Oriental), deja bien en claro el tipo de vegetación en lo que a altura y densidad refiere, cuando dice: “(...) Siempre he visto en los prados naturales de pastos, plantas de la altura de dos o tres pies (n.a: 60 o 90 centímetros) poco variadas en su especie: pero tan tupidas, que no se ve jamás la tierra, sino en los caminos o arroyos y cañadas (...)” (de Azara, 1850).

Además de realizar observaciones puntuales, de Azara también observó y documentó los procesos de sucesión (Rosengurt, 1980) que se producían por el pastoreo de ganados, cuando en una de sus anotaciones suscribe: “(...) Pero en los pastales frecuentados desde largo tiempo por pastoreos y ganados yo he observado constantemente que los pajonales disminuían diariamente y que las plantas grandes y duras, eran reemplazadas por un césped (...) de suerte que si el ganado se multiplica, pasado un tiempo considerable, las yerbas altas que el terreno producía naturalmente desaparecerán totalmente (...)” (de Azara, 1850).

Dámaso Antonio Larrañaga, en su “Diario de viaje de Montevideo a Paysandú” (1815), realiza una descripción del paisaje y la vegetación presente durante el viaje, documentando, además de características de las especies presentes, los nombres de las especies que él mismo pudiera reconocer, resultando en un aporte valioso a la hora de intentar “recrear” como sería la vegetación y la condición de los campos naturales en 1815, y registrar también la existencia de especies de origen exótico como ser la abundancia de cardos, tréboles de carretilla, tréboles de olor y otras hierbas naturalizadas (Larrañaga, citado por Rosengurt, 1980).

Cuando en uno de sus apuntes relata que: “(...) Todo este camino es llano, y tan abundante de pastos, que así que nos ladeamos un poco nos parecía que íbamos sobre un colchón de heno: tanta es la grama de que están cubiertos estos campos, principalmente en el día en que no hay aquellas manadas de caballos y ganados que en otros tiempos había. (...) porque con la guerra civil de la campaña, no se encuentra una vaca (...)” (Larrañaga, 1815); establece la condición del tapiz natural en las mediaciones del arroyo Cagancha, ubicado en el actual departamento de San José, atribuyendo tal

estado a la falta de pastoreo por vacunos y equinos que se daba por aquellos tiempos en algunas zonas del país como consecuencia de las guerras de independencia.

Sus apuntes continúan con descripciones variadas, destacando la presencia de grandes extensiones de “chircales” y predominancia de “gramas” como denominadores comunes de la situación en la cual se encontraba el tapiz natural en aquella época y en las zonas relevadas (inmediaciones de Montevideo, San José, Canelones, Colonia, Mercedes y Paysandú, entre otros.).

El naturalista de Saint-Hilaire, por los años 1820, luego de recorrer el trayecto entre Montevideo y Pavón (San José), así se refería a las tierras de la Banda Oriental: *“(…) hasta donde la vista puede extenderse no se ven más que praderas. No están salpicadas de mil flores como en nuestros prados, y no se ve ni un solo arbusto, ni siquiera una mata. La hierba alcanza la misma altura que en nuestras praderas secas del centro de Francia; es muy fina y se compone generalmente de gramíneas (…)* En general, las “*stipas*” son muy comunes. *(…) las praderas tienen el mismo color amarillento que las nuestras, poco tiempo antes de segarlas, pero por todos lados donde hay humedad la hierba es de un verde muy tierno y se encuentran muchas plantas en flor”* (de Saint-Hilaire, citado por Barrios Pintos, 2011).

En julio de 1832 Charles Darwin, en su viaje por la Banda Oriental realizó observaciones de fauna y flora y descripciones paisajísticas que aportan datos de relevancia a la hora de intentar realizar una aproximación a la realidad de la época desde el punto de vista de las comunidades naturales.

El autor indicó: *“Hay campos inmensos de cardos cultivados y silvestres; hasta puede decirse que la región entera no es sino una gran llanura cubierta de estas plantas, las cuales no se mezclan jamás (…)* Por supuesto allí no hay ningún pasto, y si bueyes o caballos entran en un campo de cardos es imposible volver a encontrarlos” (Darwin, 1832). En la literatura no se especifica a qué especie está haciendo referencia Darwin cuando se refiere a “cardos”, lo que sí queda claro es al tipo de planta que se refiere en lo que a su arquitectura, tamaño y porte refiere; sin lugar a dudas se refiere a especies arbustivas de mediano porte que en un estado de “clímax” (Rosengurt, 1980) dominarían el tapiz natural.

Si bien las observaciones de Darwin, en lo que a la vegetación refiere, no aportan elementos diferentes a los de Azara (1789 a 1801) y a los de Larrañaga (1815), sirven para reafirmar las características de las especies presentes en el territorio en aquella época: *“Una hierba excelente, aunque un poco fuerte y que llega hasta el vientre de los caballos, cubre el país casi entero. Sin embargo, hay espacios de muchas leguas cuadradas donde no se encuentra ni una sola cabeza de ganado”* (Darwin, 1832).

Las descripciones de dichos autores, concuerdan con una serie de características generales de los tapices naturales en sus respectivas épocas. Aunque éstas suelen ser meramente apreciativas y con un contenido poético que suele, a veces, dificultar su comprensión, sirven a la causa de intentar recrear la condición de los tapices naturales en el pasado y su tendencia evolutiva con el correr de los años. La vegetación predominante en el Uruguay se presume, fue arbustiva con árboles de bajo porte, que superaban el 25% del área total del país (Rosengurtt, 1980).

Alguno de los autores suelen atribuirle la condición de pastizales formando verdaderos “colchones de grama” a la ausencia o escasa presencia de ganado en algunas zonas del territorio, el cual, mediante el pastoreo, determina las características taxonómicas y de crecimiento de las especies predominantes sobre las diferentes bases edáficas y climáticas, convirtiéndose así el manejo del pastoreo en el factor más importante al alcance del hombre para lograr una deseable integración del tapiz (Millot et al., 1987).

En la vegetación disclimática (Rosengurtt, 1980) presente hoy día en la mayor parte del territorio, perdura un gran número de estas especies originales que se han adaptado al pastoreo de las diferentes especies animales. Un equilibrio entre la utilización del forraje y el descanso de los pastoreos permite una evolución del tapiz hacia una estructura más eficiente y estable, permitiendo la colonización y establecimiento de especies adaptadas al nuevo disclímax. Las especies y variedades de gramíneas perennes presentes en el tapiz natural han desarrollado diferentes estrategias y modelos morfológicos que les confieren la capacidad de rebrotar luego de cortadas o pastoreadas. Una deseable integración del tapiz se contrapone a ausencia de pastoreo o a un pastoreo excesivo (defoliaciones continuas e intensas, Millot et al., 1987).

### 2.3 BREVE CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE BASALTO

La zona denominada basalto ocupa una superficie próxima a las cuatro millones de hectáreas (3:887.000 ha, 21% del territorio nacional) que se extienden desde el río Cuareim al Río Negro. Esta región comprende buena parte de los departamentos de Salto, Artigas y Paysandú y una porción menor en los departamentos de Tacuarembó, Durazno, Rivera y Río Negro. A modo de ejemplo, considerando los tres departamentos donde el área de basalto es mayoritaria, la proporción de campo natural es importante (92,5% en Salto, 93 % en Artigas y 81% en Paysandú).

El relieve desciende de la Cuchilla de Haedo hasta las proximidades del Río Uruguay, con un paisaje de sierras en el contacto con areniscas de Tacuarembó y pendientes del 10 al 12%. La superficialidad de los suelos así como la rocosidad y/o pedregosidad siguen un orden decreciente en las principales unidades de suelos – Cuchilla de Haedo, Paso de los Toros, Queguay chico, Curtina, Cuaró e Itapebí/Tres

Árboles – variando de 75 a 85 % del área en la primera, hasta 25 a 30% en la última (Millot et al., 1987).

En todas las unidades se encuentran mezclados diferentes proporciones de suelos superficiales negros y rojos, que se asocian a suelos profundos ubicados en valles amplios y laderas suaves, y a planosoles en las partes altas (Millot et al., 1987). De esta manera, se reconocen tres tipos principales de vegetaciones directamente relacionadas con la profundidad del suelo, ya sean suelos superficiales pardo rojizos, negros o profundos (Berreta, 2005).

En los tres tipos de suelos, cuando la profundidad es mayor, el crecimiento primaveral es mayor, alrededor del 40% del total anual. Esto estaría relacionado con una mayor frecuencia de especies invernales que florecen en esta estación, ocurriendo lo mismo en otoño cuando rebrotan (28% del total anual). En estos suelos se destaca la variabilidad espacial, relacionada al mosaico intrincado formado por los distintos tipos de suelos que determinan diferentes vegetaciones, y que por el tipo de especies que las componen, requieren de manejos diferentes. A toda esta variabilidad, se le suma además la variabilidad climática, particularmente en lo que refiere a las precipitaciones (Berreta y Bemhaja, 1998b).

Las pasturas de esta área muestran un alto potencial productivo en suelos medianamente profundos a profundos, lo cual permite una carga relativamente alta a través del año. No obstante, la mayoría de los manejos intensivos están asociados a potreros de gran extensión determinando una doble estructura de maciegas de pastos altos subpastoreados protegidos en general por malezas altas. Éstas preservan la mayoría de las especies posibles de ser eliminadas del tapiz sobrepastoreado, las cuales reaccionarían favorablemente a cambios de empotramiento y de manejo (*Paspalum dilatatum*, *Coelorhachis selloana*, *Bothriochloa laguroides*, *Stipa setigera*, *Paspalum bicolor*, *Bromus. auleticus*, *Poa lanígera*, *Briza triloba*, etc.) aumentando su frecuencia y aporte forrajero (Millot et al., 1987).

En los suelos superficiales, la pradera natural es predominantemente invernal, formando un tapiz abierto de gramíneas perennes y anuales de poco rendimiento, asociadas a malezas enanas y de alto porte (mío-mío, *Baccharis coridifolia*). Los suelos rojos presentan más altos porcentajes de malezas y suelo desnudo y su producción de forraje es sensiblemente menor que la de los Litosoles negros (Millot et al., 1987).

En las laderas se ubican las principales especies invernales perennes, y en los bajos las estivales perennes que forman un tapiz muy denso y productivo con estructura de gramillar. Las pasturas de los suelos profundos son las de mayor producción anual de forraje, pero durante el invierno el crecimiento de las ubicadas en los suelos superficiales rojos, es mayor. En general, los campos naturales de basalto pueden

considerarse comparativamente limpios por presentar una baja proporción de malezas de alto porte (Millot et al., 1987).

La ganadería es casi la única actividad de la región; se realiza sobre establecimientos de tamaño mediano y grande, en general la zona puede definirse como criadora de ciclo completo con porcentajes de yerras (porcentajes de señaladas) muy variables entre años, en relación con las características climáticas durante el entore. Sin embargo, la invernada de vacunos asociada a una alta carga lanar es común, combinando dichas actividades (Millot et al., 1987).

#### 2.4 CARACTERIZACIÓN DEL ECOSISTEMA “CAMPO”

Cualquier pastura, natural o sembrada, debe ser comprendida y abordada como un ecosistema cuya estructura es formada por componentes bióticos y abióticos, y de cuyo equilibrio depende su sustentabilidad (Nabinger, citado por Da Silva y Do Nascimento, 2006). Para el estudio de un ecosistema se debe prestar atención principalmente a los procesos que median entre los componentes abióticos y bióticos, siendo la transformación de energía y el reciclaje de nutrientes los principales procesos en la cadena de respuesta (Da Silva y Do Nascimento, 2006).

El ecosistema “pastura” es caracterizado por flujos de energía (radiación solar, calor sensible) y de masa (dióxido de carbono, agua, nitrógeno, minerales) entre las plantas de una población, suelo y atmósfera (Lemaire, citado por Da Silva y Do Nascimento, 2006). Estos flujos son influenciados por las características estructurales de la población de plantas, en términos de tamaño y distribución de las superficies de intercambio (área foliar y distribución radicular). Por otro lado, la interacción entre las plantas y el medio que las rodea es regulada por procesos fisiológicos (difusión estomática de dióxido de carbono y agua, fotosíntesis y respiración, absorción de nitrato o fijación de nitrógeno, Taiz y Zeiger, citados por Da Silva y Do Nascimento, 2006).

Este ecosistema (pastura) se encuentra adaptado a diferentes tipos de perturbaciones, y con la necesidad de que tales perturbaciones ocurran (Deregibus et al., 2001), con lo cual se podría decir que en las pasturas, la verdadera perturbación sería justamente la falta de perturbación. Los principales agentes perturbadores de este ecosistema son la sequía, el fuego y el pastoreo, todos ellos promueven una presión de selección por alta tasa de renovación de la parte aérea (turnover), localización de las estructuras de perennización próximas al nivel del suelo y una gran proporción de biomasa y actividad debajo del suelo (Milchunas et al., citados por Da Silva y Do Nascimento, 2006).

La dinámica de recuperación o renovación del área foliar de una pastura puede ser estudiada de diferentes formas. La ecofisiología es una ciencia experimental que

busca comprender los controles fisiológicos del crecimiento, reproducción, supervivencia y distribución geográfica de las plantas y cómo esos procesos son afectados por las interacciones entre éstas y su medio físico, químico y biótico (Lambers et al., citados por Da Silva y Do Nascimento, 2006), o sea, busca comprender los mecanismos fisiológicos en las respuestas de las plantas a la interacción de éstas con el medio ambiente (Da Silva y Do Nascimento, 2006).

El concepto de ecofisiología engloba el conocimiento de los mecanismos de competición entre plantas individuales de una comunidad y sus consecuencias sobre la dinámica estructural, los mecanismos morfogenéticos adaptativos de las plantas a la defoliación y sus consecuencias sobre la morfología y estructura, y las interacciones entre esos dos mecanismos para el entendimiento de la dinámica de la vegetación en una comunidad de plantas bajo pastoreo. El conocimiento de esta ciencia es necesario para el desarrollo de prácticas de manejo en concordancia con la capacidad productiva de las plantas forrajeras en un determinado ambiente (Da Silva y Do Nascimento, 2006).

#### 2.4.1 Análisis del crecimiento de las plantas forrajeras

En las plantas, tanto el crecimiento como el desarrollo dependen de la actividad del sistema fotosintético, que está funcionalmente relacionado con el clima del hábitat al cual pertenecen, mediante flujos de energía, agua, carbono y nutrientes minerales del suelo (Gates, citado por Baruch y Fisher, 1991).

El establecimiento, crecimiento y desarrollo de las plantas que conforman una pastura están influenciados por el medio aéreo y edáfico, y por la competencia intra e inter-específica. Por otra parte, la calidad de la luz, el fotoperíodo y las fluctuaciones térmicas son factores que regulan los procesos morfogenéticos mediante su acción específica a escala enzimática y de la actividad hormonal (Sierra, 2005).

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y pérdida de forraje ocurren en forma simultánea (Hodgson et al., 1981) como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia. Por ello, la cuantificación de los procesos de aparición, expansión y senescencia foliar a nivel de macollos de gramíneas (morfogénesis), brinda información básica para comprender la dinámica de la producción y pérdida de forraje. El conocimiento de las diferencias morfogenéticas de las principales gramíneas forrajeras que integran las pasturas y pastizales de una región, es básico para la elaboración de estrategias eficientes de cosecha y para comprender los mecanismos adaptativos de estas especies para persistir ante diferentes regímenes de defoliación y en relación con su entorno competitivo (Colabelli et al., 1998).

El manejo óptimo de la defoliación resulta del compromiso entre la necesidad de retener área foliar para fotosintetizar, y la necesidad de remover el tejido foliar antes de que una alta proporción senesca (Parsons, 1988).

Diseñar sistemas de producción animal de alta eficiencia, requiere de la comprensión de la dinámica del proceso de crecimiento de forraje en asociación a factores del ambiente, y del impacto del factor uso. El crecimiento aéreo de una cubierta vegetal puede ser descrito a partir de los procesos que determinan el emplazamiento del área foliar. El mismo está determinado genéticamente, y es regulado por factores del ambiente (Colabelli et al., 1998).

#### 2.4.2 Características morfogenéticas y estructurales de las plantas

La morfogénesis se define como la dinámica de la generación y expansión de órganos de la planta en el espacio (Chapman y Lemaire, 1993). Ésta dinámica de crecimiento produce una cadena secuencial de fitómeros. En especies templadas se constituye de una hoja con nudo, entrenudo y meristemo axilar (Cruz y Boval, 1999).

Cabe destacar primeramente algunos aspectos morfológicos de las gramíneas. El macollo de una gramínea representa una unidad morfofisiológica. En éste, la diferenciación de células del meristema apical origina primordios de hoja y yemas axilares capaces de originar un nuevo macollo. Los primordios foliares continúan su desarrollo y forman una hoja, la cual se hace visible por dentro del conjunto de vainas (Colabelli et al., 1998).

Las hojas tienen un ciclo de vida limitado. Luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere. Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas y llegado ese valor, por cada hoja nueva que se produce, la hoja más vieja muere (Davies, 1988).

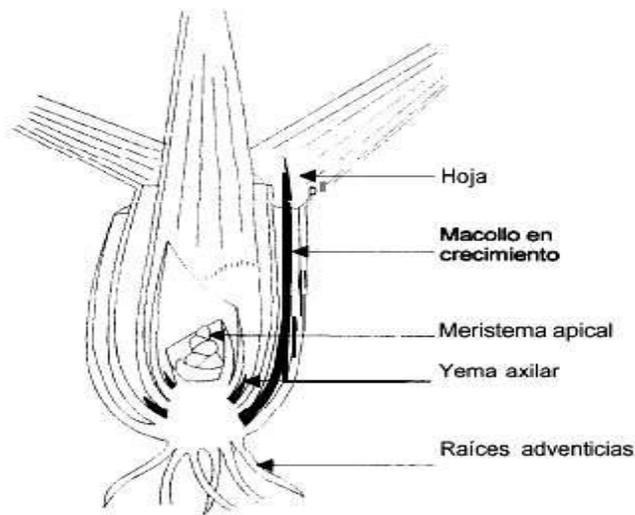


Figura No. 1. Representación esquemática de un macollo de gramínea (Fuente: Jewiss, citado por Colabelli et al., 1998).

El primer macollo generalmente emerge de la axila de la primera hoja sobre el tallo principal, una vez que se acumulan dos hojas sucesivas expandidas (Robson et al., 1988), no todas las yemas tienen la capacidad de desarrollar un nuevo macollo. Se conoce como “site filling” (Davies, citado por Colabelli et al., 1998) a la capacidad de las yemas axilares para desarrollar un nuevo macollo. Este se expresa como el número de nuevos macollos por macollo por intervalo de aparición de hojas. “Site filling” y tasa de aparición de hojas constituyen los factores internos que regulan el proceso de macollaje de una gramínea. Existe una jerarquía de macollos desarrollada por cada planta, denominándose macollos primarios a los macollos desarrollados a partir de yemas axilares del tallo principal, macollos secundarios a los desarrollados a partir de éstos y así sucesivamente (Colabelli et al., 1998).

En cuanto a la morfogénesis de gramíneas forrajeras, la misma puede ser definida a partir de los procesos de formación, expansión y muerte de órganos (Chapman y Lemaire, 1993) por lo cual está determinada por los procesos de tasa de aparición foliar, tasa de elongación foliar y vida media foliar. En pasturas vegetativas en las cuales sólo se producen hojas, la morfogénesis es función de la tasa de aparición foliar, la tasa de elongación foliar y la vida media foliar; las cuales están genéticamente determinadas pero pueden modificarse por variaciones en la temperatura, nutrición nitrogenada, estado hídrico, entre otros factores (Lemaire y Chapman, citados por Iurato y Rodríguez, 2002). Estas variables determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo (Davies, 1988). El producto de dichos cambios, determina las características estructurales de las pasturas: número de hojas vivas por individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas. A su vez, estas últimas características definen el índice de área foliar de las pasturas, y

con ello la capacidad de capturar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento (Colabelli et al., 1998).

Los atributos morfogenéticos determinan la arquitectura de las plantas forrajeras y afectan la accesibilidad de los animales al forraje. La morfología de las plantas individuales, a su vez, afecta la estructura y funcionamiento de las poblaciones y comunidades, determinando las interacciones competitivas entre las especies y entre individuos de una misma especie. El pastoreo altera esas relaciones competitivas al defoliar diferencialmente a las distintas especies, modificando la expresión de los mecanismos de rebrote, a favor de unas y en detrimento de otras. Esto puede provocar cambios en la composición botánica, pudiendo afectar la cantidad, calidad y estacionalidad de la producción de la pastura y por consiguiente de la producción animal (Nabinger y Carvalho, 2009).

El conocimiento de las características morfogenéticas de ciertas especies en comunidades complejas como en el caso de la pastura natural resulta de importancia para entender la dinámica de sucesión vegetal en respuesta a factores del ambiente y a la presión de pastoreo (Eggers, Eggers et al., Cruz, Mezzalira et al., citados por Nabinger y Carvalho, 2009) o a otros efectos bióticos como el fuego (Trindade et al., citados por Nabinger y Carvalho, 2009).

La disponibilidad global de forraje y la estructura general de la pastura determinan el comportamiento ingestivo, caracterizado por profundidad del bocado, por la tasa de bocados, por el tiempo de búsqueda y prehensión del forraje y por el tiempo diario en pastoreo. Esas características, asociadas con la calidad de la dieta ingerida (dependiente de la composición botánica de los diferentes grupos y de la oferta de forraje) determinan el desempeño animal individual, el cual, multiplicado por el número de animales determina la producción por área (Nabinger y Carvalho, 2009).

La tasa de aparición foliar (TAF) o tasa de aparición de hojas (TAH) es el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo. Dicho intervalo puede ser expresado en días. Sin embargo, debido a la estrecha relación con la temperatura, puede ser calculado como suma térmica (producto del intervalo en días, por la temperatura media diaria del intervalo). En este caso, se denomina “Filocrón” y su unidad es en grados/día (Nabinger y Carvalho, 2009).

La TAF de una especie definirá las características que determinan en gran medida la estructura y el flujo de material de las pasturas, generando pasturas funcional y estructuralmente diferentes. En la medida que los intervalos de aparición de hojas se prolongan, la senescencia se desencadena más tardíamente y la máxima acumulación neta de tejido foliar se posterga en igual medida (Colabelli et al., 1998).

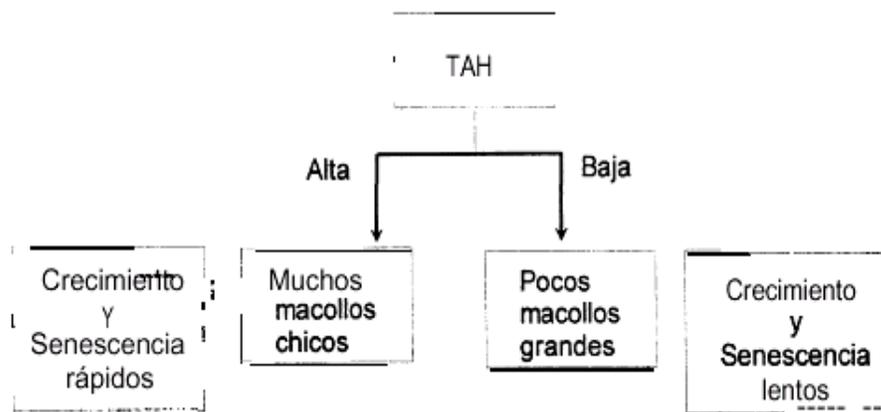


Figura No. 2. Relación entre tasa de aparición de hojas, estructura de las pasturas y flujo de material vegetal (Fuente: Colabelli et al., 1998).

Genotipos que presentan un recambio foliar más acelerado (alta TAF) deberían ser defoliados con alta frecuencia para evitar que se produzcan altas pérdidas de material por senescencia, por otro lado, los genotipos con baja TAF presentan bajos niveles de senescencia por períodos más prolongados; esto, sumado a una menor velocidad de restitución de tejido foliar, los hace especialmente aptos para sistemas de utilización que involucren defoliaciones poco frecuentes (Colabelli et al., 1998). De una forma general y a modo de ejemplo, especies con menor TAF producen pasturas con un menor número de macollos grandes (por ejemplo, *Festuca arundinacea*) originando pasturas potencialmente altas (Iurato y Rodríguez, 2002); mientras que especies con TAF mayores, producen pasturas con un gran número de macollos pequeños (por ejemplo, *Lolium perenne*, Lemaire, citado por Eggers, 1999) originando pasturas cortas y densas (Iurato y Rodríguez, 2002).

En la medida en que la frecuencia de defoliación se ajuste a la dinámica del recambio foliar de la pastura (o de una especie en particular), el sincronismo entre los procesos de producción y consumo de material vegetal tenderá a optimizar la dinámica de acumulación y de defoliación de forraje controlando las pérdidas por senescencia y favoreciendo el desarrollo de pasturas productivas y persistentes (Colabelli et al., 1998).

La tasa de elongación foliar (TEF) se refiere al incremento en longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo o de suma térmica. La elongación foliar es la principal expresión del crecimiento de una hoja. El ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud (Nabinger y Carvalho, 2009). La modificación en la tasa de elongación foliar es función de dos características: el número de células que maduran por día (división celular) y el cambio en el largo de las células (elongación celular) (Volenc y Nelson 1983, Mac Adam et al. 1989, Gastal et al. 1992a, 1992b).

La TEF varía de acuerdo con el ambiente, presentando respuesta a la temperatura (Lemaire y Chapman 1996, Silsbury, Dale, Gastal et al., citados por Eggers 1999, Gastal y Lemaire 2015), disponibilidad de nitrógeno (Lemaire y Chapman 1996, Gastal et al., Gastal y Nelson, citados por Eggers 1999), agua (Morales et al., citados por Eggers 1999, Colabelli et al. 2004) e intensidad lumínica (Dale, Grant et al., citados por Eggers 1999, Gastal y Lemaire 2015).

La TEF conjuntamente con la TAF determinan el tamaño de hoja (Lemaire y Chapman, 1996). Así mismo el tamaño final de la hoja también puede ser considerado como el producto de la tasa de elongación foliar y la duración del período de elongación de una hoja individual (Lemaire, 1997)

La vida media foliar (VMF) es el intervalo transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de la senescencia. Puede ser expresada como número de intervalos de aparición de hojas. Las hojas tienen una vida limitada, siendo ésta una característica relativamente estable para cada genotipo, luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere (Nabinger y Carvalho, 2009).

Esta característica (VMF) mide el período de tiempo durante el cual una porción de tejido verde de hoja permanece verde, puede estimarse indirectamente como el producto entre el número máximo de hojas vivas por individuo y el intervalo de aparición de hojas (Chapman y Lemaire, 1993) o directamente en macollos marcados (Rodríguez Palma, 1998).

La VMF representa el período durante el cual, luego de una completa defoliación, se acumula tejido de hoja verde a nivel de macollo individual adulto sin ocurrir pérdidas por senescencia, pudiendo ser utilizada para la caracterización de las diferentes aptitudes de las especies para acumular tejidos foliares verdes (Lemaire y Chapman, 1996). Es el parámetro morfogenético que determina el equilibrio entre el flujo de crecimiento y el flujo de senescencia (Lemaire y Chapman 1996, Agnusdei 1998). Especies que presenten larga VMF y baja TAF, es esperable que acumulen hojas más largas y por lo tanto muestren mayor capacidad de rendimiento “techo” o “ceiling yield” (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire y Agnusdei 1999).

A lo largo de la vida de los macollos un número constante de hojas es mantenido, ya que las tasas de aparición y senescencia de hojas tienden a ser iguales (Vine, Davies, Briske y Silvertown, citados por Eggers, 1999). Un aumento en la TAF provoca una disminución simultánea en la duración de la vida media foliar, manteniendo el número de hojas sin variación. De esta manera las condiciones ambientales que modifican la TAF tienen efecto sobre la tasa de senescencia de las hojas, destacándose los efectos de la temperatura y del nitrógeno (Mazzanti y Lemaire, 1994).

Los tres parámetros morfogenéticos TEF, TAF y VMF, determinan los componentes de la estructura de la pastura como tamaño foliar maduro, el número máximo de hojas verdes por macollo individual y el número potencial de macollos (Chapman y Lemaire, 1993). Teniendo en cuenta que la TAF juega un rol fundamental en determinar la estructura de la pastura (Lemaire y Agnusdei, 1999).

El producto entre la VMF y la TAF determina el número de hojas verdes por macollo (Lemaire y Chapman, 1996), característica estructural de la pastura que se mantiene razonablemente constante de acuerdo al genotipo, condiciones ambientales y de manejo.

La figura No. 3 representa un modelo conceptual que pretende reflejar las relaciones suelo-clima-planta-animal y que tiene por base los modelos propuestos por Lemaire y Chapman (1996), Cruz y Boval (2000), Freitas, citado por Nabinger y Carvalho (2009). Dicho modelo, considera las condiciones del medio (temperatura, agua, radiación solar, fertilización, etc.) y de manejo (frecuencia e intensidad de defoliación) afectando la morfogénesis, que a su vez altera las características estructurales del pasto, determinando el comportamiento ingestivo de los animales en pastoreo. Tales interacciones son complejas y dinámicas, influenciadas por la defoliación, principal conexión pastura-animal. Las variables del comportamiento ingestivo son dependientes de las características estructurales del pasto, las cuales afectan el desempeño individual del animal (Nabinger y Carvalho, 2009).

