

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EVALUACIÓN DEL EFECTO RESIDUAL DE LA FERTILIZACIÓN
NITROGENADA DE
CAMPO NATURAL EN EL PERÍODO OTOÑO-INVIERNAL BAJO PASTOREO
VACUNO

por

Dalma BENTANCUR JACKSON
Leonardo FERRÉS SALVERAGLIO

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

MONTEVIDEO
URUGUAY
2020

Tesis aprobada por:

Director: _____
Ing. Agr. Mg.Sc. Ricardo Rodríguez Palma

Ing. Agr. MSc. Diego Michelini

Ing. Agr. MSc. Dr. Pablo Boggiano

Fecha: 30 de diciembre de 2020

Autores: _____
Dalma Bentancur

Leonardo Ferrés

AGRADECIMIENTOS

A nuestras familias, en especial a nuestros padres por su constante apoyo a lo largo de la carrera.

A nuestros directores de tesis, por su dedicación y orientación.

A los funcionarios que colaboraron en el trabajo de campo y laboratorio.

A Facultad de Agronomía, por la formación profesional.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	IX
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. OBJETIVOS.....	2
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1. INTRODUCCIÓN.....	3
2.2. CRECIMIENTO DE PLANTAS FORRAJERAS.....	3
2.2.1. <u>Morfogénesis de la parte aérea</u>	4
2.2.1.1. Tasa de elongación foliar.....	6
2.2.1.2. Tasa de aparición foliar.....	7
2.2.1.3. Vida media foliar.....	7
2.2.2. <u>Características estructurales de la pastura</u>	7
2.2.2.1. Número de hojas verdes.....	7
2.2.2.2. Longitud foliar promedio.....	8
2.2.2.3. Longitud foliar total.....	8
2.2.2.4. Número de macollos.....	8
2.3. FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA..	9
2.3.1. <u>Factores ambientales</u>	9
2.3.1.1. Efecto de la cantidad y calidad de la luz.....	9
2.3.1.2. Efecto de la temperatura.....	12
2.3.1.3. Efecto de la disponibilidad de agua.....	13
2.3.1.4. Efecto de la disponibilidad de nutrientes.....	15
2.3.2. <u>Factores de manejo</u>	19
2.3.2.1. Influencia del pastoreo.....	19
2.4. ESPECIES GRAMÍNEAS EN ESTUDIO.....	25
2.4.1. <u>Especies invernales</u>	25
2.4.1.1. <i>Stipa setigera</i> Presl (<i>Stipa neesiana</i> Trinius)	26
2.4.1.2. <i>Bromus auleticus</i> Trinius.....	26

2.4.1.3.	<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trinius y Ruprecht) Hackel.....	26
2.4.2.	<u>Especies estivales</u>	27
2.4.2.1.	<i>Paspalum dilatatum</i> Poiret.....	27
2.4.2.2.	<i>Paspalum notatum</i> Flügge.....	27
2.4.2.3.	<i>Coelorhachis selloana</i> Hackel.....	28
2.4.3.	<u>Crecimiento comparativo en el período invernal en las especies medidas</u>	28
2.5.	HIPÓTESIS.....	30
3.	<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	32
3.1.	CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES.....	32
3.1.1.	<u>Ubicación del sitio experimental y período experimental</u>	32
3.1.2.	<u>Tratamientos y diseño experimental</u>	32
3.1.3.	<u>Suelos del sitio experimental</u>	32
3.1.4.	<u>Vegetación del sitio experimental</u>	33
3.1.5.	<u>Variables meteorológicas</u>	33
3.1.6.	<u>Animales utilizados</u>	34
3.1.7.	<u>Determinaciones generales en la pastura</u>	34
3.1.7.1.	Crecimiento del forraje.....	34
3.1.7.2.	Biomasa aérea disponible.....	34
3.1.7.3.	Altura de la pastura.....	35
3.2.	METODOLOGÍA EXPERIMENTAL.....	35
3.2.1.	<u>Conducción del pastoreo</u>	35
3.2.2.	<u>Marcación de individuos</u>	35
3.2.3.	<u>Mediciones</u>	35
3.2.4.	<u>Muestreo destructivo y determinaciones de laboratorio</u>	36
3.2.5.	<u>Extracción de panes</u>	36
3.3.	ESTIMACIONES REALIZADAS EN LA PASTURA.....	36
3.3.1.	<u>Variables de flujo de tejido foliar por macollo</u>	37
3.3.1.1.	Elongación foliar.....	37
3.3.1.2.	Senescencia foliar.....	37
3.3.1.3.	Crecimiento neto foliar.....	37
3.3.1.4.	Consumo foliar.....	37