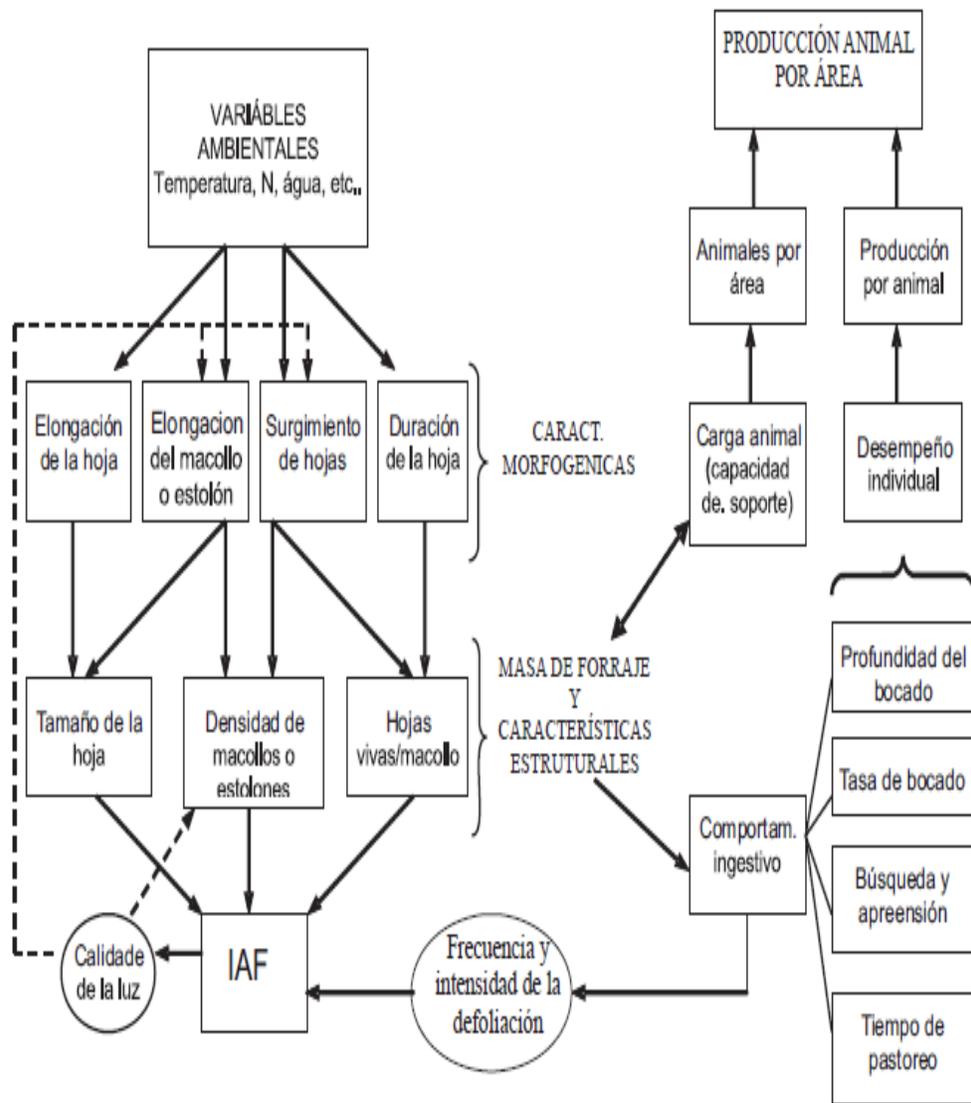


Figura No. 3. Modelo conceptual de las relaciones suelo-clima-planta-animal (Fuente: Nabinger y Carvalho, 2009).

Características de las pasturas como relación lámina/pseudotallo o densidad de hojas influyen poco en la expansión del IAF, pero son de relevancia en la interacción planta-animal afectando la proporción de tejidos de plantas que pueden ser fácilmente removidos por los animales en pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

## 2.5 FACTORES QUE AFECTAN Y DETERMINAN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS FORRAJERAS

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y la pérdida de forraje ocurren en forma simultánea (Hodgson et al., 1981), particularmente las gramíneas muestran un sincronismo entre la aparición de una hoja nueva y el comienzo de la senescencia de la hoja más vieja (Thomas y Stoddart, citados por Colabelli et al., 1998), lo cual explica que la velocidad de producción de órganos foliares esté en relación directa con el crecimiento neto de la cubierta vegetal.

La tasa de acumulación de forraje se encuentra determinada principalmente por la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa, la eficiencia de su utilización para la producción de asimilados y la posterior partición de los fotoasimilados entre la biomasa aérea y la subterránea (Gifford et al., Lemaire et al., Belanger et al., citados por Rodríguez Palma, 1998).

El aumento en la producción de materia seca de la planta proviene del balance positivo entre la fotosíntesis y la respiración. En hojas nuevas bien iluminadas la retención de dióxido de carbono por fotosíntesis excede ampliamente lo consumido en la respiración. A menores intensidades de luz el margen se reduce hasta alcanzar el punto de compensación en el cual la fotosíntesis neta es igual a cero. Cuando la intensidad de luz disminuye aún más, la respiración excede la fotosíntesis y se dice que la hoja está con balance negativo de carbono. La competencia entre plantas por luz también se expresa dentro de una sola planta, pudiendo estar las hojas inferiores fuertemente sombreadas por el estrato superior. Siguiendo este razonamiento, el pastoreo debe ser realizado cuando la profundidad del follaje llegue a un punto tal que las hojas basales no se encuentren fuertemente sombreadas y con su actividad fotosintética reducida (Morales, 1995).

El crecimiento de las pasturas luego de una defoliación es un proceso dinámico, que engloba varios mecanismos ecofisiológicos de adaptación de las plantas forrajeras al medio, y es afectado directamente por la época, duración e intensidad y frecuencia de corte o pastoreo (Hodgson y Da Silva, citados por Da Silva y Do Nascimento, 2007). La expresión del crecimiento potencial de las plantas forrajeras, genéticamente determinado, es el resultado de complejos procesos evolutivos de adaptación ambiental que definen la producción de biomasa aérea (Anslow y Green, Sheey y Peacock, Parsons y Robson, Thomas y Norris, Robson et al., citados por Rodríguez Palma, 1998).

La temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes, son altamente determinantes de los procesos de crecimiento y desarrollo. Estas señales del medio abiótico (entre otras) son detectadas por la planta disparando un programa de morfogénesis. El balance de los estímulos y frenos al desarrollo y al crecimiento puede ser instantáneo o de más largo plazo, y define los requerimientos energéticos y

nutricionales (demanda) que tiene que proveer el sistema de asimilación básicamente a través de la fotosíntesis (oferta, Colabelli et al., 1998).

### 2.5.1 Temperatura

La temperatura es el factor frente al cual las plantas responden en forma instantánea, es la señal ambiental primaria que gradúa la demanda del programa morfogénico y la oferta del sistema de asimilación, afectando la velocidad de los procesos morfogénicos y presentando una relación proporcional entre temperatura y velocidad, por encima de un umbral por sobre el cual la planta responde desarrollándose y/o creciendo (Colabelli et al., 1998).

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

La tasa de elongación foliar y la tasa de aparición foliar, aumentan proporcionalmente con la temperatura presentando generalmente una relación exponencial entre ambas variables (Colabelli et al., 1998), existiendo diferencias en cuanto a la respuesta en la tasa de aparición foliar dependiendo de si las especies son C<sub>3</sub> (respuesta lineal con temperatura base aparente de entre 3 y 4 °C) o C<sub>4</sub> (temperatura base aparente de entre 8 y 9 °C, Lemaire y Agnusdei, 1999).

Dado que el número máximo de hojas por macollo tiende a ser un carácter relativamente constante para las especies, para que esto ocurra, la vida media de las hojas en los períodos de activo crecimiento debe ser más corta determinando un incremento de la tasa de senescencia foliar frente a aumentos de la temperatura y por lo tanto, acelerando el recambio de tejidos (Colabelli et al., 1998).

Para una misma especie, el largo final de las hojas tiende a aumentar con el incremento de las temperaturas en el transcurso de las estaciones, del mismo modo, el tamaño final muestra un paulatino achicamiento a partir del acortamiento de los días, y de las tasas decrecientes de temperatura e irradiación que se suceden de pleno verano hacia el otoño. Todo esto determina que exista una evolución estacional en el tamaño foliar, con un determinado impacto entre los balances de crecimiento y senescencia, resultando en una determinada cantidad de forraje cosechable de una pastura. Dado que entre la aparición de una hoja y el momento en que esta comienza a senescer transcurre un determinado tiempo (vida media foliar), un macollo seguirá acumulando forraje vivo hasta que las hojas que mueren tengan un tamaño igual o superior al de las hojas más nuevas (Colabelli et al., 1998). Todo esto determina que en el período donde disminuye la temperatura las porciones de tejido foliar que senescen son mayores que las producidas, provocando un balance negativo entre el crecimiento y la senescencia. En

cambio, durante el período de aumento de temperatura, el balance será positivo (Lemaire y Agnusdei, 1999).

### 2.5.2 Cantidad y calidad de luz

El IAF (índice de área foliar) representa la estructura de interceptación de la luz, fuente primaria de energía para la fijación del carbono necesario para el crecimiento de la planta (Nabinger y Carvalho, 2009), éste puede alterar la calidad de luz que incide sobre una pastura llegando, en algunos casos, a modificar las tasas de elongación y aparición de hojas y consecuentemente llegar a cambiar algunas características estructurales de las plantas tales como densidad y tamaño de macollos (Colabelli et al., 1998). Se ha establecido como IAF óptimo al grado de cobertura de la canopia con el cual se logra interceptar el 95% de la radiación incidente (Lemaire y Chapman, 1996).

Normalmente, la heterogeneidad de las cubiertas vegetales determina que la parte superior de las mismas reciba la totalidad de la luz incidente, disminuyendo ésta exponencialmente en calidad y cantidad con la profundidad dentro de los estratos foliares. Las hojas que emergen a la sombra en los estratos inferiores, presentarán una menor capacidad fotosintética a lo largo de toda su vida en comparación con las que se encuentran en los estratos superiores, la fotosíntesis bruta máxima puede por lo tanto disminuir una vez que se llegue al IAF óptimo, debido a que una parte del carbono que es fijado es desviado para sustentar la respiración de los tejidos sombreados (Lemaire y Chapman, 1996). En este sentido, es esperable que en general los canopeos bajos y abiertos presenten un ambiente lumínico más homogéneo y más rico que aquellos altos y densos. La banda fotosintéticamente activa de la luz (PAR) va de los 400 a los 700 nm de longitud de onda (luz visible). Dado que las longitudes de onda roja (600-700 nm) y azul (460-482 nm) de la PAR son absorbidas preferencialmente por los pigmentos fotosintéticos, las mismas resultan poco transmitidas y reflejadas a los estratos inferiores del canopeo disminuyendo la cantidad y calidad de la luz que llega a los estratos inferiores (Colabelli et al., 1998).

La PAR absorbida por el área foliar verde es determinada por la PAR incidente y por la eficiencia de intercepción de la canopia, a su vez la PAR absorbida es determinada por: IAF, ángulo medio de lámina, propiedades ópticas del tejido foliar como la transmitancia y reflectancia de longitudes de onda visibles, relación luz difusa/directa y ángulo de la radiación incidente (Lemaire y Chapman, Lemaire, citados por Peirano y Rodríguez, 2004).

Bajo elevados niveles de radiación, las plantas C<sub>4</sub> fotosintetizan más por unidad de radiación absorbida que las C<sub>3</sub>. Igualmente, las C<sub>4</sub> son fotosintéticamente superiores a mayores temperaturas (35-40 °C) pero inferiores a las C<sub>3</sub> debajo de los 30°C (Sierra, 2005).

La EUR (eficiencia de uso de la radiación) es una estimación global de los procesos de fotosíntesis y respiración, siendo representado por la pendiente de la relación lineal entre la producción de biomasa y la cantidad de radiación interceptada por la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

Una baja cantidad de luz y una baja relación R/RL (Rojo/Rojo Lejano) provoca cambios en el estado de equilibrio del pigmento fitocromo (Bogorad y Mc Ilrath, Kasperbauer, Tucker y Mansfield, Tucker, Heims y Wilkins, citados por Iurato y Rodríguez, 2002), provocando tres respuestas principales en las plantas: aumento de asignación de recursos a la parte aérea (alta relación tallo/raíz), alargamiento de los órganos ya existentes, reducción del macollaje (Deregibus et al., Casal et al., citados por Colabelli et al., 1998) y eventualmente una reducción de la aparición de hojas (Varlet Grancher et al., citados por Colabelli et al., 1998). Es por esto que en condiciones de excesiva acumulación de material vegetal, propiciando un ambiente sombreado (pasturas cerradas), la estructura de la cubierta se caracteriza por una baja densidad de macollos (los macollos jóvenes mueren por la competencia por luz) de tamaño grande respecto de pasturas mantenidas en un ambiente bien iluminado; de mantenerse dichas condiciones, el escaso desarrollo radical podría conferir a la cubierta susceptibilidad a condiciones de estrés climático y al pastoreo (Colabelli et al., 1998).

Casal et al., citados por Iurato y Rodríguez (2002), comprobaron que una baja relación Rojo/Rojo lejano causó un temprano desarrollo floral y aumento del número de tallos florales en plantas reproductivas. Las vainas, las láminas y los tallos reproductivos se hicieron más largos, disminuyendo la inversión en nuevos macollos, pero existiendo una mayor inversión en la elongación de macollos ya formados.

El manejo del pastoreo pasa así a tener un rol central como modelador de la estructura de las pasturas: cuando se incrementa la presión de pastoreo, la biomasa disminuye y la pastura tiende a tomar una estructura basada en alta densidad de pequeños macollos, revirtiéndose dicha estructura cuando la presión de pastoreo decrece. Esto ocurre mediante mecanismos de plasticidad fenotípica desarrollados por las plantas (Bradshaw, citado por Colabelli et al., 1998) ante variaciones de la cantidad y calidad de luz.

Si los cambios entre tamaño y número de macollos son compensatorios, la producción de biomasa por unidad de área de pasturas estructuralmente contrastantes tiende a ser similar (Bircham y Hogdson, 1983). Sin embargo, la densidad de macollos podría aumentar y su tamaño disminuir, hasta el punto de la máxima densidad o el mínimo tamaño que ese genotipo puede soportar. Este punto representaría el límite inferior de la respuesta homeostática para dicha especie (Colabelli et al., 1998).

### 2.5.3 Agua

Las plantas responden al déficit hídrico con cambios morfológicos y fisiológicos que le permiten disminuir la pérdida y mejorar el consumo de agua (Passioura, citado por Colabelli et al., 1998).

El déficit hídrico afecta negativamente la expansión del área foliar, la elongación celular, provoca reducciones en la tasa de macollaje y en el número de hojas por macollos a la vez que aumentan los procesos de senescencia de hojas y macollos (Tumer y Begg, citados por Colabelli et al., 1998); todo esto determina que la vida media foliar se vea disminuida y las pasturas sean menos densas de lo que serían en condiciones no limitantes de agua (Colabelli et al., 1998).

Una parte importante de la reducción de la tasa de crecimiento de una pastura se debe a la menor cantidad de energía lumínica interceptada por cultivos carenciados en agua en comparación con cultivos alimentados a niveles no limitantes, debido a los efectos que la falta de agua, mediante modificaciones morfológicas y fisiológicas, ejerce sobre el IAF (Colabelli et al., 1998).

Plantas bajo régimen de riego, presentan un significativo aumento en la tasa de elongación foliar y en la densidad de macollos (Durand et al., citados por Do Nascimento et al., 2002). Así mismo, es difícil disociar el efecto directo de la restricción hídrica sobre las características del crecimiento, de los efectos de la consecuente menor disponibilidad de nitrógeno, que frecuentemente se verifica en esas condiciones (Nabinger y Pontes, citados por Do Nascimento et al., 2002).

En general, las especies muestran mayor crecimiento en profundidad de las raíces en respuesta a la sequía, aumentando la relación raíz/parte aérea. Se reduce el crecimiento aéreo como anticipación a la manifestación de reducciones en la capacidad fotosintética de las hojas (Tumer y Begg, citados por Colabelli et al., 1998) determinando un incremento de asimilados disponibles, que son utilizados en esta situación en mayor proporción para el crecimiento radical (Passioura, citado por Colabelli et al., 1998).

### 2.5.4 Nitrógeno

La aplicación de nitrógeno tiende a mejorar la producción y calidad del forraje (Ayala y Carámbula, Heady y Child, Bemhaja et al., citados por Berretta et al., 1998a), especialmente de las gramíneas. El agregado de nitrógeno y fósforo conjuntamente, es más eficiente que la aplicación de ambos elementos por separado (Stoddart et al., citados por Berretta et al., 1998a). Dicho nutriente (nitrógeno) participa en funciones vitales en el metabolismo y crecimiento, como componente de la molécula de clorofila,

aminoácidos y enzimas, actuando sobre el proceso de utilización de carbohidratos, el desarrollo y la actividad radical, y la absorción de otros nutrientes (Olson y Kurtz, citados por Iurato y Rodríguez, 2002); promoviendo además, el crecimiento mediante una mayor síntesis proteica utilizando los carbohidratos producidos por la fotosíntesis (Holmes, Robson y Parsons, Woledge y Pearse, Gastal y Lemaire, Mazzanti, Belanger et al., citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

Con respecto al fósforo, es importante en el establecimiento de una pastura nueva debido a su influencia en el desarrollo inicial de la planta, principalmente en el macollamiento y en el crecimiento de las raíces (Werner, citado por Do Nascimento et al., 2002). El efecto del potasio sobre las características morfogénicas es poco pronunciado, no encontrándose efecto de la fertilización potásica en la tasa de aparición foliar y en el filocrón durante primavera y verano (Ferragine et al., citados por Do Nascimento et al., 2002).

La respuesta positiva al nitrógeno es un reflejo del efecto sobre el crecimiento de la pastura, alterando la estructura de la misma, con un aumento en la densidad del horizonte de cosecha, entendiéndose como “densidad del horizonte de cosecha” a la relación entre materia seca y altura de las pasturas (Correa et al., 2006).

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

La literatura es coincidente en que una de las principales razones que limitan la expresión del potencial de producción de forraje de las pasturas en regiones templado-húmedas, es la insuficiente oferta de N durante fines de invierno y comienzo de primavera (Gastal y Lemaire, Gastal, Belanger y Lemaire, citados por Fernández Grecco y Agnusdei, 2004), el principal efecto de esta carencia es reducir el área fotosintetizante y por ende la captura de radiación incidente.

En condiciones controladas de temperatura y radiación, una disponibilidad limitada de N conduce a un aumento de la proporción de asimilados exportados hacia las raíces en comparación con la parte aérea (Robson y Parsons, Jarvis y Macduff, Belanger et al., citados por Rodríguez Palma, 1998), esto implicaría un equilibrio funcional entre las raíces y la parte aérea y sus respectivas actividades, evidenciando que la tasa de asimilación de carbono sería proporcional a la tasa de absorción de nitrógeno y que la planta alcanza este equilibrio ajustando las dimensiones relativas de la biomasa de raíces y parte aérea (Belanger et al., citados por Rodríguez Palma, 1998). Una limitación de la

asimilación de carbono y reducción del crecimiento del aparato foliar y de la capacidad de fijación de dióxido de carbono, dejaría disponible para el crecimiento de las raíces el carbono no utilizado por la parte aérea, explicando así su mayor crecimiento relativo en condiciones deficientes de nitrógeno (Gastal y Saugier, citados por Rodríguez Palma, 1998).

En condiciones de corte la respuesta global del crecimiento de forraje en especies de áreas templadas a la fertilización nitrogenada se explicaría en alta proporción (60 a 70%) por el incremento del área foliar (longitud de hojas y pseudotallos) y la consiguiente mayor cantidad de energía fotosintéticamente activa que interceptan los cultivos no carenciados en comparación con los carenciados. La restante proporción (30 a 40%) se debería a los efectos sobre la capacidad fotosintética por unidad de área foliar y la acción que ejerce sobre la mayor proporción de asimilados que se destinan al crecimiento de órganos aéreos en comparación con los subterráneos (Gastal y Lemaire, Belanger, citados por Rodríguez Palma 1998, Agnusdei et al., citados por Fernández Grecco 2001).

Según Mazzanti et al. (1994), en situación de pastoreo la acumulación de forraje distinta entre diferentes niveles de fertilización nitrogenada, podría atribuirse primariamente a una mayor densidad de macollos, parcialmente explicado por un efecto directo del N sobre la activación de los meristemas potencialmente productores de nuevos individuos (Whitehead, citado por Iurato y Rodríguez, 2002). Por otro lado Gastal et al., citados por Fernández Grecco (2001), afirman que los distintos niveles de fertilización nitrogenada podrían haber generado diferente longitud foliar obteniéndose así capacidades diferenciales para captar una mayor energía lumínica con el consiguiente aumento en la producción de forraje (Gastal y Lemaire, Mazzanti et al., citados por Fernández Grecco, 2001).

Bajo pastoreo, cuando se comparan las respuestas al nitrógeno bajo IAF similares, se ha observado que la constante defoliación limita las diferencias de evolución del área foliar en función del agregado de nitrógeno. En estas condiciones el aumento en la densidad de individuos fue el principal componente de respuesta (Mazzanti et al. 1994, Rodríguez Palma 1998).

Por otra parte, García y Mazzanti, citados por Iurato y Rodríguez (2002), plantean que el mayor impacto del nitrógeno sobre el crecimiento de gramíneas de clima templado está dado por un aumento en el IAF, a través de un incremento en la tasa de elongación foliar (principal componente de la respuesta al nitrógeno en primavera) y en la tasa de macollaje (principal componente de la respuesta al nitrógeno en otoño).

El agregado de nitrógeno aumenta la tasa de respiración, como consecuencia del aumento en la biomasa aérea acumulada y en la tasa respiratoria por unidad de peso seco (Robson y Parsons, Gastal y Saugier, citados por Rodríguez Palma, 1998). De los

componentes funcionales en que se categoriza las pérdidas por respiración (respiración de síntesis y respiración de mantenimiento de los tejidos maduros), este último es afectado por la concentración de nitrógeno en los tejidos de la planta (Robson et al., citados por Rodríguez Palma, 1998). Una deficiencia en este nutriente disminuye en mayor grado la fotosíntesis de la canopia que la tasa respiratoria (Belanger et al., citados por Rodríguez Palma, 1998).

El conjunto de efectos del nitrógeno sobre variables morfogénicas y estructurales, determinan una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Pasturas creciendo en condiciones de escasez naturales de este mineral, generalmente alcanzan menor expansión foliar y crecimiento aéreo, en comparación con pasturas no limitadas (Colabelli et al., 1998).

Las variables estructurales que se modifican por el agregado de nitrógeno son: tamaño final de las hojas (largo, ancho medio, espesor y peso de lámina), largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos (Ryle, Wilman y Mohamed, Nelson y Zarrouh, Wilman y Pearce, Laidlaw y Steen, Mazzanti et al., Whitehead, Marino, Marino et al., citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

La elongación foliar es la actividad meristemática que demanda prioritariamente elementos minerales, y su disponibilidad proviene del consumo directo a partir del suelo o de la translocación de los tejidos senescentes. La tasa de elongación foliar en gramíneas forrajeras es la componente más importante en la determinación del crecimiento aéreo, y en comparación a los demás componentes del crecimiento, es la que mayor sensibilidad muestra a diferentes niveles de nutrición con nitrógeno (Gastal y Lemaire, Gastal et al., citados por Colabelli et al., 1998).

En general la bibliografía concerniente al efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición foliar (TAH), muestra la ausencia de efectos significativos para gramíneas forrajeras adaptadas a regiones templado-húmedas (Wilman y Wright, citados por Colabelli et al., 1998). Esta relativa independencia podría ser explicada en función de que la translocación y utilización de asimilados es prioritaria para la producción de hojas en comparación con otros órganos de la planta. Sin embargo, en situaciones de carencias marcadas de este mineral, puede manifestarse un efecto positivo significativo (Marino, citado por Colabelli et al., 1998). Cabe mencionar que hay autores que indican que el nitrógeno aumenta la tasa de aparición foliar (Davies, Wilman y Mohamed, Thomas, Longneejer y Robson, Marino, citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

En las gramíneas forrajeras templadas, un macollo adulto es capaz de sostener alrededor de tres hojas vivas. Sin embargo, en condiciones de deficiencias severas de nitrógeno se han encontrado reducciones en el número de hojas vivas por macollo, probablemente por la acción de un programa de senescencia que determina una redistribución del nitrógeno hacia órganos prioritarios (Thomas y Stoddart, citados por

Colabelli et al., 1998). Asimismo, Langer y Whitehead, citados por Colabelli et al. (1998), han demostrado que el macollaje es fuertemente estimulado por el aumento de la nutrición nitrogenada, disminuyendo en pasturas densas que provocan un sombreado en los estratos inferiores con la consiguiente disminución de la calidad de la luz que allí llega; en estos casos la luz se convierte en el factor limitante de mayor importancia en la producción de nuevos macollos (Whitehead, Simon y Lemaire, Deregibus y Sánchez, citados por Colabelli et al., 1998).

Por otro lado, en condiciones de alta densidad de individuos, la competencia por asimilados determina el desarrollo de meristemas situados en posiciones preferenciales. Sin embargo, cuando los macollos son pequeños o se sitúan a niveles jerárquicos desventajosos, se produce la muerte de los mismos (Ong et al., citados por Colabelli et al., 1998). En general la nutrición nitrogenada favorece la producción de nuevos macollos, sin embargo la importancia de la respuesta es fuertemente controlada por los factores asociados a la cubierta vegetal (densidad de macollos, genotipo, índice de área foliar, etc.) y al ambiente (temperatura, agua, radiación, etc., Colabelli et al., 1998).

Los cambios metabólicos involucrados en el proceso de senescencia foliar se encuentran controlados genéticamente, pese a esto, el tiempo de senescencia y su tasa de progreso están influidos entre otros factores por el suministro de nutrientes (Whitehead, citado por Iurato y Rodríguez, 2002). Se ha encontrado que la senescencia foliar se ve retardada durante las primeras semanas post-aplicación de nitrógeno, pero que luego acelera (Wilman y Mares Martins, Pearse y Wilman, citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

En gramíneas templadas fertilizadas con nitrógeno bajo situaciones de corte, se han observado aumentos en el número de hojas que mueren por macollo por semana (Wilman y Mohamed, Pearse y Wilman, citados por Iurato y Rodríguez, 2002) y reducción de la longevidad de las hojas (Davies, citado por Iurato y Rodríguez, 2002). Pero en pasturas simples en situaciones de pastoreo continuo, manteniendo un IAF similar entre tratamientos de fertilización nitrogenada mediante el manejo de la carga, la mayor parte del crecimiento adicional por efecto del nitrógeno es consumido por los animales, determinando reducciones en las pérdidas por senescencia (Laidlaw y Steen, Mazzanti, citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

La precocidad en la producción de forraje en respuesta a la fertilización con nitrógeno, también es un hecho importante a destacar, comprobándose anticipaciones de entre 22 a 29 días en la producción de forraje en tratamientos fertilizados cuando se los compara con los testigos sin fertilizar (Fernández Grecco et al., Marino, Mazzanti et al., citados por Fernández Grecco, 2001).

Campos nativos fertilizados con nitrógeno y sin carencias de otros factores determinantes en la producción de pasturas (fósforo, agua, etc.), soportarían cargas de ganado de entre dos (Correa et al., 2006) y tres veces y media (Boggiano et al., citados por Correa et al., 2006) mayores que campos nativos sin fertilizar, suponiendo dosis de N de 200 Kg/ha, dejando en evidencia el impacto positivo del nitrógeno en la tasa de crecimiento de las pasturas (Fernández Grecco, 2001). A pesar de que dichos resultados fueron obtenidos en otros países (aunque de la misma región), estos sirven a la hora de mostrar el impacto que la fertilización nitrogenada podría tener en los campos nativos. Dichos resultados indicarían que las inversiones en pasturas naturales en términos de fertilización, son biológica y económicamente viables, independientemente de la dosis de nitrógeno, hasta los 200 Kg N/ha (Correa et al., 2006).

Kirkham y Wilkins, Oyhamburu et al., citados por Fernández Grecco y Agnusdei (2004), en pastizales húmedos del Reino Unido y pastizales de la Pampa Deprimida respectivamente, encontraron que a pesar de la amplia diversidad florística, la respuesta al nitrógeno se restringe a unas pocas especies, destacándose las anuales respecto de las perennes, con una contribución de más del 80% de la acumulación de forraje.

También se han registrado cambios en la composición botánica consistentes en un incremento de la frecuencia de las especies invernales (Berretta et al., 1998a). Éstos están relacionados con la época de aplicación de los fertilizantes, particularmente con la de comienzos del otoño; con la aplicación al final del invierno se estaría estimulando la floración y semillazón de las especies invernales.

Las especies indígenas generalmente muestran una menor respuesta del crecimiento a niveles moderados a altos de fertilización nitrogenada (180 a 500 Kg N.ha<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>) respecto a las especies cultivadas, pero a bajas tasas de fertilización (60 a 70 Kg N.ha<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup>) muchas veces producen rendimientos superiores a los encontrados en las especies cultivadas (Frame, Whitehead, citados por Rodríguez Palma, 1998). En pasturas naturales se han observado reducciones en la proporción de gramíneas poco productivas, leguminosas y dicotiledóneas no leguminosas como respuesta a la fertilización nitrogenada (Sandford, Whitehead, citados por Rodríguez Palma, 1998).

El efecto del nitrógeno en la calidad de la pastura es complejo y variable y su beneficio sólo será evidenciado si ocurriera un estímulo al crecimiento de nuevos tejidos, que contengan alto contenido de proteína bruta (PB) y bajo contenido de lignina y pared celular (Ford y Williams, citados por Correa et al., 2006), así mismo el fraccionamiento en el agregado del nutriente aumenta la producción de forraje y diluye su efecto sobre la composición química del mismo (Correa et al., 2006).

## 2.6 FLUJOS DE MATERIA ORGÁNICA AÉREA Y SU INTERACCIÓN CON EL MANEJO DEL PASTOREO

El dinamismo que poseen las cubiertas vegetales determina el flujo de tejidos a través de los procesos de crecimiento, muerte y descomposición (Hodgson, Parsons, citados por Rodríguez Palma, 1998). En ausencia de pastoreo, la acumulación neta de biomasa queda determinada por los procesos de crecimiento y muerte de tejidos; bajo pastoreo dicha variable representa el balance entre crecimiento, muerte y consumo de forraje (Birchman y Hodgson 1983, Hodgson et al., citados por Rodríguez Palma 1998).

Mediante el manejo del pastoreo se puede lograr una condición de equilibrio de la cubierta vegetal, determinando que la acumulación neta de forraje verde, resultante del balance entre crecimiento y senescencia sea próxima a cero, la que quedaría disponible para ser utilizado por el animal (Hodgson et al., Birchman y Hodgson, Mazzanti, citados por Rodríguez Palma, 1998).

En pasturas mantenidas bajo carga continua existe un “mecanismo homeostático” por medio del cual cambios compensatorios en la densidad de macollos y en el flujo de tejidos de macollos individuales interaccionan para mantener relativamente constante la tasa de producción neta de forraje en un rango relativamente amplio de IAF y de biomasa (Birchman y Hodgson, citados por Rodríguez Palma 1998, Brougham, citado por Do Nascimento 2002).

La producción y senescencia de tejidos son procesos fisiológicamente programados y bien ajustados, de manera que la tasa de producción neta máxima de forraje ocurrirá en niveles de IAF y altura del dosel, bastante menores que los que hacen máxima la tasa de crecimiento (Hodgson, citado por Do Nascimento, 2002).

Parsons et al., citados por Do Nascimento et al. (2002), estudiaron el flujo de tejidos en pasturas de raigrás perenne (*Lolium perenne*) mantenida bajo carga continua, variando las intensidades de pastoreo. Observaron que bajo carga continua y con mayor presión de pastoreo, mayor proporción del forraje producido era consumido, resultando en menores pérdidas de tejidos por senescencia y muerte, obteniendo así una mayor eficiencia del forraje producido (mayor índice de cosecha). También evidenciaron lo que ellos llamarían “limitación fisiológica de la producción bajo carga continua”, que es la imposibilidad de asociar la mayor fotosíntesis bruta con la mayor producción de forraje, bajo carga continua y con intensidad de pastoreo leve. O sea que bajo carga continua, el máximo consumo de forraje por hectárea es obtenido en situaciones en las cuales el IAF es mantenido en niveles sustancialmente inferiores al óptimo, en términos fotosintéticos. De esto se desprende que en pastoreos mantenidos bajo carga continua no es posible maximizar, al mismo tiempo, la producción de forraje y el consumo de forraje por hectárea, de la misma manera que no es posible maximizar al mismo tiempo, desempeño animal individual y producción animal por área.

Parsons et al., citados por Rodríguez Palma (1998), observaron en raigrás perenne (*Lolium perenne*) en pastoreo continuo, que a valores muy bajos de IAF (menores a 1) existe insuficiente asimilación de carbono, determinando una reducción en la producción por macollos acompañada por una disminución en la densidad poblacional de macollos, afectando negativamente la tasa de crecimiento de forraje (Birchman y Hodgson, citados por Rodríguez Palma, 1998). Por otro lado, con valores de IAF superiores a 5, se reduce marcadamente la población de macollos (Birchman y Hodgson, King et al., citados por Rodríguez Palma, 1998) como consecuencia de la falta de estímulo de los sitios potencialmente productores de macollos, resultado de una disminución en la cantidad y calidad de la luz que llega a la base de la canopia (Casal et al., Deregibus et al., citados por Rodríguez Palma, 1998), así como también se produce la muerte de los macollos más jóvenes y pequeños como consecuencia de la falta de carbono (Lemaire, citado por Peirano y Rodríguez, 2004).

De esta manera en situaciones de pastoreo continuo, la tasa de crecimiento neto de pasturas de raigrás perenne (*Lolium perenne*) se estabiliza en IAF inferiores al valor crítico, manteniéndose relativamente constante en un rango de IAF de 2 a 4.5 y alturas de la cubierta de 2.5 a 6 cm (Birchman y Hodgson, Grant et al., Grant y King, Binnie y Chestnutt, citados por Rodríguez Palma, 1998), logrando así dentro de éste rango, una población de macollos jóvenes de hábito de crecimiento más postrado con una disposición horizontal de las hojas y un incremento de la proporción de tejido inmaduro respecto al maduro (Hodgson y Maxwell, Hodgson, citados por Rodríguez Palma, 1998). Por otro lado, para pasturas defoliadas intermitentemente la densidad de macollos aumenta hasta alcanzar un IAF de 3 a 4 y luego comienza a disminuir (Lemaire y Chapman, 1996).

La principal causa de muerte de macollos es la remoción de los ápices por los animales en pastoreo, éste hecho es particularmente importante en pasturas en estado reproductivo, debido a la elongación de los entrenudos de los tallos y a la consecuente elevación de los ápices al horizonte de pastoreo, aunque en algunas especies las defoliaciones aliviadas también provocan extensiones de los entrenudos basales con las mismas consecuencias para los ápices (Lemaire y Chapman, 1996).

Según Humphreys, citado por Do Nascimento et al. (2002), la adopción de métodos de pastoreo que tengan como objetivo minimizar la senescencia y aumentar el aprovechamiento del forraje producido, con mayor valor nutritivo, enfrenta el problema de la estacionalidad en la producción de forraje. La alternativa es manejar las pasturas como recurso alimenticio “básico” con altos niveles de utilización, y proveer fuentes alternativas de alimentos para atenuar la estacionalidad del aporte de forraje por esas pasturas.

Es esencial que sean considerados varios niveles jerárquicos (macollos, plantas, población o comunidad) en la evaluación de las respuestas de la vegetación al pastoreo para evitar conclusiones erróneas e incompletas (Briske, citado por Do Nascimento et al., 2002). Estudios realizados a nivel de planta únicamente, son tanto más apropiados cuanto menor es la diversidad de especies que componen la vegetación de la pastura (Do Nascimento et al., 2002).

En la alimentación animal solamente la fracción viva de la biomasa de la pastura debe ser considerada. Parte de la producción primaria, que puede ser efectivamente cosechada, depende principalmente de la vida media de las hojas, en relación al intervalo de defoliación establecido por el manejo. De esta manera, el manejo de la defoliación (frecuencia e intensidad) interacciona con la morfogénesis de la planta y con las características estructurales determinando así la producción cosechable (Chapman y Lemaire, citados por Do Nascimento et al., 2002).

La duración de vida de las hojas es el principal referente en la determinación del número máximo de hojas verdes por macollo. Es a partir de ésta o del número de hojas verdes y la tasa de aparición foliar, que se busca la mejor definición de descanso o reposo entre pastoreos (Do Nascimento et al., 2002).

Desde un punto de vista práctico, la característica más importante de las gramíneas forrajeras, en relación a su habilidad de soportar defoliaciones periódicas, es la localización de sus puntos de crecimiento debajo de la línea de defoliación, a excepción del período reproductivo (Davies, citado por Do Nascimento et al., 2002).

Parsons, citado por Do Nascimento et al. (2002), discutió los procesos fisiológicos en dos patrones de defoliación, pastoreo intermitente y continuo, demostrando que cuando la defoliación intermitente es severa, proporciones similares de producción bruta son cosechados en ambos sistemas, con clara indicación de que no existen ventajas obvias de un sistema sobre otro en esas condiciones.

Luego de una defoliación ocurren dos fases en la fisiología de la planta forrajera. La primera es un período transitorio durante el cual las reservas orgánicas previamente almacenadas son usadas para la rápida reposición de los tejidos cosechados. La segunda fase, comprende el reajuste de la actividad fisiológica, cuando las reservas orgánicas son progresivamente restauradas (Morvan-Bertrand et al., citados por Do Nascimento et al., 2002).

El rebrote de gramíneas luego de una defoliación severa es más dependiente, en magnitud y duración, de las reservas nitrogenadas que de los carbohidratos de reserva (Morvan-Bertrand et al., citados por Do Nascimento et al., 2002). Esto podría estar relacionado con la extensión del período de tiempo requerido para la restauración de la capacidad de absorción de nitrógeno, el cual depende del abastecimiento de carbono a

las raíces (Schnyder et al., citados por Do Nascimento et al., 2002). Esto no significa que los carbohidratos de reserva no sean importantes para el rebrote de plantas forrajeras, sino que, la contribución directa de estos carbohidratos para el crecimiento de hojas es pequeña y de corta duración, pero su contribución indirecta mediante abastecimiento de energía para la respiración de la parte aérea y mantenimiento de la integridad y funcionamiento de las raíces permitiendo la continuidad de absorción de agua y nutrientes luego de una defoliación, no puede ser menospreciada (Schnyder y Visser, citados por Do Nascimento et al., 2002).

#### 2.6.1 Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de materia orgánica aérea y la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje

La modificación frecuente de la carga animal y por ende, de la tasa de consumo de área foliar, permite caracterizar precisamente el estado de las cubiertas vegetales y realizar las comparaciones a similares estados de área foliar, con el fin de analizar el efecto de la fertilización nitrogenada sobre la producción y utilización de las pasturas bajo pastoreo continuo (Gordon, Hodgson, Large et al., citados por Rodríguez Palma, 1998). En éstas condiciones la constante defoliación limita las diferencias de evolución del área foliar en función de la fertilización nitrogenada, determinando que el principal componente que se modifica en respuesta al N sea la densidad de individuos (Mazzanti et al., 1994) y el tamaño de los mismos (Wilman y Wright, citados por Peirano y Rodríguez, 2004), modificando la estructura de la cubierta vegetal y cambiando la distribución horizontal de la biomasa aérea (Whitehead, citado por Rodríguez Palma, 1998), parámetros que pueden afectar el consumo de forraje por los animales (Hodgson, citado por Rodríguez Palma, 1998). La nutrición nitrogenada provocó aumentos en el número de macollos, la tasa de emergencia de nuevos macollos y la proporción de yemas que se desarrollan en macollos jóvenes (Wilman y Pearse, citados por Peirano y Rodríguez, 2004).

Reducciones en la fertilización nitrogenada tienen mayor efecto en la tasa de consumo que en la tasa de crecimiento del forraje, por esto la eficiencia de utilización bajo pastoreo continuo disminuye. Este es un efecto indirecto por la reducción de la carga a bajos niveles de nitrógeno, lo cual lleva a una baja frecuencia de defoliación de los macollos individuales (Mazzanti y Lemaire, 1994).

En cubiertas de festuca se ha observado que la mayor tasa de crecimiento de forraje consecuencia de la fertilización nitrogenada, permite aumentar considerablemente la capacidad de carga, para mantener similares estados de las pasturas entre distintos niveles de fertilización nitrogenada. Esto se refleja en diferentes tasas de defoliación de los individuos, con una mayor frecuencia de defoliación en los tratamientos no carenciados en nitrógeno (Mazzanti y Lemaire, 1994), determinando una

mayor eficiencia de utilización del crecimiento del forraje, y menores pérdidas por senescencia (Laidlaw y Steen, Mazzanti y Lemaire, citados por Rodríguez Palma, 1998).

La intensidad de defoliación es estimada por la relación entre la longitud de hoja removida por el animal para un evento de defoliación y la longitud de la hoja antes de ser defoliada, ésta es relativamente constante, aproximadamente un 50 a 55% de la longitud total de la hoja es removida en cada defoliación, siendo más probable la defoliación de las hojas más jóvenes (Lemaire y Chapman, 1996).

## 2.7 SÍNTESIS

Desde la introducción de la ganadería a comienzos del S. XVII, el tapiz natural del territorio que hoy corresponde a la República Oriental del Uruguay, ha sufrido una serie de cambios y modificaciones, las cuales son responsables en gran medida de la vegetación predominante hoy día y sus características taxonómicas (Rosengurtt 1980, Millot et al. 1987).

La tendencia evolutiva de las especies naturales en los últimos 400 años como respuesta al impacto que la ganadería le ha provocado mediante la defoliación, responde a estrategias y adaptaciones morfofisiológicas de éstas, promoviendo una presión de selección por alta tasa de renovación de la parte aérea (turnover), localización de las estructuras de perennización próximas al nivel del suelo y una gran proporción de biomasa y actividad debajo del suelo (Milchunas et al., citados por Da Silva y Do Nascimento, 2006), determinando la desaparición de especies incapaces de adaptarse al pastoreo y cambios en la proporción cuantitativa entre los espacios ocupados por las diferentes especies, lo cual, sumado a la aparición de especies que inmigraron, concuerda con el concepto de sucesión de Rosengurtt (1980), explicando la tendencia climácica que se ha registrado en las pasturas naturales del territorio, tendiendo a estructuras del tapiz diferentes del clímax, estableciéndose finalmente el estado de disclímax, como se lo encuentra actualmente en los campos vírgenes del Uruguay (Rosengurtt, 1980).

En pasturas vegetativas en las cuales sólo se producen hojas, la morfogénesis es función de la tasa de aparición foliar (TAF), la tasa de elongación foliar (TEF) y la vida media foliar (VMF); las cuales están genéticamente determinadas pero pueden modificarse por variaciones en la calidad y cantidad de luz, temperatura, estado hídrico y nutrición nitrogenada, entre otros factores (Lemaire y Chapman, 1996). Estos parámetros a su vez determinan los componentes de la estructura de la pastura como tamaño foliar maduro, número máximo de hojas verdes por macollo individual y número potencial de macollos (Chapman y Lemaire, 1993).

El manejo del pastoreo es el factor más importante al alcance del hombre para lograr una deseable integración del tapiz (Milot et al., 1987), actuando como modelador de las características estructurales de las plantas, mediante la modificación de características morfogénicas (Bradshaw, citado por Colabelli et al., 1998), determinando el comportamiento ingestivo de los animales en pastoreo (Colabelli et al., 1998).

La acumulación neta de biomasa bajo pastoreo queda determinada por el balance entre los procesos de crecimiento, muerte de tejidos y consumo de forraje (Birchman y Hodgson 1983, Hodgson et al., citados por Rodríguez Palma 1998).

La aplicación de nitrógeno (N) tiende a mejorar la producción y calidad del forraje (Berretta et al., 1998a), especialmente de las gramíneas. Además si se aplica hacia comienzos del otoño puede estimular el rebrote y crecimiento de las especies invernales y alargar el período vegetativo de las especies estivales, antes del descenso de las temperaturas. Por otra parte, la fertilización de fines de invierno seguiría estimulando a las especies invernales y ayudaría al rebrote más temprano de las especies estivales. Por lo tanto, el rebrote más temprano de ambos tipos de especies y el alargamiento del ciclo de las estivales, tendería a reducir el período de escaso crecimiento invernal (Berretta et al., 1998a).

El conjunto de efectos del nitrógeno sobre variables morfogénicas y estructurales, determinan una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF (Colabelli et al., 1998). Modificándose: tamaño final de las hojas (largo, ancho medio, espesor y peso de lámina), largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos (Ryle, Wilman y Mohamed, Nelson y Zarrouh, Wilman y Pearce, Laidlaw y Steen, Mazzanti et al., Whitehead, Marino, Marino et al., citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

Los reportes del efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición foliar han sido conflictivos, desde algunos que muestran la ausencia de efectos significativos para gramíneas forrajeras adaptadas a regiones templado-húmedas (Wilman y Wright, citados por Colabelli et al., 1998), hasta otros que indican que el nitrógeno aumenta la TAF (Davies, Wilman y Mohamed, Thomas, Longneejer y Robson, Marino, citados por Iurato y Rodríguez, 2002).

Campos nativos fertilizados con nitrógeno y sin carencias de otros factores determinantes en la producción de pasturas (fósforo, agua, etc.), soportarían cargas de ganado de entre dos (Correa et al., 2006) y tres veces y media (Boggiano et al., citados por Correa et al., 2006) superiores a campos nativos sin fertilizar, suponiendo dosis de nitrógeno de 200 Kg/ha, indicando que las inversiones en pasturas naturales en términos de fertilización, son biológica y económicamente viables, independientemente de la dosis de nitrógeno, hasta los 200 Kg N/ha (Correa et al., 2006).

En la medida en que la frecuencia de defoliación se ajuste a la dinámica del recambio foliar de la pastura (o de una especie en particular) en respuesta a diferentes manejos o agregados de nutrientes (nitrógeno), el sincronismo entre los procesos de producción y consumo de material vegetal tenderá a optimizar la dinámica de acumulación y de defoliación de forraje, controlando las pérdidas por senescencia y favoreciendo el desarrollo de pasturas productivas y persistentes (Colabelli et al., 1998).

## 2.8 HIPÓTESIS

- En una pastura natural mantenida a un nivel relativamente estable de altura de la cubierta mediante pastoreo con carga animal variable la fertilización nitrogenada realizada en otoño-invierno incrementará el crecimiento de forraje en el período estival, principalmente por su efecto en la densidad de individuos de las especies de ciclo primavero-estivo-otoñal y en menor magnitud por el efecto en la expansión de tejido foliar por individuo de estas gramíneas.
- Este aumento permitirá incrementar la carga animal, lo que modificará principalmente la frecuencia de la defoliación, resultando en un aumento de la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje y de los niveles de productividad secundaria.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

##### 3.1.1 Localización

El trabajo se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS), en el potrero No. 46. La misma se encuentra sobre la ruta 31, en el kilómetro 21 con 500 metros, a 31° 25' de latitud Sur y 57° 55' de longitud Oeste.

El sitio experimental ocupó un área de 8 hectáreas, divididas en cuatro parcelas con una superficie promedio de 2 hectáreas cada una.

El área experimental fue parte de un proyecto instalado en dicha Estación Experimental, denominado “Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos”.

##### 3.1.2 Suelos

El sitio experimental se encuentra en una zona de contacto entre las formaciones Arapey y Fray Bentos. La primera está integrada por una sucesión de derrames basálticos con delgados niveles de areniscas eólicas interestratificadas, y la segunda es un loess- limo- arenoso sin estratificar, de color rosado a pardo claro dependiendo el mismo del nivel de carbonato de calcio que contenga. Localmente, la calcificación ha sido tan intensa que se forma un nivel calcáreo muy resistente (Bossi, 1966).

Los suelos encontrados en el relevamiento en orden de predominancia son Brunosoles eutrícos y Litosoles (Peirano y Rodríguez, 2004). A continuación se presentan perfiles tipo representativos de cada grupo de suelo de la unidad Queguay chico formación Arapey.

Cuadro No. 1. Perfil de Litosol

<b>Horizonte</b>	<b>Características</b>
<b>Au<sub>1</sub> (0-15 cm)</b>	Franco arcillo limoso, pardo, con gravas.
<b>R (+ 15 cm)</b>	Basalto consolidado.

Fuente: adaptado de Peirano y Rodríguez (2004).

Cuadro No. 2. Perfil de Brunosol

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

Fuente: adaptado de Peirano y Rodríguez (2004).

Los Brunosoles se caracterizan por su color oscuro, alto contenido de materia orgánica, elevada saturación de bases, texturas medias o algo pesadas, de drenaje bueno a moderadamente bueno. En cuanto a los Litosoles, los mismos pueden presentar color pardo, pardo- grisáceo o pardo- rojizo, aunque en el área basáltica son frecuentes los de color negro; la textura varía desde muy liviana hasta arcillo- limosa, con relación al material generador.

### 3.1.3 Material vegetal

Durante once años se realizó fertilización en el periodo otoñal con binario que aportó entre 24-46 unidades de P/ha, completando con urea hasta 50 unidades de N/ha y fertilizaciones de fin de invierno de 50 unidades/ha/año con urea.

La vegetación presente en el sitio experimental se corresponde a una pastura típica desarrollada sobre suelos fértiles de Basalto profundo, pero con una mayor participación de gramíneas invernales, producto de la fertilización nitrógeno- fosfatada durante once años y del manejo del pastoreo anterior (carga variable con pastoreo alterno durante los primeros cinco años y posteriormente con pastoreo continuo durante seis años).

### 3.1.4 Condiciones climáticas

En el anexo No. 1 se puede observar la comparación entre las temperaturas medias mensuales y precipitaciones acumuladas mensuales ocurridas en los meses de febrero, marzo y abril del 2012 con los datos promedios de la serie histórica 1961-1990 de la MDN. DNM (1996) para dichos meses.

La temperatura media del aire, las precipitaciones acumuladas y el número de ocurrencia de heladas registradas en el observatorio agrometeorológico de la EEFAS durante el período experimental (24/02/2012 al 17/04/2012) se detallan en el siguiente cuadro.

Cuadro No. 3. Temperatura media del aire (°C), precipitaciones acumuladas (mm) y número de ocurrencia de heladas durante el experimento.

Mes	Temperatura (°C)	Precipitaciones (mm)	No. de heladas (*)
febrero	25,1	390,6	0
marzo	22,4	48,3	0
abril	19,0	56,6	3
promedio	22,2	165,2	--

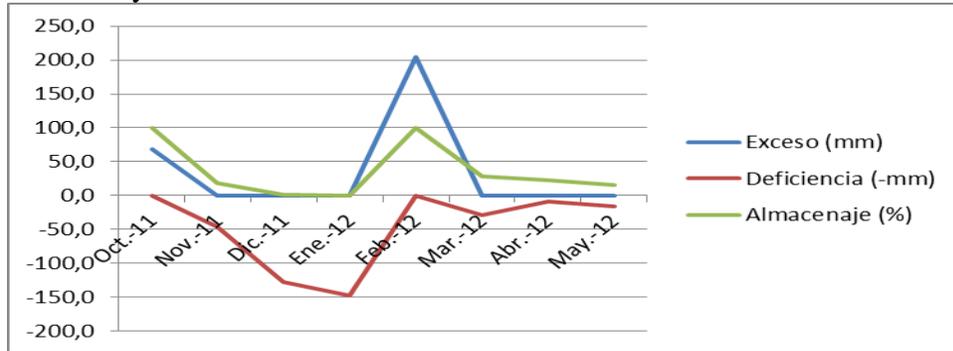
(\*) Heladas agrometeorológicas (a 0,05m del suelo)

Los datos meteorológicos diarios se presentan en el anexo No. 2, corresponden a las temperaturas medias y precipitaciones acumuladas ocurridas durante el período de trabajo a campo.

Las temperaturas medias mensuales ocurridas en el año 2012 durante el período experimental en comparación con las de la serie histórica 1961-1990, fueron superiores en los tres meses, febrero (25,1°C vs 23,9°C), marzo (22,4°C vs 21,6°C) y abril (19°C vs 18,1°C), respectivamente. En cuanto a las precipitaciones se observa que fueron casi tres veces superiores a la media histórica en el mes de febrero del 2012 (390,6 mm vs 132 mm), mientras que en los meses de marzo y abril estuvieron por debajo de la media histórica en un 68,4% y 54,7% respectivamente.

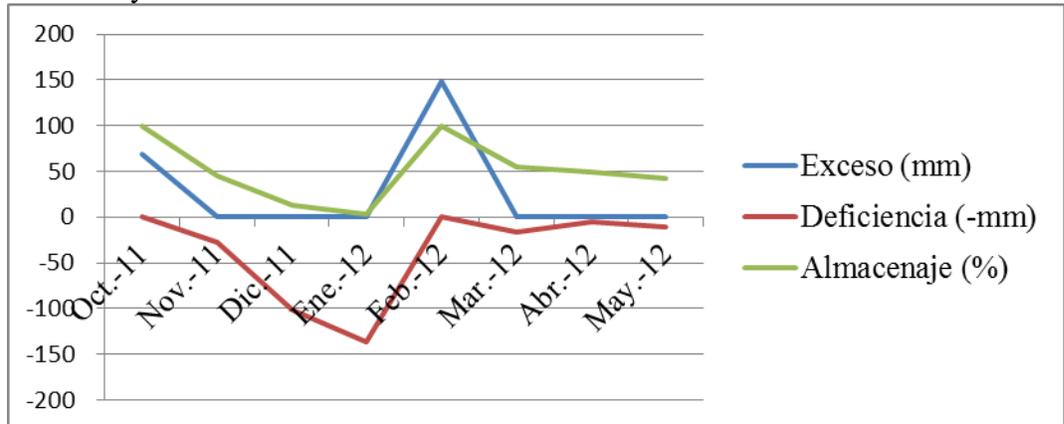
En la siguiente gráfica se presenta el balance hídrico para los tipos de suelos encontrados en el relevamiento de suelos efectuado por Peirano y Rodríguez (2004), Litosoles y Brunosoles, respectivamente. Se toma en cuenta un período anterior al comienzo de mediciones detalladas con el fin de contar con una visión más amplia de lo ocurrido que permita una mayor comprensión de la dinámica del agua en el suelo. Se tomó una lámina de 112,5 mm para el Brunosol y 53 mm en el Litosol negro.

Gráfica No. 1. Balance hídrico para un suelo Litosol durante el período octubre 2011 a mayo 2012.



Para el suelo Litosol, en el periodo mencionado, se observa que comienza el periodo con un 100% de almacenaje de agua, en los siguientes meses se observa aumento de deficiencias hasta mediados de enero 2012, a partir de entonces el balance es positivo nuevamente hasta mitad de febrero, donde comienzan a aumentar las deficiencias hídricas hasta el final del periodo.

Gráfica No. 2. Balance hídrico para un suelo Brunosol durante el período octubre 2011 a mayo 2012.



En el suelo Brunosol, el almacenaje se mantuvo 100% hasta octubre 2011, se redujo a 46% en noviembre, 13% en diciembre y 4% en enero 2012. En Febrero se logra el 100% de almacenaje luego se reduce a valores cercanos a 42-45% de almacenaje hasta mayo.

### 3.1.5 Animales

Se utilizaron vaquillonas de la raza Hereford procedentes de la EEFAS, que al inicio del experimento, el 6 de mayo del 2011, tenían entre 7 y 9 meses de edad y un peso vivo promedio de  $162,21 \pm 4,634$  kg, las que fueron identificadas individualmente mediante caravanas. La selección de las mismas se realizó por rango de pesos, constatándose a su vez que las seleccionadas se encontraran libres de defectos. Los animales fueron asignados al azar a los dos tratamientos previa estratificación por peso vivo, a razón de dos vaquillonas fijas por parcela.

En todos los animales se realizaron tratamientos sanitarios contra parásitos internos y externos cuando correspondía (anexo No. 3).

## 3.2 TRATAMIENTOS Y PERÍODO EXPERIMENTAL

El enfoque metodológico se basó en el análisis del efecto del nitrógeno sobre la morfogénesis de hojas y el estudio de la dinámica de los flujos de tejido foliar en dos especies de gramíneas estivales, *Paspalum notatum* (Fluggé) y *Coelorhachis selloana* (Hackel), bajo pastoreo de vacunos.

En base a un diseño de parcelas completamente aleatorizado con dos repeticiones en el espacio, se compararon dos niveles de fertilización nitrogenada: 0 y 50 kg/ha de N (denominados N0 y N50, respectivamente). Este experimento está comprendido dentro de una evaluación de 100 unidades de N/ha/año que se viene desarrollando en el mismo potrero por 9 años. En el 2011, la fertilización de otoño se realizó el 3 de mayo del 2011 y se aplicaron 80 kg/ha de un fertilizante de formulación (N-P-K) 20-40/40-0, más 80 kg/ha de urea; la fertilización de fines de invierno se realizó el 23 de agosto del 2011 y se aplicaron 110 kg/ha de urea. En resumen, en el transcurso del año 2011 fueron aplicadas 32 unidades de P/ha y 103 unidades de N/ha.

Se realizó un período experimental de mediciones detalladas durante el período de fines de verano a principios de otoño del año 2012, comprendido entre el 24 de febrero y el 17 de abril del 2012, abarcando 54 días de duración.

## 3.3 CONDUCCIÓN DEL PASTOREO

Se implementó un sistema de carga animal variable con ingreso y salida de animales “volantes” (método “put and take”, Mott y Lucas, 1952), para tratar de mantener un rango de altura de la cubierta de entre 6 a 13 centímetros, de manera estable y similar entre tratamientos. Se realizaron mediciones de altura que sirvieron para el ajuste periódico de la carga animal, para así lograr mantener a la pastura dentro del

rango de altura preestablecido. Se inició con dos animales fijos por parcela y un número de animales “volantes” que varían en función de la evolución de la altura de la pastura.

### 3.4 MEDICIONES GENERALES

#### 3.4.1 Crecimiento

Se midió el crecimiento del forraje a intervalos de 45 días utilizando jaulas de exclusión del pastoreo, a razón de tres jaulas por parcela (6 jaulas por tratamiento). En cada jaula se realizó corte a 1 cm sobre nivel del suelo y se deja acumular el forraje en 45 días, cortando en cada jaula con tijera de aro a 1 cm del suelo 4 rectángulos de 20 por 50 centímetros. El material fue pesado fresco (verde), secado hasta llegar a la condición de peso constante a 60° y luego pesado seco, para determinar las tasas de crecimiento en kg/ha/día de materia seca.

#### 3.4.2 Altura de la cubierta

Semanalmente se determinó la altura de la pastura realizando 50 determinaciones por repetición utilizando un bastón graduado cada 0,5 cm, sobre la cual se desplaza manualmente una ventana de 1 por 1 cm en sentido vertical, hasta alcanzar el primer toque con tejido verde de la pastura sin disturbar (Barthram, 1986).

#### 3.4.3 Relación entre altura y disponibilidad de forraje

Al inicio del verano, el 20 de diciembre del 2011, se realizó una determinación simultánea de altura y disponibilidad forrajera (biomasa aérea) para determinar la asociación de regresión entre ambas variables. A partir de ésta regresión se estimó la disponibilidad de biomasa entre dos mediciones sucesivas de altura del forraje disponible.