3.3.2.	<u>Variables morfogénicas y de estructura</u>	37
3.3.2.1.	Número de hojas vivas por macollo.....	37
3.3.2.2.	Tasa de aparición foliar.....	38
3.3.2.3.	Intervalo de aparición foliar.....	38
3.3.2.4.	Vida media foliar.....	38
3.3.3.	<u>Variables relacionadas a los mecanismos de defoliación</u>	38
3.3.3.1.	Severidad y frecuencia de la defoliación.....	38
3.3.4.	<u>Flujos de tejido en materia seca por individuo y por unidad de superficie</u>	39
3.3.5.	<u>Eficiencia de cosecha</u>	39
3.4.	MEDICIONES Y ESTIMACIONES REALIZADAS SOBRE LOS ANIMALES.....	39
3.5.	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	40
4.	<u>RESULTADOS</u>	42
4.1.	VARIABLES GENERALES.....	42
4.1.1.	<u>Tasa de crecimiento de forraje</u>	42
4.1.2.	<u>Biomasa aérea</u>	42
4.1.3.	<u>Altura del tapiz</u>	43
4.2.	VARIABLES LINEALES FOLIARES A NIVEL DE MACOLLO....	43
4.2.1.	<u>Tasa de elongación foliar</u>	44
4.2.2.	<u>Tasa de senescencia foliar</u>	45
4.2.3.	<u>Tasa de crecimiento neto foliar</u>	46
4.2.4.	<u>Tasa de consumo foliar</u>	47
4.3.	VARIABLES MEDIDAS A NIVEL DE MACOLLO EN MATERIA SECA.....	48
4.3.1.	<u>Tasa de crecimiento bruto en mg/macollo de materia seca</u>	49
4.3.2.	<u>Tasa de senescencia en mg/macollo de materia seca</u> ...	50
4.3.3.	<u>Tasa de crecimiento neto en mg/macollo de materia seca</u>	51
4.3.4.	<u>Tasa de consumo en mg/macollo de materia seca</u>	52
4.4.	VARIABLES MEDIDAS POR UNIDAD DE SUPERFICIE.....	53

4.4.1.	<u>Tasa de crecimiento bruto por superficie</u>	54
4.4.2.	<u>Tasa de senescencia por superficie</u>	55
4.4.3.	<u>Tasa de crecimiento neto por superficie</u>	56
4.4.4.	<u>Tasa de consumo por superficie</u>	57
4.5.	PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR MACOLLO.....	58
4.5.1.	<u>Tasa de defoliación</u>	59
4.5.2.	<u>Intervalo de defoliación</u>	60
4.5.3.	<u>Intensidad de defoliación</u>	60
4.6.	PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA.....	61
4.6.1.	<u>Intensidad de defoliación</u>	61
4.6.2.	<u>Consumo foliar</u>	64
4.7.	EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES..	67
4.7.1.	<u>Intervalo de aparición de hojas</u>	69
4.7.2.	<u>Tasa de aparición foliar</u>	69
4.7.3.	<u>Vida media foliar</u>	70
4.7.4.	<u>Longitud foliar promedio</u>	71
4.7.5.	<u>Longitud foliar total</u>	72
4.7.6.	<u>Densidad de macollos</u>	73
4.7.7.	<u>Peso promedio del macollo</u>	74
4.7.8.	<u>Ancho foliar</u>	75
4.7.9.	<u>Peso gravimétrico de hoja elongando</u>	76
4.7.10.	<u>Peso gravimétrico de hoja madura</u>	77
4.7.11.	<u>Número de hojas vivas por macollo</u>	78
4.8.	EFFECTO EN LA EFICIENCIA DE COSECHA DEL FORRAJE CRECIDO.....	79
4.9.	VARIABLES DE DESEMPEÑO Y PRODUCCIÓN ANIMAL.....	82
5.	<u>DISCUSIÓN</u>	85
5.1.	INTRODUCCIÓN.....	85