### 3.5 MEDICIONES DETALLADAS EN LA PASTURA

Las determinaciones de flujos de tejidos y de las principales variables morfogénicas se realizaron en las dos especies estivales de mayor aporte específico a la biomasa: *Coelorhachis selloana* y *Paspalum notatum*. La elección de las mismas se realizó previo al inicio del experimento, mediante muestreo del tapiz, el cual consistió en el estudio de la composición botánica y de la contribución específica de las especies. Las especies en cuestión, ocuparon los primeros lugares en las transectas (primer y segundo lugar) y predominaron dentro de las especies estivales en la generalidad de las parcelas experimentales.

En cada repetición se marcaron al azar tres transectas de aproximadamente 3 metros de longitud por cada especie (6 transectas por repetición). Dentro de ellas se individualizaron y marcaron con un anillo de cable coloreado que se sujetó al suelo con un clavo, 10 individuos de la especie correspondiente. En el experimento se trabajó con 120 individuos totales por cada especie. En situaciones de desmarcación de individuos o remoción total por efecto del pastoreo, se remarcaba otro individuo próximo en el cual se continuaban las mediciones.

Durante un período de 54 días con una frecuencia bisemanal en cada macollo se midió el largo de la lámina verde de cada hoja, desde la lígula hasta la punta de la lámina o el límite del área senescente (Arosteguy 1982, Davies 1993), y se registró la aparición de hojas y macollos. Se usaron códigos según el estado en el que se encontraba la hoja: elongando, madura, consumida o redefoliada.

### 3.6 MEDICIONES EN EL LABORATORIO

Se realizaron determinaciones complementarias conducentes a estimar el flujo de crecimiento de forraje en términos de kg/ha/día de materia seca (Arosteguy 1982, Mazzanti y Lemaire 1994).

Mediante muestreo destructivo se cosecharon individuos de cada especie en las parcelas experimentales, con el fin de disponer de suficiente material vegetativo representativo del tapiz para realizar las siguientes determinaciones.

Clasificación por tamaño: parte de los individuos colectados se clasificaron según tamaño (chico, mediano o grande), en los que se determinó proporción de cada tipo y peso seco promedio del macollo.

Ancho foliar: se midió el ancho foliar en láminas maduras en su parte media (ancho máximo) para determinar el ancho promedio.

Relación longitud/peso de láminas: en el restante material colectado, se clasificaron las hojas de los individuos en: hojas elongando y hojas maduras, las cuales se alinearon consecutivamente una detrás de la otra sobre una longitud de 15 y 20 metros, respectivamente. Luego se determinó el peso seco de las hojas en dichas longitudes para así poder calcular el peso seco en miligramos por milímetro de lámina verde en hojas maduras y en elongación.

A mitad del período experimental, en la fecha 04/04/12 se extrajeron 8 panes de suelo de 20 por 20 cm por cada repetición (32 panes totales), en los cuales se determinó la densidad y el peso seco promedio en miligramos por macollo para los siguientes componentes: *Coelorhachis selloana* (chico, mediano, grande), *Paspalum*

*notatum* (chico, mediano, grande), otras gramíneas estivales, gramíneas invernales, leguminosas, graminoides y malezas.

### 3.7 MEDICIONES EN LOS ANIMALES

Los animales fijos se pesaron cada 20-25 días durante el período experimental, sin desbaste previo, utilizando una balanza con precisión de 0,5 Kg, mientras que el peso de los animales “volantes” se registró a la entrada y salida de las parcelas a fin de estimar la capacidad de carga animal (kg/ha de PV y animales/ha) de cada tratamiento (anexo No. 4)

Mediante regresión lineal de la evolución de peso de los animales fijos durante el período de estudio (24/02/2012 al 17/04/2012) se calcularon las ganancias diarias. La productividad secundaria o producción de carne por unidad de superficie (kg PV/ha), se calculó como el producto de la producción de carne individual (kg PV producido/animal) por la carga animal promedio (animales fijos y volantes, en número de animales por hectárea).

### 3.8 ESTIMACIONES DE FLUJOS DE TEJIDOS

#### 3.8.1 Estimación del crecimiento

La tasa de elongación foliar (cm/macollo/día) en cada una de las especies evaluadas se calculó a partir de las variaciones positivas en el largo foliar de los individuos en el intervalo de tiempo entre dos mediciones sucesivas, excluyendo las hojas defoliadas. Con los valores de tasa de elongación foliar y el peso seco del centímetro de lámina de las hojas en elongación se calculó la tasa en término de peso (mg/macollo/día de MS). En función de la densidad de macollos (no. macollos/m<sup>2</sup>) se determinó posteriormente, para cada especie, la tasa de crecimiento bruto diario por unidad de superficie (kg/ha/día de MS).

#### 3.8.2 Estimación de la senescencia

La tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día) en cada una de las especies evaluadas se calculó a partir de las variaciones negativas en el largo foliar de los individuos en el intervalo de tiempo entre dos medidas sucesivas, excluyendo la pérdida de material foliar por defoliación. Con la tasa de senescencia foliar y el peso seco del centímetro de lámina de las hojas maduras se calculó la tasa en término de peso (mg /macollo/día de MS). En función de la densidad de macollos (no. macollos/m<sup>2</sup>) se

determinó para cada especie la tasa de senescencia diaria por unidad de superficie (kg /ha/día de MS).

### 3.9 ESTIMACIÓN DEL CONSUMO ANIMAL

La estimación de la tasa del consumo foliar por individuo (cm/macollo/día), para cada especie se realizó a partir de la reducción en el largo foliar ocurrida en la población de hojas defoliadas entre dos mediciones sucesivas (Mazzanti 1990, Rodríguez Palma 1998). Para las hojas maduras la cantidad de tejido foliar desaparecido por el consumo animal se determinó como la diferencia en largo de las hojas entre dos fechas sucesivas, excluyendo las hojas que disminuyen su longitud foliar debido a la senescencia. Para las hojas en crecimiento fue necesario adicionar la tasa de elongación obtenida en la población de hojas en crecimiento no defoliadas, en el período en el cual se produjo el evento de defoliación, calculando la tasa de consumo como la diferencia entre la longitud foliar al comienzo del intervalo de defoliación más la tasa de elongación y la longitud foliar al final del mismo. Con la tasa de consumo foliar y el peso seco del centímetro de lámina se calculó la tasa en término de peso del individuo (mg/macollo/día de MS). En función de la densidad de individuos se determinó posteriormente la tasa de consumo diaria por unidad de superficie (kg/ha/día de MS) para cada especie.

### 3.10 BALANCE ENTRE LOS FLUJOS DE TEJIDOS

#### 3.10.1 Determinación del crecimiento neto del forraje

La tasa de crecimiento neto diaria de forraje en cada una de las especies evaluadas se calculó como la diferencia entre la tasa de crecimiento bruto y la tasa de senescencia, expresada en términos de materia seca por unidad de superficie (kg /ha/día de MS).

#### 3.10.2 Estimación de la eficiencia de cosecha del crecimiento de forraje

La eficiencia de cosecha del crecimiento de forraje, expresada en porcentaje, para cada especie en los diferentes niveles de fertilización con nitrógeno, se calculó de dos maneras como se detalla a continuación.

Eficiencia potencial de cosecha del forraje: se define como la relación entre el crecimiento neto de forraje y el forraje bruto crecido (Bircham y Hodgson, 1983). Representa la cantidad de forraje potencialmente disponible para el consumo animal, en situaciones en que las características estructurales de la pastura se mantienen relativamente constantes.

$$EPCF = \frac{CBF - FS}{CBF} * 100$$

EPCF: eficiencia potencial de cosecha de forraje

CBF: crecimiento bruto de forraje

FS: forraje senescente

Eficiencia actual o real de cosecha de forraje: se define como la relación entre los flujos de consumo y de crecimiento bruto de forraje (Mazzant y Lemaire, 1994). Indica la cantidad de forraje efectivamente consumida por el animal, y es sensible ante variaciones que puedan ocurrir en la biomasa aérea o en la altura del tapiz, a pesar del ajuste de la carga animal.

$$EACF = \frac{CON}{CBF} * 100$$

EACF: eficiencia actual de cosecha de forraje

CBF: crecimiento bruto de forraje

CON: consumo de forraje

### 3.11 ESTIMACIÓN DE LOS MECANISMOS MORFOGENÉTICOS

A partir del registro del número total de hojas por individuo y la aparición de hojas se calcularon el número máximo de hojas vivas por individuo y la tasa de aparición de hojas. Esta última se calculó dividiendo el número de hojas aparecidas en el período de mediciones sobre el total de macollos-día (número total de individuos por el intervalo en días transcurrido entre la primera y la última observación). La inversa de la tasa de aparición de hojas corresponde al intervalo de aparición de hojas. A partir de estos datos se estimó la vida media foliar, como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número máximo de hojas vivas (Chapman y Lemaire 1993, Davies 1993). Además se determinó el largo foliar promedio (incluyendo todas las hojas que no fueron totalmente defoliadas) y el largo foliar total del individuo.

### 3.12 ESTIMACIÓN DE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN

Se establecieron los patrones de defoliación para cada especie en cada tratamiento, estimando la frecuencia e intensidad de defoliación a nivel de individuo (Hodgson 1966, Mazzanti 1990). La frecuencia de defoliación se estimó como el número de eventos de defoliación ocurridos durante el período de mediciones dividido el total de macollos-día. La inversa de la frecuencia de defoliación corresponde al intervalo de defoliación, expresado en días (Hodgson, 1966). La intensidad de defoliación a nivel

de individuo se calculó como la relación entre la longitud de las hojas cosechadas en un evento de defoliación y la longitud foliar total del individuo antes de la defoliación (Hodgson y Ollerenshaw, 1969).

### 3.13 RESPUESTA A LA SUMA TÉRMICA

Durante el período de mediciones se calculó la temperatura acumulada o suma térmica, tomando los registros promedios de las temperaturas diarias máximas y mínimas del aire medidas a 1,5 metros y considerando una temperatura base de 8°C (Agnusdei, 1999). Las variables tasas de elongación, senescencia, elongación neta y longitud foliar por individuo y la vida media foliar se relacionaron con la suma térmica.

### 3.14 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La información se procesó mediante un programa Excel de Office desarrollado por el Ing Diego Michelini. Este programa facilita el cálculo de las tasas de los distintos flujos y de las variables morfogenéticas y los patrones de defoliación a partir de la información generada en las mediciones llevadas a cabo en cada individuo.

Dentro del período experimental para testear el efecto del tratamiento (nivel de fertilización nitrogenada), especie y la interacción entre ambos, se utilizó un diseño completamente al azar, siendo la unidad experimental la parcela.

Para la evaluación de los flujos de crecimiento, variables morfogenéticas y estructurales de la pastura, consumo animal y sus componentes y eficiencia de utilización del forraje se utilizó el siguiente modelo general:

$$Y_{ijk} = \mu + \delta_i + \alpha_j + (\alpha\delta)_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

Donde

$Y_{ijk}$  = variable evaluada

$\mu$  = media general

$\delta_i$  = efecto de la especie  $i = 1$ : *Coelorhachis selloana*,  $2$ : *Paspalum notatum*

$\alpha_j$  = efecto del nitrógeno  $j = 1$ : 0 kg/ha N,  $2$ : 50 kg/ha N

$(\alpha\delta)_{ij}$  = interacción nitrógeno-especie

$\epsilon_{ijk}$  = error experimental  $\epsilon_{ijk} \sim N e I(0 ; \sigma^2)$

Para las variables de producción animal (animales/ha, productividad individual y secundaria y ganancia media diaria) y para las variables generales de la pastura (altura y tasa de crecimiento) se utilizó el siguiente modelo:

$$Y_{jk} = \mu + \alpha_j + \epsilon_{jk}$$

Donde

$Y_{jk}$ = variable evaluada

$\mu$ = media general

$\alpha_j$ = efecto del nitrógeno  $j= 1: 0 \text{ kg/ha N}$ ,  $2: 50 \text{ kg/ha N}$

$\epsilon_{jk}$ = error experimental

Para variables discretas como por ejemplo no. macollos/ $\text{m}^2$ , que pueden presentar una distribución Poisson o Binomial negativa, pero en este trabajo se analizaran mediante modelo lineal generalizado.

El estudio estadístico fue llevado a cabo por análisis de varianza, mediante el proc glm, realizando las comparaciones de medias por el test de Tukey con una probabilidad de 5%. Además, se realizó análisis de regresión entre las tasas de elongación, senescencia, crecimiento neto y longitud foliar del individuo con la suma térmica. También se realizó análisis de regresión lineal simple entre la tasa de consumo por superficie, porcentaje de hoja promedio defoliada e intervalo de defoliación con la carga animal (kg/ha de PV). Los parámetros de los modelos de regresión se compararon utilizando variables Dummy (Berenson et al., citados por Rodríguez Palma, 1998).

El criterio utilizado para analizar los niveles de significancia obtenidos en el presente trabajo fueron los siguientes:  $p$  menor a 0,01 muy significativo; 0,01 a 0,05 significativo, de 0,05 a 0,10 tendencia y valores mayores a 0,10 no significativos.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

#### 4.1.1 Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento de forraje (kg/ha/día de MS) correspondientes al período de mediciones detalladas en la pastura (24/02/2012 al 14/04/2012; 53 días), presentaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos.

Cuadro No. 4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre las tasas de crecimiento de forraje (kg/ha/día de MS) durante el período de mediciones detalladas

Período	Tratamiento		N.S.
	N0	N100	
24/02 al 14/04	26,8	29,7	0,0455

N.S.: nivel de significancia

#### 4.1.2 Biomasa disponible

La disponibilidad inicial de forraje no presentó diferencias significativas desde el punto de vista estadístico entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que la disponibilidad final fue significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) en el tratamiento sin fertilización nitrogenada (N0) con respecto al que fue fertilizado (N100).

Cuadro No. 5. Efecto del nitrógeno sobre la disponibilidad de forraje inicial y final en kg /ha de MS.

Tratamiento	Disponibilidad inicial	Disponibilidad final
N0	4019±408	2817±1,5
N100	2803±629	2550±45
N.S.	0,246	0,027

N.S.: nivel de significancia.

#### 4.1.3 Altura del tapiz

No existieron diferencias significativas en la mayoría de los relevamientos de altura del tapiz entre los tratamientos de fertilización durante el período de mediciones detalladas, dando como resultado diferencias no significativas ( $p > 0,10$ ) entre los promedios de mediciones de altura de ambos tratamientos de fertilización nitrogenada.

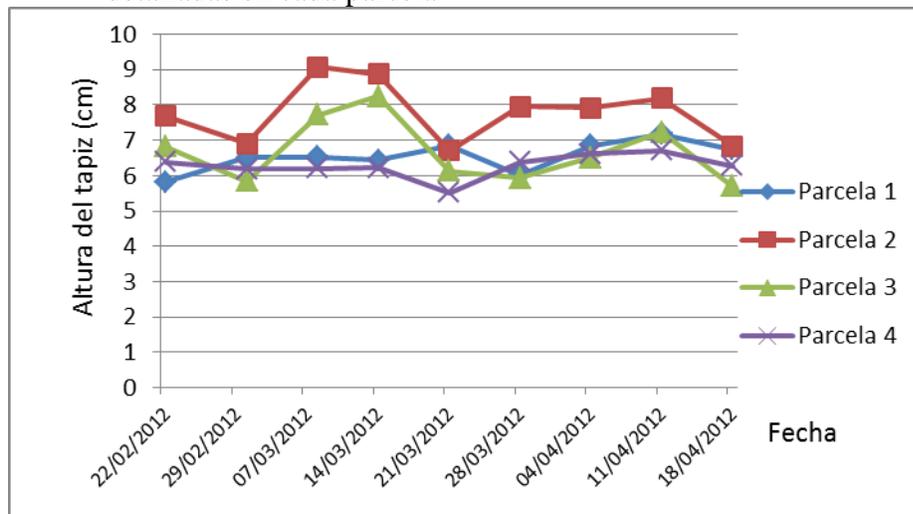
Cuadro No. 6. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura promedio del tapiz (en centímetros) durante el período de mediciones detalladas

Período	Tratamiento		N.S.
	N0	N100	
24/02 al 14/04	6,41	7,24	0,2873

N.S.: nivel de significancia

Como se observa en el siguiente gráfico, la altura del tapiz se mantuvo dentro del rango de alturas predeterminado (6 a 13 cm), registrándose un rango real de entre 5,5 a 9,1 cm para el período de mediciones detalladas.

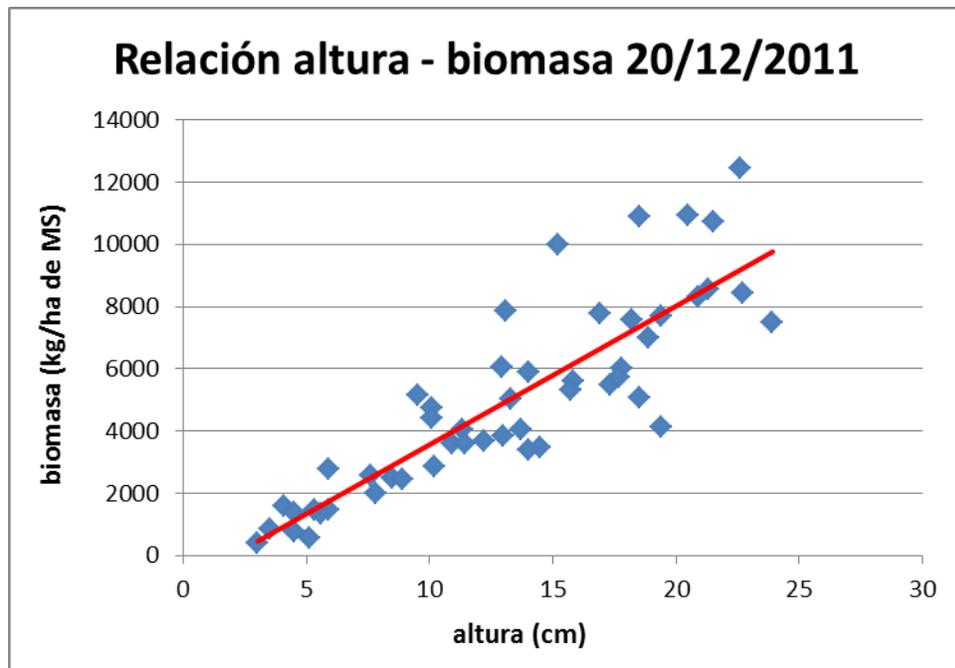
Gráfica No. 3. Evolución de la altura del tapiz (cm) en el período de mediciones detalladas en cada parcela



#### 4.1.4 Relación entre altura y biomasa

La relación entre altura del tapiz y biomasa disponible realizada previo al comienzo del trabajo experimental presentó la siguiente ecuación de regresión:  $y=446,65x - 891,6$ . Esto significa que por cada unidad de aumento en la altura del tapiz, la biomasa disponible aumenta 447 Kg/ha de MS, con un coeficiente de determinación de 0,749. P menor 0,0001.

Gráfica No. 4. Ajuste entre altura de la pastura y la biomasa disponible, previo al período de mediciones detalladas



#### 4.2 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LAS TASAS FOLIARES POR MACOLLO

En el cuadro No. 7 se presentan las significancias en los análisis de varianza de las tasas foliares (cm/macollo/día) y su interacción para las fuentes de variación consideradas.

Cuadro No. 7. Significancia de los análisis de varianza para la TEF, TSF, TCNF y TC (cm/macollo/día), en función de niveles de nitrógeno y especie.

Fuente de variación	TEF	TSF	TCNF	TC
Especie	ns	***	***	***
Nivel de N	***	ns	***	**
Especie*Nivel N	**	ns	**	ns

ns=  $p > 0,10$  – Tendencia (\*)=  $0,10 < p < 0,05$  – Significativo (\*\*) =  $p < 0,05$

Muy significativo (\*\*\*) =  $p < 0,01$

TEF=Tasa de Elongación Foliar

TSF=Tasa de Senescencia Foliar

TCNF=Tasa de Crecimiento Neto Foliar

TC=Tasa de Consumo Foliar

Se detectó interacción significativa (Especie\*Nivel de N) en las variables TEF ( $p = 0,0211$ ) y TCNF ( $p = 0,0170$ ).

#### 4.2.1 Tasa de Elongación Foliar (TEF)

La tasa de elongación foliar (cm/macollo/día) difirió significativamente ( $p = 0,031$ ) al agregado de nitrógeno solamente para la especie *Coelorhachis*, siendo mayor en el tratamiento en el que se agregó dicho nutriente (1,277 cm/macollo/día) con respecto al tratamiento en el cual no se agregó nitrógeno (0,845 cm/macollo/día).

Cuadro No. 8. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (TEF) (cm/macollo/día)

	N0	N100	Promedio	Nivel de significancia
<i>Paspalum notatum</i>	0,919	1,007	0,963	0,231
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,845	1,277	1,061	0,031
Promedio	0,882	1,142		0,005
Nivel de significancia	0,447	0,033	0,103	

Cuando se compara entre especies, se observa que en el tratamiento N100 existió una respuesta significativamente mayor ( $p = 0,033$ ) en la tasa de elongación foliar de la especie *Coelorhachis* (1,277 cm/macollo/día) con respecto a *Paspalum* (1,007 cm/macollo/día). Esto no sucedió en N0, donde la TEF de ambas especies no presentó diferencias significativas ( $p = 0,447$ ).

#### 4.2.2 Tasa de Senescencia Foliar (TSF)

No se registraron diferencias significativas en la tasa de senescencia foliar (TSF) entre los tratamientos N0 y N100 para ambas especies.

Cuadro No. 9. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (TSF) (cm/macollo/día)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,432	0,448	0,440	0,856
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,245	0,215	0,230	0,450
<b>Promedio</b>	0,338	0,331		0,881
<b>Nivel de significancia</b>	0,139	0,020	0,008	

En el promedio entre tratamientos de N por especie, *Coelorhachis* (0,230 cm/macollo/día) presentó una TSF significativamente menor ( $p= 0,008$ ) que *Paspalum* (0,440 cm/macollo/día), diferencia que se observó en el tratamiento N100 ( $p=0,020$ ) pero no en N0 ( $p=0,139$ ).

#### 4.2.3 Tasa de Crecimiento Neto Foliar (TCNF)

Como se observa en el cuadro, no existieron diferencias significativas en la tasa de crecimiento foliar (TCNF) entre tratamientos de fertilización nitrogenada para la especie *Paspalum*. En cambio en la especie *Coelorhachis* se registró un aumento muy significativo ( $p= 0,009$ ) en la TCNF como respuesta al agregado de nitrógeno (N0= 0,600 cm/macollo/día vs N100= 1,062 cm/macollo/día).

Cuadro No. 10. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto foliar (TCNF) (cm/macollo/día)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,487	0,559	0,523	0,499
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,600	1,062	0,831	0,009
<b>Promedio</b>	0,543	0,810		0,006
<b>Nivel de significancia</b>	0,208	0,023	0,003	

En la comparación entre especies, no se registraron diferencias significativas desde el punto de vista estadístico en el tratamiento N0, mientras que con el tratamiento N100, *Coelorhachis* presentó significativamente mayores valores de TCNF en comparación con *Paspalum* ( $p= 0,023$ ).

#### 4.2.4 Tasa de Consumo Foliar (TCF)

Como se observa en el cuadro, no existieron diferencias significativas en la tasa de consumo de lámina (TC) entre tratamientos de fertilización nitrogenada para las especies *Paspalum* y *Coelorhachis*, pero si en el promedio entre especies, siendo significativamente mayor ( $p= 0,0343$ ) en N100 (0,9039 cm/macollo/día) con respecto a N0 (0,6635 cm/macollo/día).

Cuadro No. 11. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo foliar (TC) (cm/macollo/día)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,5014	0,7123	0,6068	0,166
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,8256	1,0955	0,9605	0,146
<b>Promedio</b>	0,6635	0,9039		0,034
<b>Nivel de significancia</b>	0,073	0,087	0,010	

La especie *Coelorhachis* presentó una mayor tasa de consumo respecto a *Paspalum* en el promedio entre tratamientos de N ( $p=0,010$ ) y en cada uno de ellos (N0  $p=0,073$ ), N100  $p=0,087$ ).

#### 4.3 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE EN LAS TASAS DE CRECIMIENTO POR MACOLLO

En el siguiente cuadro se presentan las significancias en los análisis de varianza de las tasas de crecimiento por macollo (mg/macollo/día de MS) y su interacción para las fuentes de variación consideradas.

Cuadro No. 12. Significancia de los análisis de varianza para la TCBI, TSI, TCNI y TCI (mg /macollo/día de MS) en función de niveles de nitrógeno y especie.

	<b>TCBI</b>	<b>TSI</b>	<b>TCNI</b>	<b>TCI</b>
<b>Especie</b>	***	***	ns	ns
<b>Nivel de N</b>	*	ns	*	*
<b>Especie*Nivel de N</b>	ns	ns	ns	ns

ns= $p>0,10$  – Tendencia ( $*$ )= $0,10<p<0,05$  – Significativo ( $**$ )= $p<0,05$

Muy significativo ( $***$ )= $p<0,01$

**TCBI**= Tasa de Crecimiento Bruto Individual

**TSI**= Tasa de Senescencia Individual

**TCNI**= Tasa de Crecimiento Neto Individual

**TCI**= Tasa de Consumo Individual

No existió interacción (Especie\*Nivel de N) para ninguna de las variables analizadas.

##### 4.3.1 Tasa de crecimiento bruto individual (TCBI)

No se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento por macollo (TCBI) entre tratamientos de fertilización nitrogenada para las dos especies en cuestión, observándose una tendencia ( $p=0,083$ ) a una mayor TCBI en N100 en el promedio entre especies.

Cuadro No. 13. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento bruto individual (TCBI) (mg /macollo/día de MS)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	1,930	2,119	2,024	0,468
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,040	1,535	1,287	0,141
<b>Promedio</b>	1,485	1,827		0,083
<b>Nivel de significancia</b>	0,015	0,170	0,008	

Las especies presentaron diferencias significativas entre ellas en la TCBI en N0 ( $p= 0,015$ ), pero no en N100 ( $p= 0,170$ ). A su vez se observó una diferencia muy significativa ( $p= 0,008$ ) entre los promedios de TCBI entre tratamientos de N, siendo mayor en *Paspalum* (2,024 mg /macollo/día de MS) que en *Coelorhachis* (1,287 mg /macollo/día de MS).

#### 4.3.2 Tasa de senescencia individual (TSI)

No se registraron diferencias significativas en la tasa de senescencia por macollo (TSI) entre tratamientos de N para ambas especies, ni en el promedio entre especies.

Cuadro No. 14. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia por individuo (TSI) (mg /macollo/día de MS)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	1,173	1,183	1,178	0,972
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,382	0,307	0,345	0,238
<b>Promedio</b>	0,777	0,745		0,803
<b>Nivel de significancia</b>	0,080	0,003	0,002	

En cuanto a las especies, existieron tendencias ( $p= 0,080$ ) en N0 y diferencias muy significativas ( $p= 0,003$ ) en N100, así como también para el promedio entre ambos tratamientos ( $p= 0,002$ ), presentando *Coelorhachis* una inferior senescencia por macollo.

#### 4.3.3 Tasa de crecimiento neto individual (TCNI)

No existieron diferencias significativas ( $p= 0,559$ ) en la tasa de crecimiento neto por macollo (TCNI) entre tratamientos de fertilización nitrogenada para la especie *Paspalum*. En *Coelorhachis* se registró una tendencia ( $p= 0,074$ ) a una mayor TCNI en N100 (1,228 mg/macollo/día de MS) con respecto a N0 (0,658 mg /macollo/día de MS). En los promedios entre especies también se registró una tendencia ( $p= 0,071$ ) a que la TCNI fuera mayor en N100 respecto a N0.

Cuadro No. 15. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto por individuo (TCNI) (mg /macollo/día de MS).

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,757	0,936	0,846	0,559
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,658	1,228	0,943	0,074
<b>Promedio</b>	0,707	1,082		0,071
<b>Nivel de significancia</b>	0,590	0,383	0,563	

En cada uno de los tratamientos de fertilización y en el promedio entre ellos no se registraron diferencias significativas entre especies en la TCNI.

#### 4.3.4 Tasa de consumo individual (TCI)

No existieron diferencias significativas en la tasa de consumo por macollo (TCI) entre tratamientos de fertilización nitrogenada cuando se toman a las especies por separado, pero se registró una tendencia ( $p=0,075$ ) a una mayor TCI en N100 respecto a N0 en el promedio de las especies

Cuadro No. 16. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo por individuo (TCI) (mg/macollo/día de MS).

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	1,198	1,685	1,4412	0,100
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,156	1,452	1,3036	0,404
<b>Promedio</b>	1,1767	1,5681		0,075
<b>Nivel de significancia</b>	0,817	0,500	0,447	

Cuando se comparan las especies entre si no existieron diferencias en la TCI.

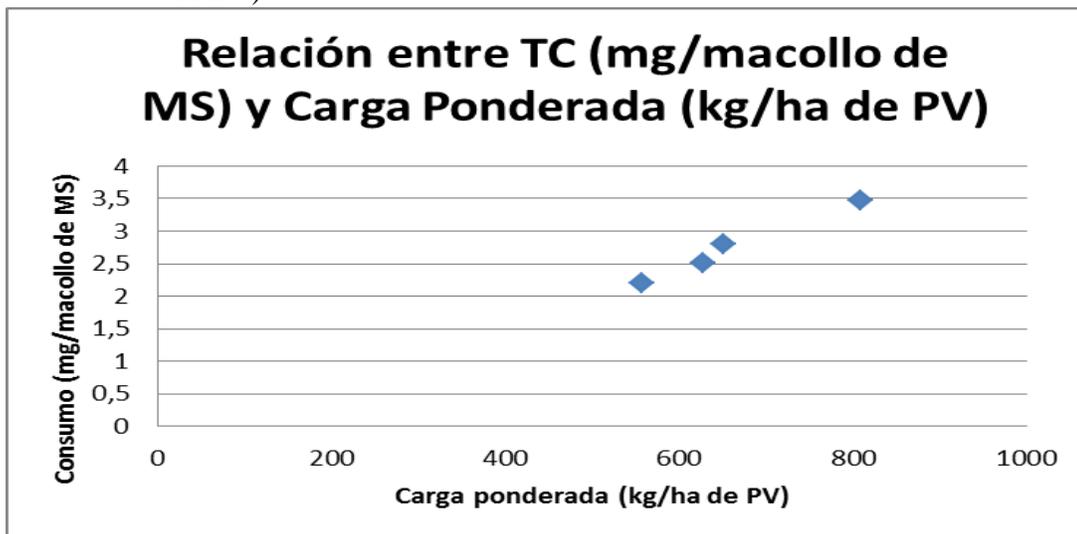
#### 4.3.5 Relación entre la tasa de consumo por individuo y la carga promedio ponderada

La tasa de consumo individual se incrementó con la carga animal, para ambas especies ajustando ecuaciones lineales que presentaron coeficientes de determinación medios a altos.

La carga promedio ponderada explicó el 73% ( $p=0,143$ ) del consumo individual en la especie *Paspalum* y el 87% ( $p=0,067$ ) del consumo individual en la especie *Coelorhachis*.

En la sumatoria del consumo de ambas especies la carga promedio ponderada explicó el 98% del consumo individual ( $p=0,011$ ).

Gráfica No. 5. Relación entre la tasa de consumo por individuo (mg/macollo/día de MS) en la sumatoria de las dos especies y la carga promedio ponderada (kg/ha de PV).



#### 4.4 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LOS FLUJOS DE TEJIDO POR HECTÁREA

Cuadro No. 17. Nivel de significancia en los análisis de varianza para las TCB, TS, TCN y TC (kg/ha/día de MS) en función de niveles de nitrógeno y especie.

	<b>TCB</b>	<b>TS</b>	<b>TCN</b>	<b>TC</b>
<b>Especie</b>	***	***	***	***
<b>Nivel de N</b>	ns	ns	ns	ns
<b>Especie*Nivel de N</b>	ns	ns	ns	*

ns= $p > 0,10$  – Tendencia (\*)= $0,10 < p < 0,05$  – Significativo (\*\*)= $p < 0,05$

Muy significativo (\*\*\*)= $p < 0,01$

**TCB**= Tasa de Crecimiento Bruto por hectárea

**TS**= Tasa de Senescencia por hectárea

**TCN**= Tasa de Crecimiento Neto por hectárea

**TC**= Tasa de Consumo por hectárea

Como se observa en el cuadro no existió interacción Especie\*Nivel de N en las variables crecimiento bruto y neto y senescencia por hectárea mientras que en la Tasa de Consumo por hectárea existió una tendencia a presentar interacción Especie\*Nivel de N.

#### 4.4.1 Tasa de Crecimiento Bruto por hectárea (TCB)

No se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento bruto por hectárea (TCB/ha) entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas y en el promedio entre ellas.

Cuadro No. 18. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento bruto (TCB) en kilogramos por hectárea por día de materia seca.

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	12,219	13,701	12,960	0,337
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,727	0,236	0,481	0,462
<b>Promedio</b>	6,473	6,968		0,489
<b>Nivel de significancia</b>	0,002	0,008	<0,0001	

Cuando se comparó entre especies en cada tratamiento de N, se encontraron diferencias muy significativas ( $p=0,002$  y  $p=0,008$ ; N0 y N100 respectivamente) en las TCB/ha, siendo siempre mayor en la especie *Paspalum*. En el promedio de los tratamientos de fertilización existen diferencias muy significativas ( $p=<0,0001$ ) entre especies, presentando *Paspalum* (12,960 kg/ha/día de MS) un mayor valor promedio de TCB/ha que *Coelorhachis* (0,481 kg/ha/día de MS).

#### 4.4.2 Tasa de Senescencia por hectárea (TS)

No se encontraron diferencias significativas en las tasas de senescencia por hectárea (TS/ha) entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas y en el promedio entre ellas.

Cuadro No. 19. Efecto del agregado de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia (TS) en kilogramos por hectárea por día de materia seca.

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	7,376	7,652	7,514	0,838
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,264	0,047	0,156	0,368
<b>Promedio</b>	3,820	3,849		0,963
<b>Nivel de significancia</b>	0,027	0,0004	0,0003	

Cuando se compara entre especies, se encontraron diferencias significativas ( $p=0,027$  en N0) y muy significativas ( $p=0,0004$  en N100) entre ambas especies, siendo siempre mayor la TS de *Paspalum* en comparación con *Coelorhachis*. En el promedio entre tratamientos de N las especies difirieron muy significativamente entre ellas ( $p=0,0003$ ) presentando *Paspalum* (7,514 kg/ha/día de MS) una mayor TS/ha que *Coelorhachis* (0,156 kg/ha/día de MS).

#### 4.4.3 Tasa de crecimiento neto por hectárea (TCN)

No se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento neto por hectárea (TCN/ha) entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas y en el promedio entre ambas.

Cuadro No. 20. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto (TCN) en kilogramos por hectárea por día de MS

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	4,843	6,049	5,446	0,565
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,463	0,189	0,326	0,526
<b>Promedio</b>	2,653	3,119		0,632
<b>Nivel de significancia</b>	0,068	0,049	0,005	

Cuando se compara entre especies, *Paspalum* siempre presentó mayor TCN/ha, siendo esto una tendencia ( $p=0,068$ ) en N0 y presentando carácter significativo ( $p=0,049$ ) en N100 y muy significativo ( $p=0,005$ ) en el promedio de tratamientos de fertilización.

#### 4.4.4 Tasa de consumo por hectárea (TC)

No se encontraron diferencias significativas en las TC/ha entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas.

Cuadro No. 21. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo (TC) en kilogramos por hectárea por día de materia seca.

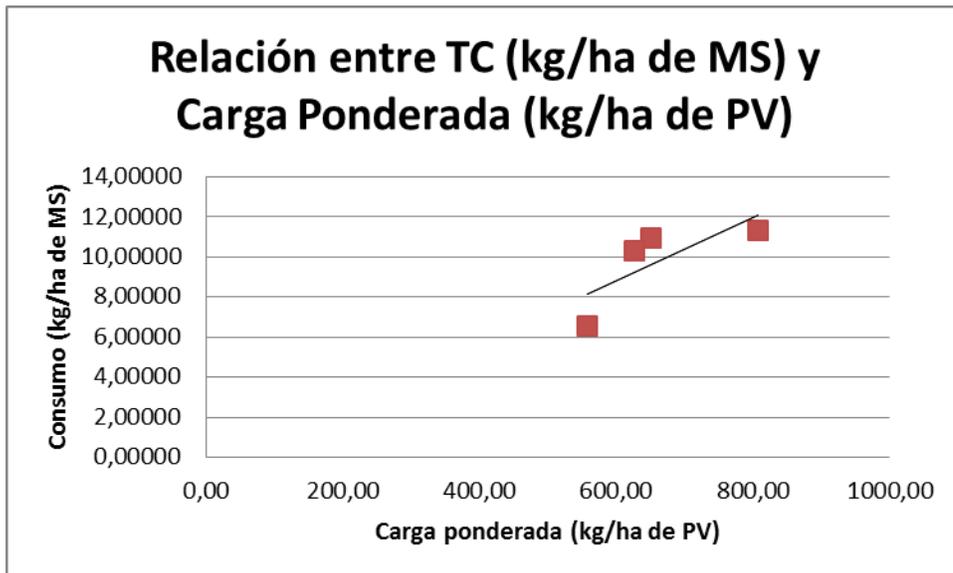
	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	7,644	10,899	9,271	0,145
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,776	0,210	0,493	0,408
<b>Promedio</b>	4,210	5,554		0,148
<b>Nivel de significancia</b>	0,042	0,001	0,0003	

Cuando se compara entre especies por tratamiento de fertilización de N, *Paspalum* siempre presentó mayor TC/ha, con diferencias significativas ( $p=0,042$ ) en N0 y muy significativas ( $p= 0.001$ ) en N100.

#### 4.4.5 Relación entre la tasa de consumo diario por hectárea y la carga promedio

En la sumatoria de las dos especies la carga promedio ponderada explicó el 58% del consumo por hectárea ( $p=0,2385$ ), con una pendiente de 0,0157 y una ordenada al origen de -0,6209 según la ecuación lineal con la cual se ajustó ( $r^2= 0,5799$ ).

Gráfica No. 6. Relación entre la tasa de consumo por hectárea (kg/ha/día de MS) en la sumatoria de las dos especies y la carga promedio ponderada (Kg/ha de PV)



#### 4.5 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE SOBRE LOS PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR INDIVIDUO

##### 4.5.1 Porcentaje de defoliación promedio por individuo

No se encontraron diferencias significativas en la severidad entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas ni en el promedio entre ellas.

Cuadro No. 22. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la severidad de defoliación promedio por macolla en (%) del LFT

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	19,736	20,183	19,960	0,705
<i>Coelorhachis selloana</i>	29,288	27,703	28,496	0,570
<b>Promedio</b>	24,512	23,943		0,681
<b>Nivel de significancia</b>	0,016	0,080	0,003	

Cuando se compara entre especies por tratamiento de fertilización de N, *Coelorhachis* siempre presentó mayor severidad promedio que *Paspalum*, presentando diferencias significativas ( $p=0,016$ ) en N0 y tendenciales ( $p= 0,08$ ) en N100 y diferencias muy significativas ( $p=0,003$ ) en el promedio de los tratamientos de fertilización.

#### 4.5.2 Tasa de defoliación promedio por individuo

No se encontraron diferencias significativas en la tasa de defoliación promedio del individuo entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas y en el promedio entre ellas.

Cuadro No. 23. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de defoliación promedio por macolla (cm/macolla/día)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,039	0,046	0,042	0,350
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,031	0,031	0,031	0,958
<b>Promedio</b>	0,035	0,038		0,354
<b>Nivel de significancia</b>	0,156	0,099	0,021	

Cuando se compara entre especies por tratamiento de fertilización de N, *Coelorhachis* tendió a presentar una menor tasa de defoliación promedio en N100 ( $p= 0,099$ ), mientras que no se registraron diferencias en N0. La tasa de defoliación por macollo en el promedio de los tratamientos difirió significativamente ( $p=0,021$ ), presentando un mayor valor en *Paspalum* respecto a *Coelorhachis*.

#### 4.5.3 Intervalo de defoliación promedio por individuo

No se encontraron diferencias significativas en el intervalo de defoliación por individuo entre tratamientos de N para cada una de las especies evaluadas, así como tampoco entre especies para cada nivel de agregado de nitrógeno.

Cuadro No. 24. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de defoliación por macolla en días

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	64,301	61,423	62,862	0,309
<i>Coelorhachis selloana</i>	70,335	69,605	69,970	0,935
<b>Promedio</b>	67,318	65,514		0,683
<b>Nivel de significancia</b>	0,513	0,112	0,159	

#### 4.6 EFECTO DE LA APLICACIÓN DE NITRÓGENO Y LA ESPECIE SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES EVALUADAS

En el cuadro No. 25 se muestran los niveles de significancia de los efectos principales y su interacción para las variables morfogénicas y características estructurales estudiadas.

Cuadro No. 25. Significancia de los análisis de varianza para las variables morfogénicas y características estructurales en función de los niveles de nitrógeno y especie.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Especie</b>	<b>Nivel de N</b>	<b>Especie * Nivel de N</b>
<b>Intervalo de aparición de hojas</b>	**	ns	ns
<b>Tasa de aparición foliar</b>	*	ns	ns
<b>Vida media foliar (días)</b>	ns	ns	ns
<b>Vida media foliar (grados días)</b>	ns	ns	ns
<b>Longitud de hoja promedio</b>	***	***	*
<b>Longitud foliar total</b>	ns	***	*
<b>Población de macollos</b>	***	ns	ns
<b>% macollo chico</b>	ns	ns	**

<b>% macollo mediano</b>	ns	ns	ns
<b>% macollo grande</b>	ns	ns	ns
<b>Peso promedio de macollo</b>	ns	ns	ns
<b>Peso de macollo chico</b>	ns	ns	Ns
<b>Peso de macollo mediano</b>	*	ns	Ns
<b>Peso de macollo grande</b>	ns	***	Ns
<b>Peso gravimétrico de hoja elongando</b>	***	ns	Ns
<b>Peso gravimétrico de hoja madura</b>	***	ns	Ns
<b>Ancho de lámina</b>	***	ns	Ns
<b>Número de hojas verdes</b>	***	**	Ns

ns= $p > 0,10$

Tendencia (\*)= $0,10 < p < 0,05$

Significativo (\*\*)= $p < 0,05$

Muy significativo (\*\*\*)= $p < 0,01$

Como se visualiza en el cuadro anterior, existió interacción Especie\*Nivel de N de carácter significativo únicamente para la variable “Porcentaje de macollos chicos”, mientras que en las variables “Longitud de hoja promedio” y “Longitud foliar total” existió una tendencia a presentar interacción Especie\*Nivel de N.

#### 4.6.1 Tasa de Aparición Foliar (TAF)

No se registraron diferencias significativas en tasa de aparición de hojas entre tratamientos de agregado de N en ninguna de las especies estudiadas ni en el promedio de ambas. Cuando se compara entre especies según tratamiento de N, tampoco se registraron diferencias significativas en lo que a la TAF refiere. No obstante, se registró una tendencia ( $p = 0,068$ ) en el promedio entre tratamientos de N, a que *Paspalum* registrara un mayor valor de TAF que *Coelhorachis*.

Cuadro No. 26. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (TAF) (hojas/día)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,154	0,142	0,148	0,239
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,113	0,139	0,126	0,264
<b>Promedio</b>	0,134	0,140		0,502
<b>Nivel de significancia</b>	0,119	0,727	0,068	

#### 4.6.2 Longitud foliar promedio

La longitud foliar promedio difirió significativamente entre tratamientos de fertilización nitrogenada para *Paspalum* ( $p= 0,043$ ) y *Coelorachis* ( $p= 0,025$ ), presentando siempre mayores valores en el tratamiento con agregado de nitrógeno (N100), respuesta que también difirió muy significativamente ( $p=0,001$ ) en el promedio entre especies (5,72 versus 4,95 cm/individuo, en N100 y N0 respectivamente).

Cuadro No. 27. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar promedio (LFP) (cm/individuo)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	4,43	4,98	4,71	0,043
<i>Coelorhachis selloana</i>	5,47	6,45	5,96	0,025
<b>Promedio</b>	4,95	5,72		0,001
<b>Nivel de significancia</b>	0,028	0,003	0,0002	

En la comparación entre especies, las diferencias en la longitud foliar promedio fueron significativas ( $p= 0,028$ ) y muy significativas ( $p= 0,003$ ) en N0 y N100 respectivamente; presentando siempre mayores valores de longitud foliar la especie *Coelorhachis*.

Así mismo en el promedio entre tratamientos de fertilización nitrogenada existió diferencias muy significativas ( $p= 0,0002$ ) entre especies, siendo la longitud foliar promedio superior en la especie *Coelorhachis*.

#### 4.6.3 Longitud foliar total

La especie *Paspalum* no presentó diferencias significativas ( $p= 0,214$ ) entre tratamientos de fertilización nitrogenada, en lo que a la longitud foliar total refiere. *Coelorhachis* en cambio, presentó diferencias significativas ( $p= 0,029$ ) en la LFT entre N0 y N100.

Cuadro No. 28. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la longitud foliar total (LFT) (cm/individuo)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	35,07	37,74	36,41	0,214
<i>Coelorhachis selloana</i>	30,78	39,17	34,97	0,029
<b>Promedio</b>	32,92	38,46		0,006
<b>Nivel de significancia</b>	0,121	0,377	0,239	

Cuando se compara entre especies, no se observaron diferencias desde el punto de vista estadístico en la LFT, así como tampoco se observaron diferencias estadísticas en el promedio de los tratamientos de fertilización.

#### 4.6.4 Vida media foliar expresada en días

No existieron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada para las dos especies estudiadas en lo que a la vida media foliar expresada en días refiere; así como tampoco se registraron diferencias entre las especies cuando se compararon dentro de un mismo tratamiento de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 29. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (VMF) (días)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	50,94	49,03	49,99	0,736
<i>Coelorhachis selloana</i>	46,00	43,78	44,89	0,329
<b>Promedio</b>	48,47	48,41		0,474
<b>Nivel de significancia</b>	0,190	0,372	0,124	

#### 4.6.5 Vida media foliar expresada en grados días

No existieron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada para las dos especies estudiadas en lo que a la vida media foliar expresada en grados Celsius acumulados por día (grados días) refiere; así como tampoco se registraron diferencias entre las especies cuando se compararon dentro de cada tratamiento de fertilización nitrogenada.

Cuadro No. 30. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la vida media foliar (VMF) (grados días)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	422,99	403,42	413,20	0,754
<i>Coelorhachis selloana</i>	377,03	360,38	368,55	0,472
<b>Promedio</b>	399,86	381,90		0,567
<b>Nivel de significancia</b>	0,314	0,448	0,196	

#### 4.6.6 Intervalo de aparición de hojas (IAH)

En la comparación entre tratamientos de aplicación nitrogenada, para ninguna de las especies estudiadas se observaron diferencias significativas en el intervalo de aparición de hojas, así como tampoco en los promedios entre especies.

Cuadro No. 31. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (IAH) expresado en días

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	25,434	22,149	23,792	0,335
<i>Coelorhachis selloana</i>	32,555	31,942	32,248	0,878
<b>Promedio</b>	28,994	27,046		0,423
<b>Nivel de significancia</b>	0,191	0,054	0,018	

Cuando se compara entre especies por nivel de agregado de nitrógeno, *Coelorhachis* (32,248 días) y *Paspalum* (23,792 días) tendieron a ser diferentes ( $p=0,054$ ) en el IAH únicamente en el tratamiento de agregado de nitrógeno (N100); registrándose además diferencias significativas ( $p=0,018$ ) entre especies.

#### 4.6.7 Población de macollos

La población promedio de macollos (individuos/metro<sup>2</sup>) de las especies estudiadas no difirió significativamente ( $p>0,10$ ) según el nivel de agregado de nitrógeno.

Cuadro No. 32. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la población de macollos por metro cuadrado

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	634,38	646,88	640,63	0,702
<i>Coelorhachis selloana</i>	67,19	17,19	42,19	0,402
<b>Promedio</b>	350,78	332,03		0,535
<b>Nivel de significancia</b>	0,009	0,0005	<0,0001	

Cuando se compara entre especies por tratamiento de fertilización nitrogenada, *Paspalum* siempre presentó mayor población de macollos por metro cuadrado, siendo esto muy significativo ( $p=0,009$ ) en N0 y N100 ( $p=0,0005$ ) respectivamente. En el promedio entre tratamientos de N la densidad de individuos difirió muy

significativamente entre especies ( $p = <0,0001$ ), presentando mayor valor promedio en la especie *Paspalum*.

#### 4.7 PORCENTAJE DE INDIVIDUOS DISCRIMINADOS POR TAMAÑO

##### 4.7.1 Porcentaje de macollos chicos

La especie *Paspalum* no presentó diferencias significativas ( $p = 0,227$ ) entre tratamientos de fertilización nitrogenada en la proporción de individuos de menor tamaño, mientras que en la especie *Coelorhachis* se registró una tendencia ( $p = 0,100$ ) a presentar mayor % de macollos chicos en el tratamiento N100 con respecto al N0.

Cuadro No. 33. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos chicos

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	64,86	50,98	57,92	0,227
<i>Coelorhachis selloana</i>	19,64	80,00	49,82	0,100
<b>Promedio</b>	42,25	65,49		0,105
<b>Nivel de significancia</b>	0,038	0,289	0,506	

Cuando se compara entre especies por tratamiento de fertilización nitrogenada, difirieron significativamente únicamente en el tratamiento N0 ( $p = 0,038$ ), presentando la especie *Paspalum* (64,86%) mayor porcentaje de macollos chicos que la especie *Coelorhachis* (19,64%).

##### 4.7.2 Porcentaje de macollos medianos

No se evidenciaron diferencias significativas en el porcentaje de macollos medianos entre los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada para ambas especies, ni entre las especies según el nivel de nitrógeno agregado.

Cuadro No. 34. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos medianos

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	24,59	34,30	29,44	0,277
<i>Coelorhachis selloana</i>	65,08	20,00	42,54	0,257
<b>Promedio</b>	44,83	27,15		0,296
<b>Nivel de significancia</b>	0,202	0,549	0,424	

#### 4.7.3 Porcentaje de macollos grandes

No se evidenciaron diferencias significativas en el porcentaje de macollos grandes entre los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada para ambas especies.

Cuadro No. 35. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el porcentaje de macollos grandes

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	10,56	14,72	12,64	0,319
<i>Coelorhachis selloana</i>	15,28	0,00	7,64	0,257
<b>Promedio</b>	12,92	7,36		0,516
<b>Nivel de significancia</b>	0,787	0,041	0,557	

Cuando se compara entre especies no existió diferencias entre especies, debiendo indicarse que no se encontraron macollos grandes de la especie *Coelorhachis*.

#### 4.7.4 Peso promedio del macollo

Existió una tendencia ( $p= 0,066$ ) en la especie *Paspalum* a que el peso promedio del macollo fuera mayor con el agregado de nitrógeno (0,104 gramos/macollo) respecto al tratamiento sin agregado de nitrógeno (0,068 gramos/macollo). En la especie *Coelorhachis* no se registraron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización.

Cuadro No. 36. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre los promedios generales de peso por macollo en gramos, según especie y nivel de nitrógeno

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,068	0,104	0,086	0,066
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,049	0,065	0,057	0,773
<b>Promedio</b>	0,058	0,084		0,358
<b>Nivel de significancia</b>	0,633	0,397	0,311	

No existieron diferencias significativas entre las especies evaluadas según tratamiento de fertilización nitrogenada en el peso promedio por macollo.

#### 4.8 PESO PROMEDIO DEL MACOLLO DISCRIMINADO POR TAMAÑO

##### 4.8.1 Peso promedio de macollos chicos

No se registraron diferencias significativas en el peso promedio de macollos chicos en ambas especies según nivel de nitrógeno agregado, así como tampoco en la comparación entre especies por nivel de agregado de nitrógeno.

Cuadro No. 37. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos chicos según especie y nivel de nitrógeno

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,032	0,044	0,038	0,122
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,017	0,058	0,038	0,430
<b>Promedio</b>	0,025	0,051		0,279
<b>Nivel de significancia</b>	0,176	0,765	0,980	

#### 4.8.2 Peso promedio de macollos medianos

No se registraron diferencias significativas en el peso promedio de macollos medianos en ambas especies según nivel de nitrógeno agregado.

Cuadro No. 38. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos medianos según especie y nivel de nitrógeno

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,092	0,113	0,103	0,392
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,052	0,025	0,038	0,596
<b>Promedio</b>	0,072	0,069		0,910
<b>Nivel de significancia</b>	0,426	0,073	0,054	

Cuando se compara el peso promedio de macollos medianos entre especies *Paspalum* (0,113 gramos/macollo) presentó una tendencia ( $p= 0,073$ ) en N100 a tener mayor peso promedio de macollos medianos que *Coelorhachis* (0,025 gramos/macollo). En los promedios entre niveles de nitrógeno también se registró una tendencia ( $p=$

0,054) a favor de la especie *Paspalum* en lo que al peso promedio de macollos medianos refiere.

#### 4.8.3 Peso promedio de macollos grandes

No se registraron diferencias significativas en el peso promedio de macollos grandes por especie según nivel de nitrógeno agregado.

Cuadro No. 39. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el peso promedio (en gramos) de macollos grandes según especie y nivel de nitrógeno

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,249	0,284	0,267	0,562
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,068	0,000	0,034	0,423
<b>Promedio</b>	0,159	0,142		0,711
<b>Nivel de significancia</b>	0,157	0,006	0,005	

Cuando se compara el peso promedio de macollos grandes entre especies no existieron diferencias en N0, mientras que en N100 no se relevaron macollos grandes de la especie *Coelorhachis* con la metodología aplicada.

## 4.9 PESO GRAVIMÉTRICO DE HOJAS MADURAS Y HOJAS ELONGANDO

### 4.9.1 Peso gravimétrico de hojas elongando

No se registraron diferencias significativas en el peso gravimétrico de hojas elongando por efecto del agregado de nitrógeno.

Cuadro No. 40. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas elongando

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	2,10	2,10	2,100	1
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,23	1,20	1,217	0,830
<b>Promedio</b>	1,667	1,650		0,856
<b>Nivel de significancia</b>	0,003	0,033	0,0005	

Cuando se compara entre especies, en ambos tratamientos de N, las especies difirieron significativa y muy significativamente ( $p= 0,033$  y  $p= 0,003$  para N100 y N0 respectivamente) en el peso gravimétrico de hojas elongando; presentando *Paspalum* siempre los mayores valores de peso gravimétrico. De la misma manera, el peso gravimétrico en el promedio entre tratamientos de fertilización nitrogenada presentó diferencias muy significativas ( $p= 0,0005$ ) a favor de *Paspalum*.

#### 4.9.2 Peso gravimétrico de hojas maduras

No se registraron diferencias significativas en el peso gravimétrico de hojas maduras por especie según el nivel de nitrógeno agregado.

Cuadro No. 41. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm) en hojas maduras

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	2,700	2,650	2,675	0,808
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,575	1,425	1,500	0,486
<b>Promedio</b>	2,138	2,038		0,473
<b>Nivel de significancia</b>	0,020	0,025	0,0007	

Cuando la comparación se realiza entre especies, en ambos tratamientos de N, las especies difirieron significativamente ( $p= 0,020$  y  $p= 0,025$ ) en el peso gravimétrico de hojas maduras; presentando *Paspalum* siempre los mayores valores. En el promedio entre tratamientos de fertilización presentó diferencias muy significativas ( $p= 0,0007$ ) a favor de *Paspalum*.

#### 4.9.3 Ancho de lámina

No se registraron diferencias significativas en el ancho de lámina en ninguna de las especies por efecto del nivel de nitrógeno agregado.

Cuadro No. 42. Efecto de la fertilización nitrogenada para las diferentes especies en el ancho de lámina (cm)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	0,739	0,763	0,751	0,207
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,433	0,408	0,421	0,543
<b>Promedio</b>	0,586	0,586		0,980
<b>Nivel de significancia</b>	0,012	0,002	<0,0001	

Entre especies existieron diferencias significativas ( $p= 0,012$  y  $p= 0,002$ ) en el ancho de lámina para N0 y N100 respectivamente y muy significativa en el promedio de los tratamientos de fertilización ( $p<0,0001$ ). Estas diferencias siempre fueron determinadas por mayores valores en el ancho de lámina de la especie *Paspalum* con respecto a la especie *Coelorhachis*.

#### 4.9.4 Número de hojas verdes por macollo (NHV)

En la especie *Paspalum* no se registraron diferencias significativas en el número de hojas verdes por macollo entre tratamientos de fertilización nitrogenada, mientras que en *Coelorhachis* se evidenció una tendencia ( $p= 0,079$ ) de mayor número de hojas verdes por macollo en N100 (6,0 hojas verdes) con respecto a N0 (5,6 hojas verdes).

Cuadro No. 43. Efecto del agregado de nitrógeno sobre el número de hojas verdes por macollo según especie y nivel de nitrógeno

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	7,83	7,47	7,65	0,126
<i>Coelorhachis selloana</i>	5,59	6,02	5,81	0,079
<b>Promedio</b>	6,71	6,75		0,733
<b>Nivel de significancia</b>	0,005	0,005	<0,0001	

Cuando se compara entre especies, se evidenciaron diferencias muy significativas ( $p= 0,005$ ) en el número de hojas verdes por macollo entre ambas especies para N0 y N100, presentando siempre la especie *Paspalum* valores mayores que *Coelorhachis*. En el promedio entre tratamientos de fertilización nitrogenada, se registraron diferencias muy significativas ( $p= <0,0001$ ) a favor de *Paspalum* (7,7 hojas verdes/macollo) con respecto a *Coelorhachis* (5,8 hojas verdes/macollo).

#### 4.10 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y LA ESPECIE EN LA EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE

Cuadro No. 44. Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de cosecha potencial y eficiencia de cosecha real en función de niveles de nitrógeno y especie.

<b>Fuente de variación</b>	<b>EUP</b>	<b>EUR</b>
<b>Nivel de N</b>	Ns	ns
<b>Especie</b>	***	**
<b>Especie*Nivel de N</b>	*	ns

**EUP:** eficiencia de cosecha potencial.

**EUA:** eficiencia de cosecha real.

No significativo= ns=  $p>0,10$

Tendencia (\*)= $0,10<p<0,05$

Significativo (\*\*)= $p<0,05$

Muy significativo (\*\*\*)= $p<0,01$

Existió una tendencia a presentar interacción Especie\*Nivel de N para la variable Eficiencia de Cosecha Potencial.

#### 4.10.1 Efecto sobre la eficiencia de utilización potencial (EUP)

En la especie *Paspalum* no se registraron diferencias significativas en la eficiencia de utilización potencial de forraje entre los tratamientos de fertilización nitrogenada; mientras que en *Coelorhachis* se registraron diferencias muy significativas ( $p= 0,001$ ) siendo superior en N100 (79,99%) con respecto a N0 (63,26%).