5.2. ANÁLISIS SOBRE EL CRECIMIENTO DE FORRAJE MEDIDO CON JAULAS DE EXCLUSIÓN Y EN LOS MACOLLOS MARCADOS.....	85
5.3. ANÁLISIS DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES Y SU ASOCIACIÓN CON EL CRECIMIENTO.....	87
5.3.1. <u>Análisis de variables a nivel de macollo en materia seca (mg/macollo de MS)</u>	90
5.3.2. <u>Análisis de variables a nivel de unidad de superficie (kg/ha/día de MS)</u>	90
5.4. PATRONES DE DEFOLIACIÓN, EFICIENCIA DE COSECHA Y CONSUMO ANIMAL.....	92
5.5. EFECTOS EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL.....	95
5.6. CONSIDERACIONES FINALES.....	96
6. <u>CONCLUSIONES</u>	99
7. <u>RESUMEN</u>	100
8. <u>SUMMARY</u>	102
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	104
10. <u>ANEXOS</u>	114

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Temperatura media mensual y precipitación acumulada mensual.....	33
2. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre la tasa de crecimiento de forraje (kg MS/ha/día).....	42
3. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre la biomasa aérea (kg MS/ha).....	42
4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz promedio (cm) durante el período de mediciones.....	43
5. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa de crecimiento neto foliar y tasa de consumo foliar, en función de los factores considerados.....	44
6. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día).....	45
7. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día).....	46
8. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de crecimiento neto foliar (cm/macollo/día).....	47
9. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de consumo foliar (cm/macollo/día).....	48
10. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto individual, tasa de senescencia individual, tasa de crecimiento neto individual y tasa de	

consumo individual en mg MS/macollo/día, en función de las fuentes de variación analizadas.....	49
11. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por macollo (mg MS/macollo/día).....	50
12. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por macollo (mg MS/macollo/día).....	51
13. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg MS/macollo/día).....	52
14. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por macollo (mg MS/macollo/día).....	53
15. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto por superficie, tasa de senescencia por superficie, tasa de crecimiento neto por superficie y tasa de consumo por superficie en kg MS/ha/día, en función de las fuentes de variación analizadas.....	54
16. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (kg MS/ha/día).....	55
17. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por superficie (kg MS/ha/día).....	56
18. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (kg MS/ha/día).....	57
19. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por superficie (kg MS /ha/día).....	58
20. Significancia de los análisis de varianza para la tasa, la frecuencia y la intensidad de defoliación.....	59

21. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por macollo (hojas/día).....	59
22. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de defoliación por macollo (en días).....	60
23. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la intensidad de defoliación por macollo (en porcentaje).....	61
24. Significancia de los análisis de varianza para la intensidad de defoliación por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados.....	62
25. Intensidad de defoliación (en porcentaje) por categoría de edad de la hoja para cada especie, para el tratamiento N0.....	62
26. Intensidad de defoliación (en porcentaje) por categoría de edad de la hoja para cada especie, para el tratamiento N100 ..	63
27. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos y entre especies, en la intensidad de defoliación por categoría de edad de la hoja.....	63
28. Significancia de los análisis de varianza para el consumo por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados.....	64
29. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en cm/macollo/día y en porcentaje total registrado en el macollo) para el tratamiento N0.....	65
30. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en cm/macollo/día y en porcentaje total registrado en el macollo) para el tratamiento N100.....	66

31. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos y entre especies, para consumo, por categoría de edad de la hoja.....	66
32. Significancia de los análisis de varianza para las variables morfogénicas y características estructurales en función de los factores considerados.....	68
33. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (en días).....	69
34. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/días).....	70
35. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la vida media foliar (días).....	71
36. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud de hoja promedio (cm/hoja).....	72
37. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud foliar total del macollo (cm/macollo).....	73
38. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la población de macollos (número de macollos/m ²).....	74
39. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el peso promedio del macollo (gramos).....	75
40. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie en el ancho de lámina (cm).....	76
41. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg de MS/cm) de la hoja elongando.....	77

42. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico de la hoja madura (mg de MS/cm).....	78
43. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el número de hojas vivas por macollo.....	79
44. Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de cosecha del forraje crecido potencial y actual en función de los factores considerados.....	80
45. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de cosecha de forraje crecido potencial y actual (en %)......	81
46. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos, para eficiencia de cosecha de forraje crecido potencial y actual.....	82
47. Efecto sobre las variables de producción animal.....	82

Figura No.

1. Relación entre las variables morfogenéticas y las características estructurales de la pastura.....	5
2. Evolución de la altura del tapiz durante el período de mediciones.....	43

1. INTRODUCCIÓN

En el país predominan las pasturas naturales ocupando un 64,3% de la superficie explotada (MGAP. DIEA, 2012), en donde los sistemas ganaderos predominantes basan su alimentación principalmente en este recurso.

Dentro de las gramíneas que componen al campo natural, coexisten especies con distintos síndromes fotosintéticos (C3 y C4), distintos hábitos de vida (anuales o perennes), distinto ciclo productivo (invernales o estivales) y distinto tipo productivo (finas, tiernas, ordinarias o duras). La presencia de especies con hábitos de vida perenne, genera estabilidad productiva a la producción de forraje a través de los años.

Dichas pasturas presentan mayor producción estival que invernal, explicado por la predominancia de gramíneas C4, que tienen una mayor contribución a la biomasa aérea. En general, el campo natural se caracteriza por presentar una baja proporción de leguminosas y una alta relación gramíneas estivales/gramíneas invernales (Carámbula, 1997). Las especies invernales, presentan menor contribución, pero producen forraje de mayor valor nutritivo durante el invierno.

Las comunidades vegetales se encuentran bajo el continuo efecto de la selección natural y adaptación, sometidas a diferentes medidas de manejo que el hombre les impone, como son: la carga animal, relación lanar/vacuno, fertilizaciones, tipos de pastoreos, entre otras. Utilizaciones inadecuadas de las pasturas conducen a un proceso de selección natural que favorecen la sobrevivencia y dominancia de las especies adaptadas a sobrepastoreos o subpastoreos, pero no a la producción eficiente de forraje de calidad.

Según Berretta et al. (2000), las limitantes de la productividad del forraje en el país son las variaciones climáticas entre e intra-anales y la baja disponibilidad de nutrientes provenientes del suelo. En general estos sistemas naturales presentan carencias de nitrógeno y fósforo. El agregado de fósforo y nitrógeno al suelo por medio de la fertilización, produce un incremento en la producción de forraje y genera modificaciones en la composición florística.

Los recursos naturales también pueden ser modificados favorablemente, a través de mejoramientos extensivos, siendo la siembra de leguminosas una estrategia de mejora al igual que la fertilización.

El aumento de la producción de forraje y la mejora de la calidad debido a estas técnicas, conllevan a un nuevo ajuste de carga animal, para mantener una altura o biomasa aérea de pastura determinada, buscando la máxima productividad por animal y por unidad de superficie y la mayor eficiencia económica.

Para lograr lo mencionado anteriormente, es imprescindible conocer el recurso a manejar. La utilización de modelos morfogenéticos permite conocer el funcionamiento de estas comunidades vegetales y cuantificar la respuesta a factores ambientales y de manejo de las especies que allí coexisten.

1.1. OBJETIVOS

- Evaluar el efecto de la historia de fertilización sobre la productividad primaria (crecimiento), utilización y productividad secundaria (producción animal) en campo natural, con once años de historia de fertilización nitrógeno-fosfatada, bajo un manejo con control del estado de la pastura (altura), sobre suelos de Basalto en el período otoño-invernal.
- A nivel de especies, en las principales tres especies C3 y tres especies C4 utilizando un modelo morfogenético cuantificar la producción de tejido foliar, el consumo, los mecanismos de defoliación (severidad e intensidad), y la eficiencia de cosecha del forraje crecido.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. INTRODUCCIÓN

La región del Basalto en el país abarca una superficie de casi cuatro millones de hectáreas, ocupando el 21% del territorio nacional, extendiéndose desde el Río Cuareim al Río Negro. En esta región hay presentes suelos superficiales rojos de fertilidad media o alta, suelos superficiales negros de fertilidad alta y suelos profundos de fertilidad muy alta (Millot et al., 1987).