Cuadro No. 45. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de cosecha Potencial (%)

	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	39,65	43,64	41,64	0,757
<i>Coelorhachis selloana</i>	63,26	79,99	71,62	0,001
<b>Promedio</b>	51,46	61,81		0,140
<b>Nivel de significancia</b>	0,132	0,026	0,006	

Cuando se compara entre especies, solo se registraron diferencias significativas ( $p= 0,026$ ) entre *Paspalum* y *Coelorhachis* en el tratamiento con aplicación de nitrógeno (N100), no siendo significativas las diferencias entre ambas especies en N0 ( $p= 0,132$ ).

En el promedio entre tratamientos de fertilización nitrogenada, se registraron diferencias muy significativas ( $p= 0,006$ ) a favor de *Coelorhachis* (71,62%) con respecto a *Paspalum* (41,64%).

#### 4.10.2 Efecto sobre la eficiencia de utilización real (EUR)

En la comparación entre tratamientos de aplicación nitrogenada, para ninguna de las especies estudiadas se observaron diferencias significativas en la eficiencia de cosecha real del forraje, así como tampoco en el promedio entre especies.

Cuadro No. 46. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de cosecha real (%)

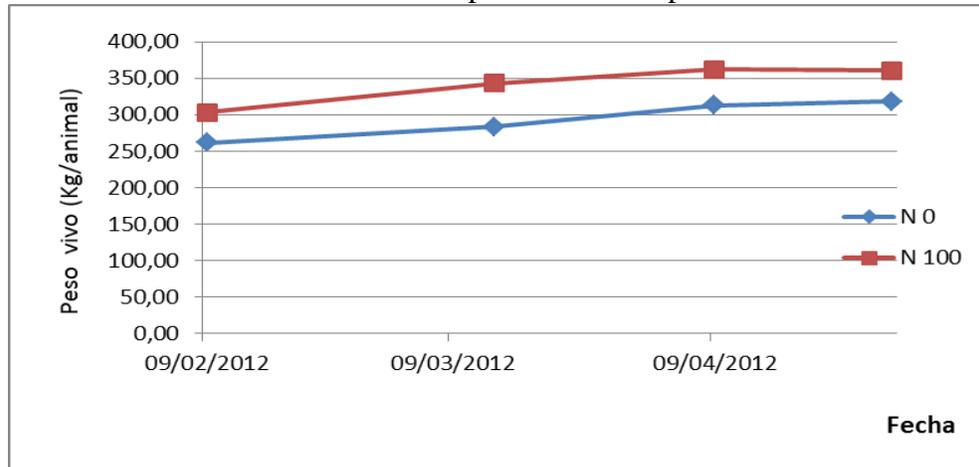
	<b>N0</b>	<b>N100</b>	<b>Promedio</b>	<b>Nivel de significancia</b>
<i>Paspalum notatum</i>	62,57	80,37	71,47	0,349
<i>Coelorhachis selloana</i>	111,57	93,75	102,66	0,193
<b>Promedio</b>	87,07	87,06		0,999
<b>Nivel de significancia</b>	0,065	0,358	0,023	

Cuando se compara entre ambas especies, se observó una tendencia ( $p=0,065$ ) a una mayor ECR en la especie *Coelorhachis* (111,57%) con respecto a *Paspalum*, en el tratamiento sin aplicación de nitrógeno (N0), mientras que no existieron diferencias entre especies ( $p=0,358$ ) en el tratamiento de aplicación de N (N100). Los valores de eficiencia de cosecha superiores al 100% registrados en la especie *Coelorhachis* estarían indicando un consumo superior al crecimiento de forraje, dado que el consumo se registra en todas las hojas del macollo mientras que el crecimiento se registra solo en aquellas que están elongando.

#### 4.11 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL

Al comienzo del experimento los animales tenían un peso vivo promedio de 282,3 kg, finalizando la evaluación con un peso promedio de 339,5 kg. La siguiente gráfica muestra la evolución del peso vivo de los animales pertenecientes al experimento discriminados por tratamiento, durante el período de evaluación.

Gráfica No. 7. Evolución del peso vivo en el período de estudio



En el siguiente cuadro se presenta información referida a los resultados obtenidos en el experimento para las variables de producción animal que fueron estudiadas.

Cuadro No. 47. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre las variables de producción animal en el período de evaluación

Variables	Tratamientos		N.S.
	N0	N100	
<b>Carga (kg PV/ha)</b>	593,6	727,0	0,285
<b>GMD (gramos/animal fijo/día)</b>	699,6	712,0	0,855
<b>Kg de PV producidos/ha (animal fijos + volantes)</b>	118,2	109,0	0,653

GMD = ganancia media diaria

N.S.: = nivel de significancia

Las cargas promedio ponderadas, expresadas en kg de peso vivo por hectárea, para los 81 días del período de pastoreo considerado, fueron de 593,6 kg/ha de PV para N0 y 727 kg/ha de PV para N100. Dichos valores se corresponden con un aumento del 19% a favor del tratamiento N100, aunque no presentaron diferencias significativas desde el punto de vista estadístico

Las ganancias medias diarias teniendo en cuenta únicamente a los animales tester, fueron de 699,6 gramos/animal/día para N0 y de 712,0 gramos/animal/día para N100, no presentando diferencias significativas entre ambas ( $p= 0,855$ ).

Los kilogramos de PV por hectárea (productividad secundaria), teniendo en cuenta los animales tester más los volantes fueron de 118,2 kg/ha de PV para N0 y 109,0 kg/ha de PV para N100, valores que no presentaron diferencias significativas ( $p= 0,653$ ).

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 EFECTO DE LA APLICACIÓN DE NITRÓGENO SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA DISPONIBILIDAD DE BIOMASA DE LA PASTURA

En el presente trabajo fue posible mantener la altura de la pastura entre los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada en el rango predeterminado de 6 a 13 centímetros, resultado directo de la aplicación del método de pastoreo con carga animal variable (“put” and “take”, Mott y Lucas, 1952), con ingreso y salida de animales “volantes”.

La disponibilidad de biomasa inicial promedio fue de  $3411 \pm 749,7$  kilogramos de materia seca por hectárea, sin diferir entre los tratamientos de agregado de nitrógeno; mientras que las cargas promedio soportadas por cada tratamiento durante el período de mediciones, no difirieron entre sí desde el punto de vista estadístico (593,6 kg/ha de PV para N0; 727 kg/ha de PV para N100).

Al culminar el ensayo se relevaron diferencias significativas en la disponibilidad final de forraje, siendo ésta de 2817 y 2550 kg/ha de MS para los tratamientos sin agregado de nitrógeno y con agregado de nitrógeno respectivamente. Una mayor tasa de crecimiento en el tratamiento con agregado de nitrógeno, requirió que en dicha parcela se ajustara la carga a fin de mantener ambos tratamientos de fertilización en iguales condiciones de disponibilidad de forraje; no obstante se podría suponer que el ajuste de carga realizado tal vez no fue suficiente para mantener las pasturas en iguales condiciones. Este resultado difiere con lo relevado en trabajos experimentales anteriores realizados en el mismo experimento (Caresani y Juanicotena 2008, Errandonea y Kuchman 2008, Pirez 2012); en los cuales la disponibilidad final de forraje no difirió estadísticamente entre tratamientos de fertilización nitrogenada y se obtuvo un similar grado de control del estado de la pastura.

Las tasas de crecimiento de forraje evaluadas mediante el método de jaulas de exclusión al pastoreo, fue superior en el tratamiento con agregado de nitrógeno (29,7 kg /ha/día de MS) en comparación con el tratamiento sin agregado de nitrógeno (26,8 kg /ha/día de MS). Según Parsons et al. (1984) dicho método de evaluación es el único que puede ser usado en condiciones extensivas para estimar la producción de forraje en pasturas sometidas a condiciones de pastoreo, siendo relevante conocer los factores que actúan dentro de las jaulas para poder realizar una correcta interpretación de los datos obtenidos. Según Grant et al. (1989) al acumularse forraje ocurren cambios en el microambiente, con reducción del nivel de luz que llega a la base de la pastura y con variaciones en las condiciones de humedad, que pueden afectar la tasa de senescencia en períodos cortos de tiempo; la cual además puede aumentar o disminuir dependiendo del estado inicial de la pastura, de las condiciones climáticas y del período de exclusión al pastoreo en las jaulas.

Mazzanti et al. (1994) indicaron que en condiciones agronómicas de corte la tasa de elongación foliar es la principal variable que explica la respuesta al agregado de nitrógeno en el crecimiento por macollo, junto con un incremento en la densidad de macollos de la pastura.

## 5.2 VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES

### 5.2.1 Elongación foliar (TEF)

La tasa de elongación foliar varía de acuerdo con el ambiente, presenta respuesta a la temperatura (Lemaire y Chapman 1996, Silsbury, Dale, Gastal et al., citados por Eggers 1999, Gastal y Lemaire 2015), disponibilidad de nitrógeno (Lemaire y Chapman 1996, Gastal et al., Gastal y Nelson, citados por Eggers 1999) agua (Morales et al., citados por Eggers 1999, Colabelli et al. 2004) e intensidad lumínica (Dale, Grant et al., citados por Eggers 1999, Gastal y Lemaire 2015).

En el presente trabajo, el agregado de nitrógeno aumentó la tasa de elongación foliar (TEF) un 51% en *Coelorhachis* y no la modificó en *Paspalum* (cuadro No. 8). Dicho incremento en la TEF debido al agregado de nitrógeno concuerda con trabajos realizados anteriormente por Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012), quienes trabajando en *Bromus auleticus* y *Stipa setígera*, relevaron aumentos en la TEF por el agregado de nitrógeno, dichas respuestas fueron desde un 12% hasta un máximo de 47%. En el mismo sentido, Laidlaw y Steen (1989), Mazzanti et al. (1994), Rodríguez Palma (1998), Boggiano (2000) obtuvieron aumentos del 19 % en raigrás perenne, 23% en *Festuca arundinacea*, 15 a 17 % en *Stipa neesiana* y 50 % en *Paspalum notatum*, respectivamente.

Marino, Ryle, Wilman y Mohamed, Nelson y Zarrough, Wilman y Pearce, Whitehead, Marino et al., citados por Iurato y Rodríguez (2002), expresan que las variables estructurales que se modifican por el agregado de nitrógeno son: tamaño final de las hojas (largo, ancho medio, espesor y peso de lámina), largo del pseudotallo y tallo, densidad y peso promedio de los macollos.

La falta de respuesta en la TEF al agregado de nitrógeno en el presente trabajo en *Paspalum notatum*, no coincide con los resultados obtenidos por Boggiano (2000), Machado et al. (2013) en la misma especie. No obstante, similares resultados en los cuales no se obtuvieron respuestas en la TEF fueron observados en *Lolium multiflorum* y *Hordeum stenotachys* por Rodríguez Palma (1998) bajo pastoreo, en *Bromus auleticus* por Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004) y en *Stipa setigera* por Peirano y Rodríguez (2004), trabajando en estos dos últimos casos en la misma área del presente trabajo.

En este sentido, Mazzanti et al. (1994) indican que la falta de respuesta a la aplicación de nitrógeno en la TEF puede en parte estar explicada por la defoliación animal, la cual limita la expresión del potencial de elongación foliar.

Cuando se compara entre especies dentro de cada tratamiento, la TEF de *Coelorhachis* fue superior a la de *Paspalum* en el tratamiento con agregado de nitrógeno, sin embargo esto no ocurrió en el tratamiento sin agregado de nitrógeno.

A nivel de las especies de una cobertura vegetal existen respuestas diferenciales a la fertilización nitrogenada, probablemente asociadas a capacidades diferentes para asimilar los nutrientes en interacción con el ambiente. Así, en comunidades multiespecíficas la utilización de tasas de fertilización moderadas a altas aumenta más la producción de especies con mayor potencial de crecimiento, en comparación con especies menos activas para crecer (Frame, Whitehead, citados por Rodríguez Palma, 1998). Este hecho podría estar dejando en evidencia, para el presente trabajo y las condiciones particulares de este experimento, una mayor capacidad de la especie *Coelorhachis* para aprovechar el agregado de nitrógeno en comparación con *Paspalum*.

No obstante existen evidencias que *Paspalum notatum* presenta mayor eficiencia en el uso del Nitrógeno aplicado cuando se lo compara con *Axonopus affinis*, *Aristida laevis* y *Andropogon lateralis* (Oliveira, 2015) o con otros ecotipos de *Paspalum* (*P. genoarum*, *P. lividum*; Townsend, 2008) presentando una mayor tasa de crecimiento de biomasa aérea por año.

Las diferentes respuestas a la aplicación de nitrógeno observadas en las especies podrían tener implicancias sobre el balance competitivo y en la eficiencia de uso de los recursos del medio (Parsons et al., Whitehead, citados por Errandonea y Kuchman, 2008), en situaciones de pasturas de composición botánica compleja. El impacto diferencial del nitrógeno sobre el tamaño foliar podría tener efectos sobre la utilización animal, es decir, mayor frecuencia de defoliación en los macollos de mayor tamaño foliar (Hodgson, Hodgson y Ollerenshaw, Barthram y Grant, citados por Errandonea y Kuchman, 2008) y en la velocidad de reconstrucción del área foliar luego de la defoliación (Gao y Wilman, citados por Errandonea y Kuchman, 2008), con efectos sobre la persistencia de las especies y la estructura florística de la comunidad (Millot et al. 1987, Xia et al. 1994, Tallowin et al. 1995). Esto a su vez podría modificar la estructura de la pastura, con efectos sobre el consumo animal (Hodgson, Parsons et al., citados por Errandonea y Kuchman, 2008).

### 5.2.2 Aparición foliar (TAF)

El intervalo de aparición de hojas y la tasa de aparición foliar de las especies *Coelorhachis* y *Paspalum* no se vieron afectadas por el agregado de nitrógeno, al igual que en los trabajos de Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008) en *Bromus* y *Stipa*. Igual respuesta en el intervalo de aparición foliar fue encontrada por Gastal y Lemaire (1988) y por Whitehead (1995).

Sin embargo, Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012) trabajando con las mismas especies, registraron descensos significativos en el intervalo de aparición de hojas en *Bromus* por el agregado de nitrógeno, mientras Azanza et al. (2004) solo observaron reducción del intervalo de aparición foliar y del filocrón en *Stipa*.

Diversos autores señalan que la tasa de aparición foliar estaría más influenciada por la temperatura y poco afectada por la fertilización nitrogenada (Gastal y Lemaire, Lemaire, citados por Lemaire y Agnusdei 1999, Cruz y Boval 1999).

### 5.2.3 Vida media foliar (VMF)

La vida media foliar de *Coelorhachis* y *Paspalum*, expresada tanto en días como en grados días, no se vio modificada por el agregado de nitrógeno, resultados que concuerdan con los obtenidos por Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008) en *Bromus* y *Stipa*. La falta de respuesta observada en vida media foliar coincidiría con lo observado por Gastal y Lemaire (1988) quienes indicaron que la deficiencia de nitrógeno tiene un pequeño efecto en la vida media foliar. Sin embargo, Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012) registraron disminuciones en la vida media foliar de un 17% y 6% en *Stipa* y *Bromus* respectivamente en el tratamiento con fertilización nitrogenada.

De manera similar, Rodríguez Palma (1998) observó reducciones de la vida media foliar con el agregado de nitrógeno, atribuyéndolo a reducciones en el filocrón y en el número máximo de hojas vivas, respuesta similar a la reportada por Boggiano (2000) en *Paspalum notatum*.

### 5.2.4 Número de hojas verdes (NHV)

El número de hojas verdes por macollo no presentó diferencias significativas para ambas especies en estudio ante el agregado de nitrógeno, aunque en *Coelorhachis* existió una tendencia a presentar un mayor número de hojas verdes en N100. Dichos resultados están en concordancia con Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012), quienes observaron tendencias y aumentos significativos

en el número de hojas verdes debido al agregado de nitrógeno, mientras que Peirano y Rodríguez (2004) observaron una reducción significativa del 7,5% en *Bromus*.

Entre especies, *Paspalum* siempre presentó un mayor número de hojas verdes promedio (7,65 hojas/macollo) en comparación con *Coelorhachis* (5,81 hojas/macollo).

### 5.2.5 Longitud foliar

La longitud foliar promedio en ambas especies se incrementó por el agregado de nitrógeno; en la especie *Coelorhachis* aumentó 18%, mientras que en *Paspalum* aumentó 12%.

Estos resultados concuerdan con varios autores que señalan que la fertilización nitrogenada tiene un amplio efecto en el largo foliar (Marino 1996, Cruz y Boval 1999, Ryle, Davies, Wilman y Mohamed, Wilman y Wright, citados por Pirez 2012). Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008) en *Bromus*, así como Pirez (2012) en *Bromus* y *Stipa*, no registraron modificaciones en el largo foliar promedio debido al agregado de nitrógeno. Por otro lado, Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008) en *Stipa* y Peirano y Rodríguez (2004) en *Bromus* y *Stipa*, reportaron disminuciones en la longitud foliar promedio de *Stipa* y de *Bromus*, producto de una reducción en la altura de la pastura a lo largo del período experimental.

En cuanto a la longitud foliar total, sólo en *Coelorhachis* se ve afectada por el agregado de nitrógeno, aumentando 27%. Similares resultados obtuvo Pirez (2012) en el promedio de longitud foliar total de *Bromus* y *Stipa*, con un aumento del 34% en el tratamiento con agregado de N. Es necesario destacar que tanto Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008) como Errandonea y Kuchman (2008), registraron disminución en la longitud foliar total por el agregado de N en *Bromus* y *Stipa*.

Al comparar entre las especies *Coelorhachis* presentó una mayor longitud foliar promedio que *Paspalum*, pero dado su menor número de hojas vivas la longitud foliar total del macollo fue similar.

Gastal et al. , citados por Fernández Grecco (2001), afirman que distintos niveles de fertilización nitrogenada pueden generar diferente longitud foliar, obteniéndose así capacidades diferenciales para captar una mayor energía lumínica con el consiguiente aumento en la producción de forraje (Gastal y Lemaire, Mazzanti et al., citados por Fernández Grecco, 2001). En este sentido, Agnusdei et al., citados por Fernández Grecco (2001), comprobaron que en especies de áreas templadas, más del 50% de la respuesta al nitrógeno en producción de forraje se debe a la mayor radiación interceptada por el tratamiento mejor nutrido en N respecto al testigo sin N, debido al efecto directo que tiene este nutriente sobre la elongación y expansión foliar.

### 5.2.6 Ancho foliar

El ancho foliar no presentó modificaciones debido al agregado de nitrógeno en *Coelorhachis* y *Paspalum* en concordancia con Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012) en *Bromus* y *Stipa*.

La especie *Paspalum* presentó hojas de mayor ancho de lámina que *Coelorhachis*.

### 5.2.7 Peso gravimétrico

El peso gravimétrico de hojas elongando y de hojas maduras de *Coelorhachis* y *Paspalum* no se vio afectado por el agregado de nitrógeno, respuesta similar a la observada en el peso gravimétrico de ambos tipos de hojas en *Bromus* y *Stipa* (Caresani y Juanicotena, 2008) o en *Stipa* (Pirez, 2012) y por Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008) en hojas maduras de las mismas especies. No obstante, también se ha registrado una reducción del peso gravimétrico en el tratamiento fertilizado en hojas en elongación en *Bromus* (Errandonea y Kuchman 2008, Pirez 2012) y *Stipa* (Peirano y Rodríguez, 2004).

En *Coelorhachis* se registró un menor peso gravimétrico de las hojas en relación a *Paspalum*.

### 5.2.8 Población de macollos

La población de macollos de *Coelorhachis* y *Paspalum* no se vio afectada significativamente por el agregado de nitrógeno; no obstante, en *Coelorhachis* pasó de 67 macollas por m<sup>2</sup> en N0 a 17 macollas por m<sup>2</sup> en N100 (una caída del 74%). Al comparar entre especies se observaron diferencias, presentando *Paspalum* un mayor número de macollas por metro cuadrado que *Coelorhachis*. La falta de respuesta al nitrógeno en la población de macollos ha sido reportada por Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012) en *Bromus* y *Stipa*. No obstante, hay varios autores que indican una respuesta positiva a la aplicación de nitrógeno en la población de macollos. Al respecto, Errandonea y Kuchman (2008) encontraron un aumento del 71% en el número de macollos promedio en *Bromus* y *Stipa*. Asimismo, Peirano y Rodríguez (2004) encontraron un aumento significativo del 36% en la población de macollos de *Stipa* con agregado de N. Boggiano (2000) trabajando con *Paspalum* encontró que la población de macollas aumentaba con el agregado de nitrógeno presentando interacción positiva con la intensidad de pastoreo.

Nabinger et al. (2003) trabajando en *Paspalum notatum* reportaron que el aumento en la disponibilidad de nitrógeno produjo un aumento en la biomasa foliar de

dicha especie determinando una relación de tipo cuadrático entre ambas variables, principalmente mediante la generación de nuevos macollos, variable ésta que presentó una respuesta lineal al aumento en la disponibilidad de nitrógeno.

En el porcentaje de macollos por estrato de tamaños, en concordancia con Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008), Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012), no se relevaron diferencias estadísticas debidas al agregado de nitrógeno en el presente trabajo para las especies en estudio.

#### 5.2.9 Peso del macollo

Solo se observó respuesta a la fertilización nitrogenada en el peso promedio del macollo en *Paspalum notatum*, el cual incrementó un 53%. Dichos resultados concuerdan con Nabinger et al. (2003), quienes relevaron un aumento en el peso total de las plantas de *Paspalum notatum* al aumentar la disponibilidad de nitrógeno, principalmente debido al aumento en el peso de los macollos. En este mismo trabajo, la deficiencia de nitrógeno alteró el patrón de partición de carbono, priorizándose el crecimiento en masa de raíces y rizomas en detrimento de la formación de nuevos macollos, responsables por la mayor parte de la respuesta en biomasa aérea al nitrógeno como ya se comentó anteriormente.

Boggiano (2000) determinó aumento del peso de macollos con el agregado de N para la especie *Paspalum notatum*.

Errandonea y Kuchman (2008) observaron en *Bromus* un aumento del peso promedio del macollo al fertilizar con N. No obstante, Peirano y Rodriguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012) en *Bromus* y *Stipa*, y Errandonea y Kuchman (2008) en *Stipa*, no observaron respuesta en el peso promedio del macollo al fertilizar, tal cual se observó en este trabajo en *Coelorhachis*.

Cuando se analizó el peso del macollo según el estrato de tamaño no se observó efecto del nitrógeno, en concordancia con lo indicado por Peirano y Rodriguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012).

### 5.3 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR

#### 5.3.1 Crecimiento

En el promedio de las especies la tasa de crecimiento bruto por macollo tendió a incrementarse 23% en el tratamiento fertilizado. Esta respuesta es coincidente para la observada por Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012) en el promedio de las

invernales donde reportan respuestas de 13% a 50% en el crecimiento bruto por macollo al fertilizar y por Caresani y Juanicotena (2008) en *Bromus* (37% de aumento).

El flujo de crecimiento bruto por unidad de superficie no se vio modificado por la fertilización nitrogenada, respuesta que no coincide con lo observado en trabajos con especies invernales donde se observó incrementos de 60% en *Bromus* (Peirano y Rodríguez, 2004) y de 83 a 220% en *Stipa* en el crecimiento por hectárea al fertilizar con nitrógeno (Caresani y Juanicotena 2008, Errandonea y Kuchman 2008, Pirez 2012). Numerosos autores reportan un incremento del crecimiento bruto al fertilizar con nitrógeno (Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994, Rodríguez Palma 1998).

La falta de respuesta en el crecimiento bruto por hectárea es consecuencia de eventos distintos:

- en *Paspalum* por que el nitrógeno no modificó ni la tasa de elongación foliar ni la población de macollos
- En *Coelorhachis* a pesar de existir una respuesta positiva al nitrógeno en tasa de elongación foliar y tasa de crecimiento bruto por macolla, la caída en la población de macollos balancea dicha respuesta positiva.

### 5.3.2 Senescencia

No se registró un efecto significativo del agregado de nitrógeno sobre la tasa de senescencia (tanto en cm/macollo/día y mg/macollo/día como en kg/ha/día de MS) para las especies *Coelorhachis* y *Paspalum*, coincidiendo en este sentido con Pirez (2012), quien no encontró efectos de la aplicación de nitrógeno sobre la senescencia en las especies *Stipa setígera* y *Bromus auleticus*, trabajando en el mismo campo experimental que el presente trabajo. Similares resultados en lo que a la senescencia foliar refiere obtuvieron Nabinger et al. (2003), quienes no encontraron efecto del nitrógeno sobre la masa de hojas senescentes, muertas y en expansión.

La necesidad de mantener la pastura a una altura relativamente constante estabilizando así el índice de área foliar, requiere necesariamente de un aumento en la carga animal para consumir el crecimiento adicional de forraje derivado del agregado de nitrógeno, ocurriendo de esta manera una reducción en las pérdidas por senescencia (Laidlaw y Steen 1989, Mazzanti et al. 1994). De manera similar, tanto Azanza et al. (2004) como Peirano y Rodríguez (2004) observaron una reducción en la tasa de senescencia foliar en *Bromus*, del 23% y 36% respectivamente, por efecto de la fertilización nitrogenada.

En el caso de que el crecimiento adicional de forraje no sea consumido se incrementaría la senescencia y habría acumulación de material muerto en la pastura

(Bircham y Hodgson 1983, Lemaire y Chapman 1996). Ello se explica según Colabelli et al. (1998) porque al aumentar la velocidad de aparición foliar y la elongación foliar, la vida media foliar se acorta, por lo que aumenta la tasa de senescencia foliar y se acelera el recambio de tejido foliar. En este trabajo tanto el intervalo de aparición foliar como la vida media foliar, no registraron efectos significativos debido al agregado de nitrógeno.

Sin embargo, Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008), trabajando en el mismo campo experimental sobre las especies *Stipa setigera* y *Bromus auleticus*, obtuvieron tanto aumento como disminución en la tasa de senescencia foliar por el agregado de nitrógeno, con valores que van desde un 15% a un 45% de aumento y entre un 29% a un 36% de disminución, no permitiendo visualizar un comportamiento general de dicha variable ante el agregado de nitrógeno y dejando en evidencia que otros factores pueden estar influyendo en su comportamiento.

La respuesta en el flujo de senescencia por unidad de superficie fue similar en todos los trabajos, no existiendo efecto de la fertilización nitrogenada (Peirano y Rodríguez 2004, Caresani y Juanicotena 2008, Errandonea y Kuchman 2008, Pirez 2012).

Cuando se comparó entre especies, *Coelorhachis* y *Paspalum* presentaron diferencias significativas en lo que a la tasa de senescencia foliar refiere únicamente en el tratamiento con agregado de nitrógeno, siendo ésta menor en la especie *Coelorhachis*.

Según Lemaire y Chapman (1996), Lemaire (1997) la senescencia foliar es afectada por la temperatura de una manera similar que la tasa de aparición foliar, en este trabajo no existió una asociación que explique satisfactoriamente dicha asociación, por ende se presume la interacción de otra u otras variables de relevancia que están afectando dicha relación.

Un posible factor responsable de haber afectado dicha relación es el déficit hídrico que pueda ocurrir en parte o todo el período de medición de la variable en cuestión. Según Colabelli et al. (1998) el déficit hídrico afecta negativamente la expansión del área foliar, lo que se traduce en una importante reducción de la tasa de crecimiento de la pastura, esto debido a una menor captación de energía lumínica por parte de la pastura en situaciones de estrés hídrico.

Otros autores identifican otros mecanismos por los cuales la planta frente a condiciones de estrés reduce su producción debido a un menor crecimiento, dado por el cierre de los estomas (Durand, 2007) y por una restricción mineral por desecación de los horizontes superiores del suelo donde se encuentra el mayor volumen radical (Lemaire y Denoix, citados por Lemaire y Pflimlin, 2007).

La sequía, provoca además una fuerte disminución en el área funcional de las hojas o en el IAF, debido a que las hojas se enrollan y se reduce el aporte de C a la parte aérea por los cambios provocados en la partición de C a las raíces (Colabelli et al., 1998).

El crecimiento potencial de un genotipo, según Lemaire et al. (1987), estaría determinado por los niveles de radiación y temperatura, si bien el nivel de crecimiento actual, respondería a la disponibilidad hídrica y la nutrición mineral. La disponibilidad hídrica puede afectar la respuesta esperada en la tasa de elongación foliar a la suma térmica y esta determinar la respuesta en la tasa de crecimiento neto foliar a la suma térmica. En este sentido Durand (2007) indica que el déficit hídrico afecta el crecimiento en volumen de la parte aérea, como resultado de un efecto tanto en la tasa de división celular como en la expansión de las células en las zonas de crecimiento.

### 5.3.3 Crecimiento neto

La especie *Paspalum* no se vio afectada por el agregado de nitrógeno ni en la tasa de elongación foliar, ni en la tasa de senescencia foliar, determinando que la tasa de crecimiento neto foliar para dicha especie no presentara modificaciones por el efecto residual del agregado de nitrógeno (cuadro No. 10). Dichos resultados se encuentran en concordancia con los obtenidos en el mismo campo experimental por Caresani y Juanicotena (2008), Errandonea y Kuchman (2008), Pirez (2012) en especies invernales.

En *Coelorhachis* sin embargo, ante una tasa de senescencia foliar que no se vio afectada por el agregado de nitrógeno y una tasa de elongación foliar que aumentó significativamente por el agregado de dicho nutriente, la tasa de crecimiento neto foliar aumentó significativamente 51% (cuadro No. 10), en concordancia con resultados obtenidos por Peirano y Rodríguez (2004) en la especie *Bromus* y por Azanza et al. (2004) en *Bromus* y *Stipa*.

Sin embargo, Errandonea y Kuchman (2008) cuando midieron la tasa de crecimiento neto individual en mg/macollo/día de MS obtuvieron en *Bromus* una disminución significativa para el tratamiento con agregado de nitrógeno, mientras que Peirano y Rodríguez (2004) observaron en dicha especie una respuesta favorable a la fertilización. En el presente trabajo no se encontró respuesta a la fertilización en la tasa de crecimiento neto individual en *Paspalum* pero la misma incrementó 87% en *Coelorhachis*.

Según Lemaire y Chapman (1996), existe una respuesta lineal entre la tasa de elongación de hojas y la temperatura, así como un efecto de dicha variable meteorológica en la senescencia foliar (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1997).

El crecimiento neto por hectárea en el presente trabajo no se vio modificado significativamente por el agregado de nitrógeno para ninguna de las dos especies estudiadas; con diferencias muy significativas entre los promedios por especie (cuadro No. 20), presentando *Paspalum* mayores valores de tasa de crecimiento neto por hectárea. El componente que explico la diferencia en la respuesta en crecimiento neto por hectárea fue la densidad de individuos por unidad de superficie. En este sentido en *Paspalum* la falta de respuesta al nitrógeno ocurrió en todas las variables (tasa de elongación foliar, tasa de crecimiento por macolla, población de macollas, tasa de crecimiento neto por hectárea), mientras que en *Coelorhachis* la respuesta en tasa de elongación foliar y en crecimiento neto por macolla se vió contrarrestada por la caída en la población de macollas determinando una nula respuesta en crecimiento neto por hectárea.

#### 5.3.4 Consumo

La tasa de consumo foliar expresada en cm/macollo/día y en mg/macollo/día de MS no presentó diferencias significativa entre los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada para ninguna de las dos especies evaluadas. Esto concuerda con Errandonea y Kuchman (2008), Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012), quienes no obtuvieron respuesta en la tasa de consumo (cm/macollo/día y mg/macollo/día de MS) al agregado de nitrógeno en las especies *Stipa setígera* y *Bromus auleticus*. No obstante, en el presente trabajo, se encontró una respuesta favorable al nitrógeno en el promedio de ambas especies, cercano al 50% tanto en cm/macollo/día como en mg MS/macollo/día.

Sin embargo, Peirano y Rodríguez (2004) relevaron niveles superiores de consumo diario foliar (cm/macollo/día) y por individuo (mg/ha/día de MS) para las parcelas fertilizadas con nitrógeno en las especies *Stipa setígera* y *Bromus auleticus*, reportando aumentos de 256% y 264% en ambas especies, respectivamente. Similar respuesta observaron Azanza et al. (2004) quienes indican un aumento de consumo foliar en ambas especies en el tratamiento fertilizado. Esto puede ser atribuido a la mayor carga animal que sostenían dichos tratamientos, los cuales registraron niveles de carga 90% superiores en N100 en relación a N0, valores mayores a los encontrados por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998) en pastoreo continuo.

Cuando se observa la tasa de consumo en kilogramos de materia seca por hectárea, la diferencia entre *Coelorhachis* y *Paspalum* es significativa en N0 y muy significativa en N100, presentando siempre *Paspalum* las mayores tasas de consumo por hectárea (cuadro No. 21).

Estas diferencias entre especies en consumo por unidad de superficie se explican por la mayor población de macollas de *Paspalum* respecto a *Coelorhachis*, dado que el

consumo foliar fue mayor en esta última y el consumo por macolla no difirió entre las especies. El hecho de que las especies con mayor presencia sean mas frecuentemente defoliadas que las menos abundantes ha sido reportado en algunos trabajos (Heitschmidt et al. 1990, Agnusdei y Mazzanti 2001), determinando una reducción en la tasa de encuentro asociado con una distribución mas espaciada de las especies menos frecuentes (Agnusdei Mazzanti 2001) y consecuentemente una reducción en la tasa de consumo (Newman et al., 1995) de dichas especies.

El mayor consumo foliar observado en *Coelorhachis* podría deberse a las diferencias que existen a nivel de la arquitectura de planta entre ambas especies, presentando *Coelorhachis* diferencias en el ángulo de inserción de las hojas, hábito de crecimiento más erecto, mayor longitud foliar promedio; diferencias que determinan necesariamente una mayor exposición a la defoliación animal (Hodgson y Ollerenshaw 1969, Gammon y Roberts 1978).

La falta de respuesta obtenida en el consumo por unidad de área por el agregado de nitrógeno no coincide con Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998), Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2004), quienes encontraron aumentos en el consumo en Kg de MS por hectárea al agregar nitrógeno a las pasturas, estudiando diversas especies de gramíneas (*Lolium*, *Bromus*, *Stipa*) y obteniendo respuestas hasta de 384% (Peirano y Rodríguez, 2004).

En el consumo promedio de las especies la carga promedio ponderada explicó el 58% del consumo por hectárea, ajustando de acuerdo a una ecuación lineal ( $p= 0,2385$ ). Esto es coincidente con lo observado por Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998) en pastoreo continuo, quienes afirmaron que la carga animal explica el 55 y 45 % de la variación en el consumo animal, respectivamente. En este sentido Peirano y Rodríguez (2004) indicaron que la carga animal explicó el 95 % de la variación en el consumo por superficie de *Stipa* y el 87 % de la variación en el consumo de *Bromus*; Errandonea y Kuchman (2008) observaron que la carga explicaba el 80% del consumo diario total y el 97% del consumo en la especie *Bromus*; a su vez Azanza et al. (2004), indicaron que la carga explicó el 68 % en *Stipa* y el 51 % en *Bromus* del consumo foliar.

## 5.4 EFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE LOS MECANISMOS DE DEFOLIACIÓN Y LA EFICIENCIA DE UTILIZACIÓN DEL FORRAJE CRECIDO

### 5.4.1 Frecuencia de defoliación

El intervalo entre dos defoliaciones sucesivas por individuo para *Paspalum* y *Coelorhachis* no presentó diferencias significativas entre tratamientos de N, así como tampoco entre especies. Similares resultados encontraron Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008) en *Bromus auleticus* y *Stipa setigera*. La falta de

diferencias en la frecuencia de defoliación entre especies puede indicar que ambas serían igualmente seleccionadas por los animales.

Existen varias evidencias de que el intervalo de defoliación tiende a ser menor con el agregado de nitrógeno. Al respecto Mazzanti y Lemaire (1994) reportan que el mismo es 25 % menor con dosis de 360 kg N/ha/año comparado con 160 kg N/ha/año. Rodríguez Palma (1998) obtuvo disminuciones en el intervalo de defoliación de 34 % y 49 % con la aplicación de 50 y 100 unidades de N/ha/año, respectivamente, comparados con el tratamiento testigo sin fertilización.

Estos resultados no se atribuyen directamente a la fertilización nitrogenada sino a la mayor carga animal que puede ser sostenida en parcelas fertilizadas (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998), ya que bajo pastoreo la probabilidad de la defoliación de macollas individuales está directamente relacionada con la carga animal a través de una función lineal, aumentando cada día la proporción de macollos defoliados al aumentar la carga animal (Wade et al., citados por Lemaire y Agnusdei, 1999). Wade y Baker (1979), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004) mencionan una reducción exponencial del intervalo de defoliación al aumentar la carga.

En el presente trabajo las cargas promedio de los diferentes tratamientos con y sin agregado de nitrógeno no difirieron entre sí desde el punto de vista estadístico, lo cual estaría explicando que el intervalo de defoliación no se viera afectado por la fertilización nitrogenada.

#### 5.4.2 Severidad de defoliación

En el presente trabajo no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos con y sin agregado de nitrógeno para la variable en cuestión, coincidiendo con Mazzanti y Lemaire (1994), Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008); quienes observaron que el agregado de nitrógeno tiene un reducido efecto sobre la intensidad de defoliación (severidad).

La severidad depende directamente de la carga animal y de la duración del período de pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996). Algunos autores han encontrado un incremento en la severidad al aumentar la carga animal (Errandonea y Kuchman 2008, Hodgson, Hodgson y Ollerenshaw, citados por Pirez 2012, Clark et al., citados por Pirez 2012); contrariamente otros (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Agnusdei 1999, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004, Caresani y Juanicotena 2008,) no encontraron asociación significativa entre ambas variables.

Cuando se comparó entre especies dentro de cada tratamiento de fertilización nitrogenada, *Coelorhachis* presentó una mayor severidad promedio por individuo en comparación con *Paspalum*, tanto en el tratamiento sin nitrógeno como en el tratamiento con agregado de nitrógeno, presentando valores promedio de 29 y 20%, respectivamente. Estas diferencias entre especies en cuanto a la severidad promedio en la defoliación por individuo, podrían estar sustentadas en las diferencias que existen a nivel de la arquitectura de planta entre ambas especies (ángulo de inserción de las hojas, hábito de crecimiento, longitud foliar promedio), que determinarían probabilidades de defoliación diferencial por parte de los vacunos.

A diferencia del presente trabajo, en otros experimentos se reportan niveles de severidad considerablemente superiores trabajando con especies templadas, por ejemplo 50% (Mazzanti y Lemaire, 1994), 50-55% (Agnusdei, 1999), 63% (Peirano y Rodríguez, 2004), 65% (Caresani y Juanicotena, 2008), 66% (Rodríguez Palma 1998, Errandonea y Kuchman 2008) y 68% (Pirez, 2012).

Hay autores que plantean diferencias en la severidad de defoliación entre especies en función de los atributos estructurales de las mismas (Heitschmidt et al. 1990, Tallowin et al. 1995, Louault et al. 1997), reportándose mayores severidades de defoliación en especies de porte más erecto (como el de *Coelorhachis selloana*) en contraposición a especies de hábito de crecimiento más postrado (como *Paspalum notatum*, Heitschmidt et al. 1990, Edwards et al. 1995, Eggers 1999). También la intensidad de defoliación es función de la carga animal (Hodgson 1966, Hodgson y Ollerenshaw 1969, Mazzanti y Lemaire 1994).

#### 5.4.3 Eficiencia de cosecha de forraje crecido

La eficiencia de cosecha real en el presente trabajo no arrojó diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, presentando valores de 87,1%.

Diversos autores han registrado efectos de magnitud del agregado de nitrógeno en la ECR del forraje, indicando aumentos de 120% (Rodríguez Palma, 1998), 131% (Azanza et al., 2004) y 307% (Peirano y Rodríguez, 2004) en N100 con respecto a N0.

En pasturas mantenidas a un índice de área foliar (IAF) aproximadamente constante, si la producción de forraje se incrementa por algún factor, como por ejemplo aplicación de nitrógeno, se debe incrementar la carga animal para mantener ese IAF, por lo tanto una mayor proporción de tejido foliar es removido por los animales, aumentando la eficiencia de utilización (Lemaire y Agnusdei, 1999). En el presente trabajo, es probable que la falta de efecto de la fertilización nitrogenada en la eficiencia de utilización se deba a que la carga animal prácticamente no difirió entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

Machado et al. (2013) concluyen en su trabajo que un aumento en la frecuencia de utilización (para su caso) basada en la tasa de elongación foliar, que ronde los 300 grados\*día podría aumentar la eficiencia de la cosecha de forraje de *Paspalum notatum*, *Andropogon lateralis*, *Axonopus affinis* y *Paspalum plicatulum*.

En lo que a la eficiencia de cosecha potencial refiere, no presentó modificaciones ante el agregado de nitrógeno en la especie *Paspalum* (ECP= 41,6%), estos resultados están en concordancia con Peirano y Rodríguez (2004), Errandonea y Kuchman (2008), Caresani y Juanicotena (2008). Sin embargo en la especie *Coelorhachis* se obtuvo un aumento del 17% en la ECP del forraje al agregar nitrógeno, tal cual observó Rodríguez Palma (1998).

En la comparación entre especies, se evidenciaron eficiencias de utilización siempre mayores en la especie *Coelorhachis*, una de las cuales (ECR= 102,7%)

## 5.5 PRODUCCIÓN ANIMAL

Diversos autores concuerdan en que la fertilización nitrogenada produce una cantidad de forraje extra, que hace necesario un aumento en la carga animal con el fin de consumir dicho forraje producido para mantener las pasturas dentro de similares niveles de IAF (Mazzanti y Lemaire 1994, Rodríguez Palma 1998, Azanza et al. 2004, Peirano y Rodríguez 2004, Errandonea y Kuchman 2008, Caresani y Juanicotena 2008). Sin embargo y contrariamente a lo expuesto por dichos autores, en el presente trabajo no se relevaron diferencias significativas en la carga animal promedio entre los diferentes tratamientos de fertilización (N0= 594 kg PV/ha y N100= 727 kg PV/ha), coincidiendo en este sentido con Pirez (2012).

Las ganancias medias diarias no registraron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización nitrogenada, siendo de 700 gramos/animal fijo/día en N0 y 712 gramos/animal fijo/día en N100, en concordancia con lo observado por Rodríguez Palma (1998), Azanza et al. (2004), Peirano y Rodríguez (2004), Caresani y Juanicotena (2008), Pirez (2012).

La productividad secundaria del sistema, expresada en kilogramos de carne producidos por hectárea (animales tester + animales volantes), no se vio modificada por el agregado de nitrógeno, siendo de 118 kg de carne producidos/ha en N0 y 109 kg de carne producidos/ha en N100. Esto concuerda con el hecho de que la carga animal y las ganancias medias diarias no difirieron entre tratamientos de fertilización nitrogenada.

## 5.6. CONSIDERACIONES FINALES

La respuesta a la fertilización nitrogenada difirió según la especie en estudio:

- en *Coelorhachis selloana* se registró aumento de la tasa de elongación foliar y del crecimiento neto foliar por el agregado de nitrógeno, sin modificación de la senescencia foliar.
- en *Paspalum notatum* no se observó respuesta al agregado de nitrógeno en la tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar y tasa de crecimiento neto foliar.

En los flujos de tejido foliar por hectárea, no se observaron diferencias entre tratamientos de nitrógeno en el crecimiento bruto, la senescencia y el crecimiento neto, para las especies en estudio.

La tasa de consumo por hectárea no mostró diferencias significativas entre tratamientos de nitrógeno para ninguna de las especies evaluadas.

Analizando las variables morfogénicas no existió respuesta a la aplicación de nitrógeno en la tasa de aparición de hojas y en la vida media foliar, mientras que la tasa de elongación foliar fue superior en el tratamiento fertilizado en *Coelorhachis* pero no en *Paspalum*. Ello determinó en *Coelorhachis* una respuesta favorable en la longitud foliar promedio, lo que en asociación al aumento en el número de hojas verdes llevó a un incremento de la longitud foliar total en esta especie en el tratamiento fertilizado. Dado que en esta especie no existió diferencia entre tratamientos en senescencia foliar se observó un mayor crecimiento neto foliar y del individuo. Debido a la falta de respuesta en la población de macollos ese mayor crecimiento por individuo no se expresó en mayor crecimiento por hectárea. En la especie *Paspalum notatum* solo se observó respuesta en la longitud foliar promedio que se expresó en un mayor peso del macollo pero sin efecto en los flujos de crecimiento por unidad de superficie.

Al comparar entre las especies, *Coelorhachis* presentó un mayor intervalo de aparición de hojas, con menor número de hojas verdes que *Paspalum*. Las hojas de *Paspalum* fueron de mayor ancho de lámina y con mayor peso gravimétrico.

La población de macollos (individuos/m<sup>2</sup>) de las especies estudiadas no difirió significativamente según el nivel de agregado de nitrógeno. Sí presentó diferencias cuando compara entre especies, en donde se observó que *Paspalum* tuvo mayor población por metro cuadrado que *Coelorhachis*. No existieron diferencias entre especies en el peso promedio de los macollos, aunque sí un mayor peso de macollo en *Paspalum* respecto a *Coelorhachis* en los macollos medianos y grandes en el tratamiento

fertilizado. La mayor población de macollos en *Paspalum* fue lo que determino que esta especie presentara mayores valores de los flujos por unidad de superficie.

*Coelorhachis selloana* fue consumida con mayor severidad y a menor frecuencia, lo que determino una mayor tasa de consumo foliar.

No se registró efecto de la fertilización nitrogenada en la severidad y en la frecuencia de defoliación en ambas especies.

La eficiencia de cosecha no fue modificada por la aplicación de nitrógeno y fue superior en *Coelorhachis* respecto a *Paspalum*.

En cuanto a la producción animal, no se registraron diferencias significativas en la carga animal promedio (kg PV/ha) entre los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada, así como tampoco existieron diferencias significativas en las ganancias medias diarias (gramos/animal fijo/día) entre tratamientos de nitrógeno. Ello resulto en una falta de respuesta a la aplicación de nitrógeno en la productividad secundaria del sistema (Kg carne producidos/ha).

## 6. CONCLUSIONES

Respecto a la hipótesis planteada la fertilización nitrogenada no determinó modificaciones en los flujos de crecimiento en las dos especies evaluadas, a pesar de que si existió un efecto positivo en la tasa de crecimiento de forraje medido mediante la jaula de exclusión de pastoreo. Existe evidencia experimental que en condiciones agronómicas de corte, la respuesta al nitrógeno se explica por incrementos en el crecimiento por individuo y en la población de individuos. En este trabajo no se observó respuesta en la población de individuos en ambas especies y solo respuesta en la elongación foliar y crecimiento de tejido foliar en *Coelorhachis selloana*. La falta de respuesta en elongación foliar en *Paspalum notatum* no coincide con los trabajos previos realizados en esta especie. No obstante, si presentó respuesta al nitrógeno en la longitud foliar promedio y en el peso del macollo, en contraste a la falta de respuesta en peso del macollo encontrada en la especie *Coelorhachis selloana*. Ello determina que la respuesta a la aplicación de nitrógeno se da por diferentes vías.

Considerando el modelo morfogénico de Chapman y Lemaire (1993), en ambas especies el intervalo de aparición de hojas y la vida media foliar no se vieron afectadas por la aplicación de N; al igual que la densidad de individuos.

Por tanto, la hipótesis planteada en este trabajo en relación a la respuesta al Nitrógeno se cumplió parcialmente en *Coelorhachis selloana* pero no en *Paspalum notatum*.

En ambas especies no se registró efecto del nitrógeno en el consumo foliar ni en la severidad y frecuencia de defoliación, por lo que no existió impacto en la productividad secundaria. Por lo tanto tampoco se cumple la segunda parte de la hipótesis.

## 7. RESUMEN

Desde la introducción de la ganadería a comienzos del siglo XVII, el tapiz natural del territorio que hoy corresponde a la República Oriental del Uruguay, ha sufrido una serie de cambios y modificaciones, las cuales son responsables en gran medida de la vegetación predominante hoy día así como de sus características taxonómicas. Las escasas medidas de manejo que se realizaron desde la introducción del ganado, han determinado un progresivo deterioro de los tapices naturales. El pastoreo continuo sin variaciones de la carga, determina presiones de pastoreo contrastantes en el transcurso del año, con la consecuente repercusión sobre las especies afectadas, pudiendo provocar disminuciones de la productividad total dentro de cada predio. La aplicación de conocimientos generados sobre la morfogénesis de las distintas especies vegetales que componen la pastura y de los conocimientos sobre como esa morfogénesis afecta la estructura del pasto y sus consecuencias sobre el comportamiento ingestivo y el desempeño del animal en pastoreo, es la única forma de originar recomendaciones de manejo que lleven al aumento de producción y de renta sin comprometer el ecosistema y agregando otros valores que tal vez un día sean efectivamente reconocidos y repasados al productor. La base forrajera de la ganadería uruguaya continúan siendo las pasturas naturales, la crisis invernal es severa en la mayor parte de los campos del Uruguay, y los veranos secos afectan de forma especial las pasturas de los suelos superficiales. La mayor contribución de las gramíneas C4 a los tapices naturales (75% a 95% de la biomasa aérea) determina que éstos presenten una mayor aptitud estival, tendiendo generalmente a disponer de una mayor proporción de forraje en el período primavera-estivo-otoñal. La fertilización nitrogenada puede ser considerada como una herramienta de manejo para modificar la distribución de forraje a lo largo del año y cubrir ciertos momentos de deficiencia forrajera, no solo mediante el logro de altos rendimientos de materia seca en determinadas épocas, sino que también mediante la fertilización fraccionada, se puede: promover una distribución más homogénea de la producción de materia seca; prolongar los períodos de crecimiento y/o promover un crecimiento más temprano logrando de esta manera pastoreos anticipados. El aumento en la producción de las pasturas, requiere un ajuste de la carga para mantener el tapiz a una altura y volumen predeterminado, de acuerdo con las condiciones ecológicas y de producción de cada situación, buscando lograr la máxima productividad animal y la mayor eficiencia económica. Este trabajo tiene como objetivo evaluar el efecto de la fertilización nitrogenada realizada en otoño-invierno sobre la producción de forraje en el período estivo-otoñal de tapices naturales desarrollados sobre suelos de basalto medio-profundos, que fueron mantenidos en una altura relativamente estable mediante carga animal variable. El trabajo se realizó en el potrero No. 46 de la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS). El enfoque metodológico se basó en el análisis del efecto del nitrógeno sobre la morfogénesis de hojas y el estudio de la dinámica de los flujos de tejido foliar en dos especies de gramíneas estivales, *Paspalum notatum* y *Coelorhachis selloana*, bajo pastoreo de vacunos. En base a un diseño de parcelas completamente aleatorizado con dos repeticiones en el espacio, se compararon

dos niveles de fertilización nitrogenada: 0 y 50 kg de N/ha (denominados N0 y N50, respectivamente). Este experimento está comprendido dentro de una evaluación de 100 unidades de N/ha/año que se viene desarrollando en el mismo potrero por 9 años consecutivos.

Palabras clave: Pastura natural; Fertilización nitrogenada; Morfogénesis; Flujos de tejido foliar; Pastoreo continuo; *Paspalum notatum*; *Coelorhachis selloana*.

## 8. SUMMARY

Since the introduction of cattle breeding in the early seventeenth century, the natural tapestry of the territory that now corresponds to the Eastern Republic of Uruguay, has undergone a series of changes and modifications, which are largely responsible for the predominant vegetation today as well as its taxonomic characteristics. The few management measures that have been carried out since the introduction of livestock, have determined a progressive deterioration of the natural tapestry. Continuous grazing without any variation of the load determines the contrasting grazing pressures during the year, with the consequent impact on the affected species, which may lead to decreases in total productivity within each farm. The application of knowledge generated about the morphogenesis of the different plant species that compose the pasture and the knowledge about how this morphogenesis affects the structure of the pasture and its consequences on the ingestive behavior and the performance of the grazing animal is the only way to lead to management recommendations that lead to increased production and income without compromising the ecosystem and adding other values that maybe one day are effectively recognized and reviewed to the producer. The forage base of Uruguayan cattle ranching continues to be natural pastures, the winter crisis is severe in most of the Uruguayan fields, and dry summers particularly affect the pastures of surface soils. The higher contribution of C4 grasses to natural tapestries (75% to 95% of aerial biomass) determines that they have a higher summer fitness, generally tending to have a higher proportion of forage in the spring-summer-autumn period. Nitrogen fertilization can be considered as a management tool to modify the distribution of fodder throughout the year and to cover certain moments of forage deficiency, not only by achieving high yields of dry matter at certain times, but also by fertilization, can: promote a more homogeneous distribution of dry matter production; prolong growth periods and / or promote earlier growth, thus achieving early grazing. The increase in the production of the pastures requires an adjustment of the load to maintain the tapestry at a predetermined height and volume, according to the ecological and production conditions of each situation, seeking to achieve maximum animal productivity and greater economic efficiency. This work aims to evaluate the effect of nitrogen fertilization performed in autumn-winter on forage production in the summer-autumn period of natural tapestries developed on medium-deep basalt soils, which were maintained at a relatively stable height by loading animal variable. The work was carried out in pasture No. 46 of the Experimental Station of the Faculty of Agronomy in Salto (EEFAS). The methodological approach was based on the analysis of the effect of nitrogen on leaf morphogenesis and the study of the dynamics of leaf tissue flows in two species of summer grasses, *Paspalum notatum* and *Coelorhachis selloana*, under cattle grazing. Based on a completely randomized plots design with two replicates in the space, two levels of nitrogen fertilization were compared: 0 and 50 kg of N / ha (N0 and N50, respectively). This experiment is included in an evaluation of 100 units of N / ha / year that has been developed in the same paddock for 9 consecutive years.

Keywords: Natural pasture; Nitrogen fertilization; Morphogenesis; Leaf tissue flow;  
Continuous grazing; *Paspalum notatum*; *Coelorhachis selloana*.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. Agnusdei, M. 1999. Analyse de la dynamique de la morphogènese foliare et de la dèfoliation de plusieurs espèces de graminèes soumises à un pâturaje continu dans une communauté végétale de la Pampa humède (Argentine). Thesis de Doctorat. Lorraine, France. Institut National Polytechnique de Lorraine. 108 p.
2. Agnusdei, M. G.; Mazzanti, A. 2001. Frequency of defoliation of native and naturalized species of the Flooding Pampas (Argentina). Grass and Forage Science. 56:344-351.
3. Álvarez Vignoli, J. A. 1917. Evolución histórica de la ganadería en el Uruguay. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 117 p.
4. Anslow, R. C. 1966. The rate of appearance of leaves on tillers of the Gramineae. Herbage Abstracts. 36 (3): 149-155.
5. Arosteguy, J. C. 1982. The dynamics of herbage growth and utilization in a sward grazed by cattle and sheep. PhD. Thesis. Bircham, UK. University of Edinburgh. 268 p.
6. Barrios Pintos, A. 2011. 400 años de historia de la ganadería en Uruguay. 2ª. ed. aum. y corr. Montevideo, Cruz del Sur. 366 p.
7. Baruch, Z.; Fisher, M. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el establecimiento de una pastura. (en línea). In: Reunión del Comité Asesor de la RIEPT (6º., 1988, Veracruz, MX). Establecimiento y renovación de pasturas: conceptos, experiencias, y enfoque de la investigación. Memorias. Cali, CO, CIAT. pp. 103-142. Consultado 25 jun. 2013. Disponible en [https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=0WntmVEorQkC&oi=fnd&pg=PA103&dq=baruch+y+fisher&ots=fbQhssOm1J&sig=pWIRGuUF\\_4Kkxh0Gl8TB8ggaxcg#v=onepage&q=baruch%20y%20fisher&f=false](https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=0WntmVEorQkC&oi=fnd&pg=PA103&dq=baruch+y+fisher&ots=fbQhssOm1J&sig=pWIRGuUF_4Kkxh0Gl8TB8ggaxcg#v=onepage&q=baruch%20y%20fisher&f=false)
8. Berretta, E.; Risso, D.; Levratto, J., Zamit, W. 1998a. Mejoramiento de campo natural de basalto fertilizado con nitrógeno y fósforo. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 63-73 (Serie Técnica no. 102).

9. \_\_\_\_\_.; Bemhaja, M. 1998b. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto de la Unidad Queguay Chico. In: Seminario de Actualización Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 11-20 (Serie Técnica no. 102).
10. Berreta, E. J. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de basalto. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 61-73 (Serie Técnica no. 151).
11. Bircham, J. S.; Hodgson, J. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Science*. 38: 323-331.
12. Blasina, E. 2009. Darwin en el Plata; el descubrimiento de la evolución. Montevideo, Ediciones de la Banda Oriental. 301 p.
13. Boggiano, P. 2000. Dinâmica da produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e oferta de forragem. Tesis Doctorado. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 179 p.
14. Bossi, J. 1966. Geología del Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 470 p.
15. Bottaro, C.; Zavala, F. 1973. Efecto de la fertilización mineral NPK en la producción de forraje de algunas pasturas naturales del Uruguay. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 171 p.
16. \_\_\_\_\_.; Zanoniani, R.; Millot, J. C. 2005. Respuesta del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 105-113 (Serie Técnica no. 151).
17. Carámbula, M. 1997. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Hemisferio Sur. 524 p.
18. Caresani Schettini, D.; Juanicotena Mela, M. A. 2008. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la utilización de especies de un campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoñal. Tesis Ing. Agr.

Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 125 p.

19. Casal, J. J.; Sanchez, R. A.; Deregibus, V. A. 1987. Tillering response of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far red ratio typical of scarce canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38: 1432-1439.
20. Castells, D. 1974. Fertilización de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 86 p.
21. Chapman, D. F.; Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *In*: International Grassland Congress (17th., 1993, New Zealand). Proceedings. Wellington, New Zealand, s.e. pp. 95-104.
22. Colabelli, M.; Agnusdei, M.; Mazzanti, A.; Labreux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. (en línea). Balcarce, Buenos Aires, INTA. 17 p. Consultado 25 abr. 2013. Disponible en [http://www.produccion-animal.com.ar/produccion\\_y\\_manejo\\_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso\\_crecimiento.pdf](http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf)
23. \_\_\_\_\_.; Assuero, S.; Durand, J. L. 2004. Water status and leaf elongation of C3 and C4 grasses of Flooding Pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*. 15: 817-822.
24. Correa, D.; Do Amaral; Scheffer-Basso, S. M.; Fontaneli, R. S. 2006. Efeito da fertilização nitrogenada na produção e composição química de uma pastagem natural. *Agrociencia*. 10 (1): 17-23.
25. Cruz, P.; Boval, M. 1999. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *In*: Simpósio Internacional Grassland Ecophysiology and Ecology (1999, Curitiba). Proceedings. Curitiba, Universidad Federal de Parana. pp. 134-150.
26. Darwin, Ch. 1832. Viaje de un naturalista alrededor del mundo. (en línea). Londres, elaleph.com. 352 p. Consultado 25 abr. 2013. Disponible en <https://www.educ.ar/recursos/70077/diario-del-viaje-de-un-naturalista-alrededor-del-mundo-de-charles-darwin>
26. Darwin, Ch. 1832. Viaje de un naturalista alrededor del mundo. (en línea). elaleph.com. 352 p. Consultado 25 abr. 2013. Disponible en

<https://www.educ.ar/recursos/70077/diario-del-viaje-de-un-naturalista-alrededor-del-mundo-de-charles-darwin>

27. Da Silva, S. C.; Do Nascimento, D. 2006. Ecofisiología de Plantas Forrageiras. In: Simpósio sobre Manejo Estratégico da Pastagem (3º, 2006, Viçosa). Anais. Viçosa, UFV. pp.1-42.
28. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2007. Ecofisiologia da produção animal em pastagens e suas implicações sobre o desempenho e a produtividade de sistemas pastoris. In: Simpósio de Forragicultura e Pastagens. (6º, 2007, Curitiba). Tema em Evidência. Curitiba, s.e. s.p.
29. Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. In: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. The physiological basis of production. New York, Chapman and Hall. pp. 177-208.
30. De Azara, F. 1850. Viajes por la América del Sur de Don Félix de Azara. 2ª . ed. Montevideo, Imprenta del Comercio del Plata. t. 1, 125 p.
31. Deregibus, V. A.; Sanchez, R. A.; Casal, J. J.; Trlica, M. J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology*.22: 199-206
32. \_\_\_\_\_.; Garbulsky, M. 2001. Capacidad de carga de los recursos forrajeros. Guía de lectura de utilización de forrajes. Buenos Aires, UBA. Facultad de Agronomía. 140 p.
33. Do Nascimento, D. J. Garcez Neto, A. F.; Soares De Andrade, C. M. 2002. Fundamentos para o manejo de pastagens: evolução e atualidade. In: Simpósio Sobre Manejo Estratégico da Pastagem (3º, 2002, Viçosa). Anais. Viçosa, UFV. s.p.
34. Durand, J. L. 2007. Les effets du déficit hydrique sur la plante: aspects physiologiques. *Fourrages*. 190: 181-195.
35. Edwards, G. R.; Parsons, A. J.; Penning, P. D.; Newman, J. A. 1995. Relationship between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. *Grass and Forage Science*. 50: 378-388.
36. Eggers, L. 1999. Morfogênese e desfolhação de *Paspalum notatum* Fl. e *Coelorhachis selloana* (Hack.) Camus em Níveis de oferta de Forragem.

Tese Dr. Zootecnia. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 146 p.

37. Errandonea Panisa, M.; Kuchman Bottaro, C. 2008. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural en *Stipa setigera* PRESL y *Bromus auleticus* TRINIUS bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 146 p.
38. Fernández Grecco, R. 2001. Efectos de la fertilización nitrogenada invernal sobre la acumulación de forraje de un pastizal natural de la pampa deprimida, Argentina. Agricultura Técnica. 61(3): 319-325.
39. \_\_\_\_\_.; Agnusdei, M. 2004. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la Pampa deprimida: acumulación de forraje y composición botánica. Revista Argentina de Producción Animal. 24 (3-4): 199-206.
40. Gammon, D. M.; Roberts, B. R. 1978. Patterns of defoliation during continuous and rotational grazing of the Matopos Sandveld of Rhodesia. 3. Frequency of defoliation. Rhodesian Journal of Agricultural Research. 16: 147-164.
41. Gastal, F.; Nelson, C.J.; Coutts, J. H. 1992a. Leaf growth of tall fescue. The role of nitrogen nutrition. In: General Meeting of the European Grassland Federation. (14°, 1992, Lahti, Finland). Proceedings. Lathi, s.e. pp. 418-419.
42. \_\_\_\_\_.; Belangel, G.; Lemaire, G. 1992b. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. Annals of Botany. 70: 437-442.
43. \_\_\_\_\_.; Lemaire, G. 2015. Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilization in pasture: review of the underlying ecophysiological processes. Agriculture. 5: 1146-1171
44. Heitschmidt, R. K.; Briske, D. D.; Price, D. L. 1990. Pattern of interspecific tiller defoliation in a mixed-grass prairie grazed by cattle. Grass and Forage Science. 45: 215-222.
45. Hodgson, J. 1966. The frequency of defoliation of individual tiller in a set-stocked sward. Journal of the British Grassland Society. 21 (4): 258-263.

46. \_\_\_\_\_.; Ollerenshaw, J. H. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *Journal of the British Grassland Society*. 24: 226-234.
47. \_\_\_\_\_.; Bircham, J. S.; Grant, S. A.; King, J. 1981. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: Wright, C. E. ed. *Plant physiology and herbage production*. Nottingham, UK, British Grassland Society. pp. 51-62 (Occasional Symposium no.13).
48. Iurato, A. S.; Rodríguez, Ma. del P. E. 2002. Evaluación morfo genética de seis genotipos de gramíneas forrajeras invernales bajo dos niveles de nitrógeno. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 107 p.
49. Labreveux, M. E.; Agnusdei, M.; Colabelli, M. R. 1998. Dinámica del recambio de hojas de tres gramíneas forrajeras de la Pampa Húmeda Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal*. 18 (suppl. 1): 120-121.
50. Lemaire, G.; Chapman, D. 1996. Tissue Flows in Grazed Plant Communities. In: Hodgson, J. ed. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Edimburgo, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 3-36.
51. \_\_\_\_\_. 1997. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: *International Symposium on Animal Production under Grazing*. (1997, Viçosa). Proceedings. Viçosa, Brasil. s.e. pp. 117-144.
52. \_\_\_\_\_.; Agnusdei, M. 1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilisation. In: *Simpósio Internacional Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (1999, Curitiba). Proceedings. Curitiba, s.e. pp. 165-186.
53. \_\_\_\_\_.; Pflimlin, A. 2007. Les sécheresses passées et à venir: quels impacts et quelles adaptations pour les systèmes fourragers. *Fourrages*. 190: 163-180.
54. Louault, F.; Carrère, P.; Soussana, J. F. 1997. Efficiencies of ryegrass and white clover herbage utilization in mixtures continuously grazed by sheep. *Grass and Forage Science*. 52: 388-400.
55. Mac Adam, J. W.; Volenec, J. J.; Nelson, C. J. 1989. Effect of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*. 89(2): 549-556.

56. Machado, J. M.; Gomes Da Rocha, M.; Ferreira De Quadros, F.; Confortin, A. C.; Bosak Dos Santos, A.; Sichonany, M. J.; Ribeiro, L. A.; Nunes Da Rosa, A. T. 2013. Morphogenesis of native grasses of Pampa Biome under nitrogen fertilization. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 42 (1): 22-29.
57. Marino, M. A. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento invierno-primaveral, la composición química y calidad del forraje de *Avena sativa* y *Lolium multiflorum* Lam. Tesis Mg.Sc. Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 104 p.
58. Mazzanti, A. E.; Lemaire, G. 1994. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilization. *Grass and Forage Science*. 49: 352-359.
59. \_\_\_\_\_. 1997. Adaptación de especies forrajeras a la defoliación. In: Simpósio sobre avaliação de pastagens com animais. (1997, Maringá). Resumos. Maringá, Brasil, Universidade Estadual de Maringá, Departamento de Zootecnia. pp. 75-84.
60. Millot, J. C.; Methol, R.; Risso, D. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
61. Montañés, M. T. 1948. Desarrollo de la agricultura en el Uruguay. Montevideo, s.e. 142 p.
62. Morales, A. 1995. Morfofisiología de especies forrajeras y las consecuencias en el manejo del pastoreo. Montevideo, Facultad de Agronomía. 19 p.
63. Nabinger, C.; Dos Santos, R. J.; Crancio, L. A.; Feijó, C. N.; Selbach, P. 2003. Resposta de *Paspalum Notatum* Var. *latiflorum* á disponibilidade de nitrogênio: II. Repartição da biomassa. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. (40º, 2003, Viçosa). Resumo. s.n.t. 6 p.
64. \_\_\_\_\_.; De Faccio Carvalho, P. C. 2009. Ecofisiología de sistemas pastoriles: aplicaciones para su sustentabilidad. *Agrociencia* (Uruguay). 13(3): 18-27.

65. Newman, J. A.; Parsons, A. J.; Thornley, J. H. M.; Penning, P. D.; Krebs, J. R. 1995. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Functional Ecology*. 9: 255-268.
66. Oliveira, L. Bittencourt de. 2015. Crescimento e uso de nitrogenio e fosforo de quatro gramíneas nativas do Rio grande do Sul. Tesis Doutor em Zootecnia. Santa Maria, Brasil. Universidade Federal de Santa Maria. 97 p.
67. Parsons, A. J. 1988. The effect of season and management on the growth of grass sward. In: Jones, M. B.; Lazemby, A. eds. *The grass crops: the physiological basis of production*, New York, Chapman and Hall. pp. 129-177.
68. Peirano, M. E.; Rodríguez, D. A. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 121 p.
69. Pereira, M.; Morales, H.; Evia, G.; Pereira, G. 2002. Manejo y conservación de las pasturas naturales en Basalto. Salto, Uruguay, Instituto Plan Agropecuario. 88 p.
70. Pirez González, L. V. 2012. Evaluación de la fertilización nitrogenada del campo natural para *Stipa setigera Presl* y *Bromus auleticus Trinius* bajo pastoreo vacuno en el período invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 138 p.
71. Robson, M. J.; Ryle, G. J. A.; Woledge, J. 1988. The grass plant – it form and function. In: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. *The grass crops: the physiological basis of production*. New York, Chapman and Hall. pp. 25–83.
72. Rodríguez Palma, R. 1998. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la pampa deprimida: crecimiento y utilización del forraje bajo pastoreo de vacunos. Tesis Mg.Sc. Balcarce, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 135 p.
73. Rosengurtt, B. 1980. Sucesión: concepto de la tendencia climática. Paysandú, Facultad de Agronomía. 16 p.
74. Senft, R. L. 1987. Domestic herbivore foraging tactics and landscape pattern. In: Symposium on Plant-Herbivore Interactions. (1987, Utah). Proceedings.

US Department of Agriculture. Forest Service. UT Intermountain Research Station, pp 137-140.

75. Sierra, Posada, J. O. 2005. Fundamentos para el establecimiento de pasturas y cultivos forrajeros. (en línea). 2<sup>a</sup>. ed. Antioquia, CO, Universidad de Antioquia. 246 p. Consultado 25 abr. 2013. Disponible en [https://books.google.com.uy/books?id=rbezH\\_RPHVYC&pg=PA193&lp\\_g=PA193&dq=fundamentos+para+el+establecimiento+de+pasturas+y+cultivos+forrajeros+pdf&source=bl&ots=8df1LIS0j&sig=H8faIqOj30deOjuLmP7b5VxQPxA&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwi32c\\_65rrbAhWFjpAKHaZFAz0Q6AEIazAI#v=onepage&q=fundamentos%20para%20el%20establecimiento%20de%20pasturas%20y%20cultivos%20forrajeros%20pdf&f=false](https://books.google.com.uy/books?id=rbezH_RPHVYC&pg=PA193&lp_g=PA193&dq=fundamentos+para+el+establecimiento+de+pasturas+y+cultivos+forrajeros+pdf&source=bl&ots=8df1LIS0j&sig=H8faIqOj30deOjuLmP7b5VxQPxA&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwi32c_65rrbAhWFjpAKHaZFAz0Q6AEIazAI#v=onepage&q=fundamentos%20para%20el%20establecimiento%20de%20pasturas%20y%20cultivos%20forrajeros%20pdf&f=false)
76. Thomas, H.; Norris, I. B. 1981. The influence of light and temperature during winter on growth and death in simulated of *Lolium perenne*. Grass and Forage Science. 36: 107-116.
77. Townsend, C. 2008. Características productivas de gramíneas nativas do genero Paspalum, em resposta a disponibilidade de nitrogênio. Tesis Doutor em Zootecnia. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 267 p.
78. Wade, M. H.; Baker, R. D. 1979. Defoliation in set-stocked grazing systems. Grass and Forage Science 34: 73-74.
79. Zanoniani, R. A.; Boggiano. P.; Saldanha. S. 2001. Implantación de *Bromus auleticus* Trinius en cobertura. In: Los recursos fitogenéticos del género Bromus en el cono Sur. Montevideo, PROCISUR. pp. 35-38 (Diálogo no. 56).

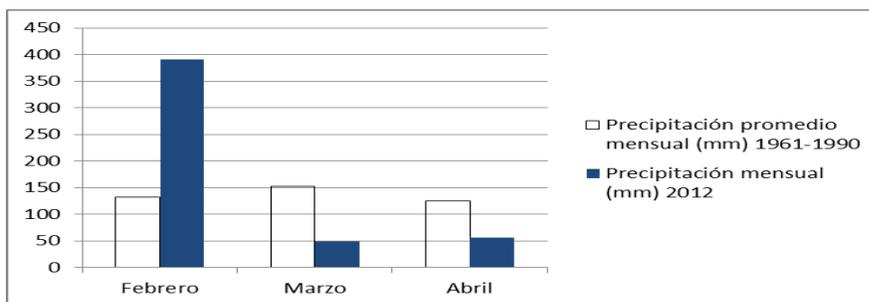
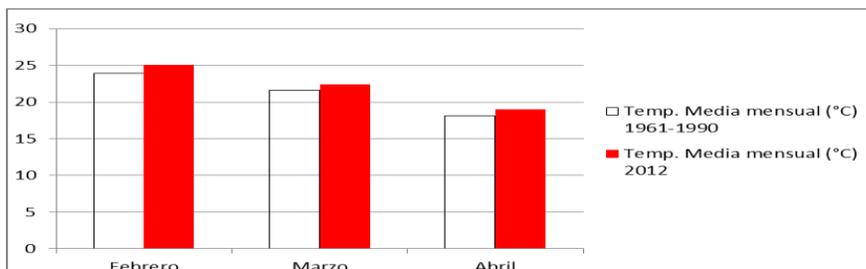
## 10 ANEXOS

Anexo No. 1. Promedio de las temperaturas en los meses de febrero, marzo y abril del 2012, de las temperaturas medias de la serie histórica 1961-1990 para dichos meses, y de las precipitaciones respectivas.

Mes/Fecha	Temperatura media mensual (°C)		Precipitación mensual (mm)	
	2012	1961-1990 (*)	2012	1961-1990 (*)
febrero	25.1	23.9	390.6	132
marzo	22.4	21.6	48.3	153
abril	19	18.1	56.6	125

Fuente: Rodríguez Palma.<sup>1</sup>

Anexo No. 2. Promedio de las temperaturas medias mensuales durante los meses de medición (2012) y la serie histórica 1961-1990 y precipitaciones mensuales durante las mediciones y el promedio de la serie histórica 1961-1990.



<sup>1</sup> Rodríguez Palma, R. 2013. Normales climatológicas EEFAS. (sin publicar)

Anexo No. 3. Tratamientos sanitarios realizados durante el período experimental.

Fecha de dosificación	Objetivo del tratamiento
junio del 2011	Manchas, gangrena y carbunco
noviembre del 2011	Brucelosis
diciembre (23) del 2011	Endo-Ectoparásitos (ivermectina al 1% más closantel al 12,5%)
febrero del 2012	Fiebre aftosa
febrero (9) del 2012	Endo-Ectoparásitos (ivermectina al 1% más closantel al 12,5%)
abril (9) del 2012	Endo-Ectoparásitos (ivermectina al 1% más closantel al 12,5%)

Fuente: Rodríguez Palma.<sup>2</sup>

Anexo No. 4. Tabla de pesaje promedio por parcela de los animales involucrados en el experimento (kg de Peso Vivo).

FECHA	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Parcela 4
6/5/2011	162,2	162,3	162,2	162,2
9/6/2011	168,0	172,7	165,3	161,7
6/7/2011	172,2	197,3	178,7	172,5
5/8/2011	184,7	217,0	206,3	176,5
30/8/2011	203,0	235,7	222,7	192,3
27/9/2011	218,3	253,0	232,7	205,3
27/10/2011	240,7	269,0	250,7	229,0
10/11/2011	246,0	278,3	259,7	239,3
25/11/2011	255,7	290,0	271,0	236,3
23/12/2011	271,7	309,0	294,7	249,7
16/1/2012	273,2	312,3	306,0	256,0
9/2/2012	267,0	310,7	295,7	256,0
14/3/2012	292,3	344,0	342,7	275,0
9/4/2012	321,7	369,7	354,0	304,0
30/4/2012	327,7	371,0	350,7	308,7

<sup>2</sup> Rodríguez Palma, R. 2013. Com. personal.

<b>kg / animal</b>	165,5	208,7	188,5	146,5
			<b>promedio</b>	177,3

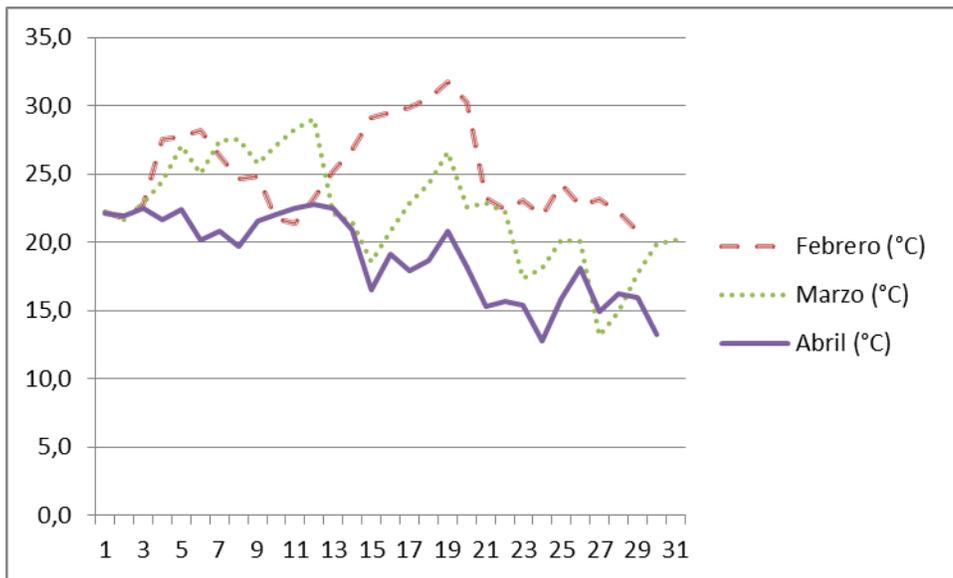
Anexo No. 5. Temperaturas medias diarias durante el período experimental en la EEFAS.

Día/Mes	Febrero (°C)	Marzo (°C)	Abril (°C)
1	22,3	22,2	22,2
2	21,8	21,7	22,0
3	22,8	22,9	22,5
4	27,6	24,5	21,7
5	27,7	27,1	22,4
6	28,2	25,0	20,2
7	26,3	27,5	20,9
8	24,7	27,5	19,7
9	24,8	25,8	21,6
10	21,8	27,1	22,0
11	21,4	28,3	22,5
12	23,3	29,1	22,8
13	25,2	22,2	22,5
14	26,8	21,5	20,9
15	29,1	18,6	16,5
16	29,5	20,9	19,1
17	29,9	22,9	17,9
18	30,5	24,3	18,7
19	31,7	26,7	20,8
20	30,3	22,6	18,2
21	23,3	22,9	15,3
22	22,4	22,2	15,7
23	23,1	17,4	15,4
24	22,0	18,1	12,8
25	24,3	20,2	15,9
26	22,7	20,1	18,2
27	23,2	13,2	15,0
28	22,2	14,9	16,3
29	20,9	17,7	16,0
30		19,9	13,3
31		20,2	

Promedio	25,1	22,4	19,0
----------	------	------	------

Fuente: Rodríguez Palma<sup>1</sup>

Anexo No. 6. Temperaturas medias diarias durante el período experimental en la EEFAS.



Fuente: Rodríguez Palma.<sup>1</sup>

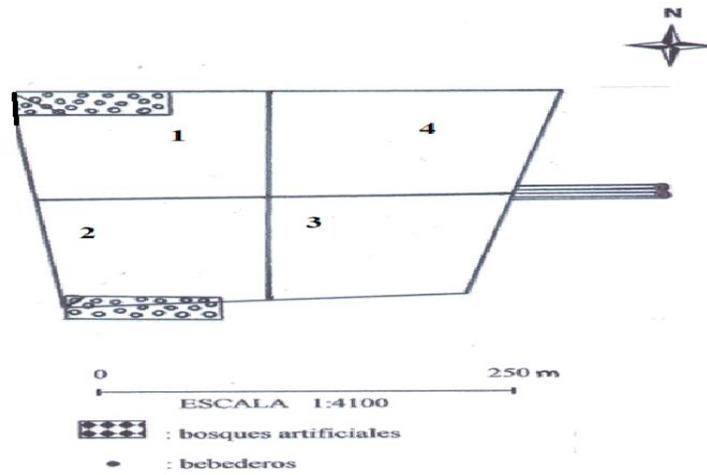
Anexo No. 7. Precipitaciones diarias (mm) durante el período experimental en la EEFAS.

Día/Mes	Febrero (mm)	Marzo (mm)	Abril (mm)
1	8,7	0,0	0,0
2	55,3	0,0	0,0
3	2,6	0,0	0,0
4	0,0	0,0	42,3
5	32,0	0,0	0,0
6	21,8	0,0	0,0
7	6,5	0,0	0,0
8	0,2	0,0	0,0
9	0,0	0,0	4,0

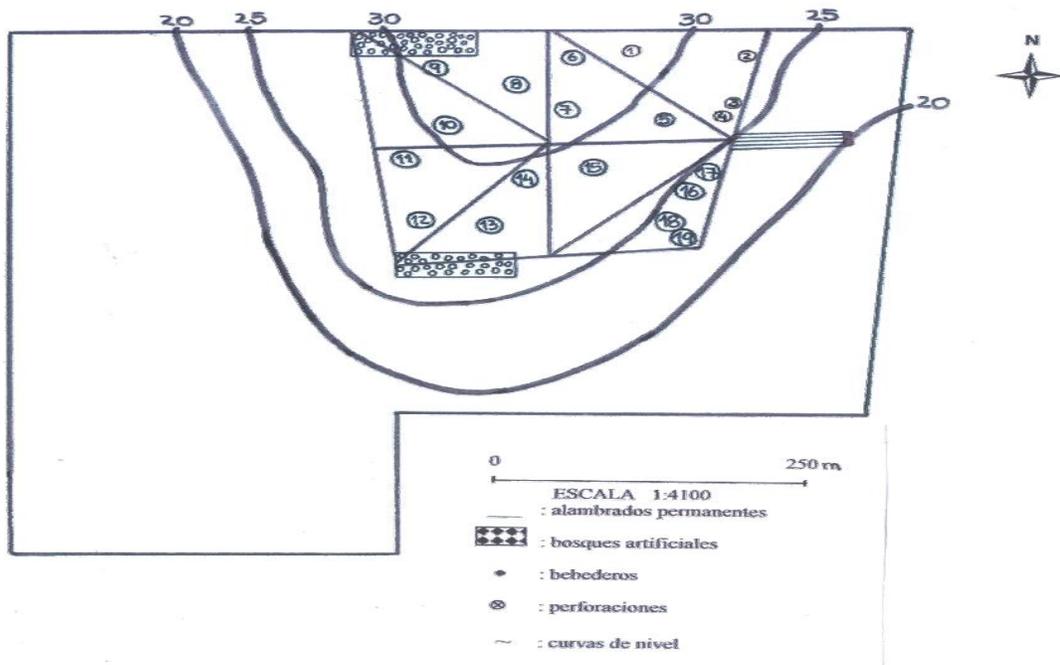
10	0,0	0,0	5,8
11	0,0	0,0	0,0
12	0,0	0,0	0,0
13	0,0	31,4	0,4
14	0,0	0,0	0,0
15	0,0	0,0	0,0
16	0,0	0,0	0,0
17	0,0	0,0	0,0
18	0,0	0,0	1,9
19	0,0	6,7	0,0
20	67,5	3,0	0,0
21	0,0	0,0	0,0
22	0,0	0,0	0,0
23	0,0	0,0	0,0
24	0,0	0,0	0,0
25	0,0	7,2	0,0
26	0,0	0,0	0,0
27	0,0	0,0	2,2
28	157,0	0,0	0,0
29	39,0	0,0	0,0
30		0,0	0,0
31		0,0	
Total	390,6	48,3	56,6
Promedio	13,5	1,6	1,9

Fuente: Rodríguez Palma<sup>1</sup>

Anexo no. 8. Mapa de suelos.



Anexo no. 9. Mapa de perforaciones.



## **Descripción de las perforaciones.**

Muestra no. 1:

Brunosol háplico eutríco

Profundidad: 34 cm

0 – 14 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

14 – 34 cm: horizonte Au 2, arcillo limoso, pardo más oscuro, transición abrupta

+ 34 cm: tosca de Formación Fray Bentos

Muestra no. 2:

Litosol

Profundidad: 15 cm

0 – 15 cm: horizonte Au 1, franco arcillo limoso, pardo, con gravas

+ 15 cm: R (Basalto consolidado)

Muestra no. 3:

Brunosol eutríco

Profundidad: -- cm

0 – 39 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo muy oscuro, transición gradual

39 – 64 cm: horizonte Bt 21, arcillo limoso pesado, pardo muy oscuro, transición gradual

64 – 97 cm: horizonte Bt 22, arcillo limoso pesado, pardo más claro

+ 97 cm: --

Muestra no. 4:

Brunosol eutríco (Idem 3)

Observación: aproximadamente a 20 metros del afloramiento de Basalto

Muestra no. 5:

Brunosol eutríco

Profundidad: -- cm

0 – 30 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo muy oscuro, transición gradual

30 – 75 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo muy oscuro

+ 75 cm: --

Muestra no. 6:

Brunosol eutrico

Profundidad: 74 cm

0 – 22 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

22 – 50 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

50 – 65 cm: horizonte BC, franco arcillo limoso, pardo, transición gradual

65 – 74 cm: horizonte C, franco arcillo limoso, con abundantes concreciones de carbonato de calcio

+ 74 cm: horizonte C. Material generador lodolita cuaternaria

Muestra no. 7:

Brunosol eutrico

Profundidad: 80 cm

0 – 27 cm: horizonte Au 1, franco arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

27 – 60 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

60 – 80 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, transición gradual

+ 80 cm: horizonte C, lodolita cuaternaria, muchas concreciones de carbonato de calcio

Muestra no. 8:

Brunosol eutrico

Profundidad: -- cm

0 – 24 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

24 – 62 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

62 – 74 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con pocas concreciones de carbonato de calcio, transición gradual

+ 74 cm: --

Muestra no. 9:

Brunosol eutrico

Profundidad: -- cm

0 – 24 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

24 – 56 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

56 – 71 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con pocas concreciones de carbonato de calcio

+ 71 cm: --

Muestra no. 10:

Brunosol eutríco

Profundidad: -- cm

0 – 23 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

23 – 50 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

50 – 75 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con pocas concreciones de carbonato de calcio

+ 75 cm: --

Muestra no. 11:

Brunosol eutríco típico

Profundidad: 60 cm

0 – 26 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

26 – 48 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

48 – 60 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con pocas concreciones de carbonato de calcio, transición gradual

+ 60 cm: carbonato de calcio consolidado

Muestra no. 12:

Brunosol eutríco

Profundidad: 57 cm

0 – 20 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

20 – 45 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

45 – 57 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con concreciones chicas de carbonato de calcio, transición gradual

+ de 57 cm: carbonato de calcio consolidado

Muestra no. 13:

Brunosol eutríco

Profundidad: 75 cm

0 – 25 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

25 – 60 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

60 – 75 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo oscuro, con pocas concreciones de carbonato de calcio y poca gravilla, transición gradual

+ 75 cm: R

Muestra no. 14:

Brunosol eutrico

Profundidad: -- cm

0 – 25 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

25 – 60 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

60 – 88 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con concreciones chicas de carbonato de calcio

+ 88 cm: --

Muestra no. 15:

Brunosol eutrico

Profundidad: 68 cm

0 – 21 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

21 – 51 cm: horizonte Bt 2, arcillo limoso pesado, pardo oscuro, transición gradual

51 – 68 cm: horizonte BC, arcillo limoso, pardo, con abundantes concreciones de carbonato de calcio, transición gradual

+ 68 cm: horizonte C, tosca de Formación Fray Bentos, pardo claro, con abundantes concreciones de carbonato de calcio

Observación: muestra ubicada donde quiebra la pendiente

Muestra no. 16:

Litosol

Profundidad: 29 cm

0 – 29 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición abrupta

+ 29 cm: R

Observación: afloramiento de Basalto cerca

Muestra no. 17:

Brunosol háplico

Profundidad: 45 cm

0 – 39 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

39 – 45 cm: horizonte Au 2, arcillo limoso más pesado que el anterior, pardo oscuro, transición abrupta

+ 45 cm: R

Muestra no. 18:

Litosol

Profundidad: 25 cm

0 – 25 cm: horizonte Au 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición abrupta  
 + 25 cm: R tosca de Formación Fray Bentos, pardo claro, con abundantes concreciones de carbonato de calcio

Muestra no. 19:

Brunosol háplico

Profundidad: 53 cm

0 – 30 cm: horizonte AU 1, arcillo limoso, pardo oscuro, transición gradual

30 – 40 cm: horizonte AC, franco arcillo limoso, pardo, transición clara

+ 40 cm: R tosca de Formación Fray Bentos, pardo claro, con abundantes concreciones de carbonato de calcio

Anexo No. 10. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre las variables de producción animal en el período de evaluación.

	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Parcela 4	N0	N100	N.S
VARIABLES							
Carga (Kg PV/ha)	559	812,5	641,5	628,1	593,55	727	0,2848
GMD (Gramos/animal fijo/día)	0,749	0,7449	0,679	0,6502	0,6996	0,71195	0,8545
Kg de carne producidos/ha (animal fijos + volantes)	115,56	126,38	91,53	120,8	118,18	108,96	0,6528

GMD = ganancia media diaria

N.S = nivel de significancia