Las pasturas naturales desarrolladas sobre los suelos profundos son las que presentan mayor producción anual de forraje, mientras que las desarrolladas sobre los suelos superficiales rojos son las que presentan mayor crecimiento invernal (Millot et al., 1987).

En las pasturas naturales las especies nativas que predominan son principalmente las gramíneas estivales, estando presentes en menor proporción las gramíneas invernales (Bemhaja et al., 1985).

Una planta forrajera, al igual que todo ser vivo, nace, crece, se reproduce y muere, en un ciclo definido y variable de acuerdo a características individuales de las diversas especies forrajeras (Millot et al., 1987). Para llevar a cabo dichos procesos, las plantas poseen el meristemo, la unidad morfológica básica, llamada también punto de crecimiento (Hodgson, 1990). Esta unidad morfológica contiene la fuente de células que dan origen a los nuevos tejidos, es donde se da la actividad principal y donde se determina el número de órganos a producir, y características como tamaño y tipo de órgano (Carámbula, 2002).

2.2. CRECIMIENTO DE PLANTAS FORRAJERAS

La producción de tejido foliar es un proceso continuo (Lemaire y Agnusdei, 2000) el cual resulta del balance de dos procesos opuestos: la fotosíntesis, que fija el anhídrido carbónico gaseoso (CO₂) en compuestos orgánicos; y la respiración, que a través de la oxidación de los carbohidratos, brinda energía para el desarrollo de las funciones vitales (Millot et al., 1987).

La acumulación de biomasa resulta de un balance positivo de ambos procesos. Se almacenan reservas en las bases de los macollos y raíces o se trasladan a tejidos jóvenes en actividad, para la formación y desarrollo de nuevas hojas y raíces. Si la tasa de suministro de asimilados es menor que la demanda para el crecimiento foliar, las plantas limitan el número de meristemas activos (reduciendo la densidad de macollos) para mantener el potencial de crecimiento foliar del macollo principal (Millot et al., 1987).

En una comunidad vegetal existen muchos factores que están limitando el crecimiento de las pasturas, como por ejemplo la nutrición mineral, las condiciones del clima, la disponibilidad hídrica, pero entre ellos la luz es el principal; la misma no es percibida con igual intensidad, ya que en muchos casos se da un mutuo sombreado (Millot et al., 1987). Por lo tanto, la producción y posibilidades de utilización de tejido foliar están reguladas por variables del ambiente y características del estado de la pastura, las cuales determinan el manejo óptimo del pastoreo (Parsons y Penning, 1988).

Las pasturas bajo pastoreo, tienen sus tejidos vegetales expuestos a los eventos de defoliación. Es por ello que el pastoreo afecta la fisiología de las plantas y la producción de tejido foliar nuevo (Parsons y Penning, 1988). Por lo tanto, la morfología de las especies resulta del producto de su composición genética y el entorno que experimentan, siendo un componente clave el pastoreo. Las especies forrajeras han evolucionado para adaptarse a la defoliación (Robson et al., 1988).

2.2.1. Morfogénesis de la parte aérea

“El término morfogénesis abarca los cambios estructurales que se producen a través del desarrollo de un organismo, y puede ser definido a partir de los procesos de formación, expansión y muerte de órganos” (Chapman y Lemaire, 1993).

El macollo de una gramínea representa una unidad morfofisiológica. Cada macollo está formado por la repetición de unidades similares denominadas fitómeros, diferenciadas a partir del mismo meristema apical. El fitómero de una gramínea consiste de una hoja, nudo, entrenudo, meristema axilar y meristema intercalar (Colabelli et al., 1998). En un macollo, 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 de las hojas precedentes (Colabelli et al., 1998).

Las variables morfogenéticas más importantes y que están determinadas genéticamente e influenciadas directamente por condiciones del ambiente son tres: tasa de aparición de hojas, tasa de elongación foliar y vida media foliar. Estas variables determinan los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo, a través de la modificación de las variables estructurales: el número de hojas vivas por individuo, el tamaño de las

hojas y la densidad de macollos. Las interacciones de éstas determinan el índice de área foliar (Chapman y Lemaire, 1993).

A continuación, se representa esquemáticamente las relaciones de las variables mencionadas anteriormente y su relación con la estructura de la pastura.

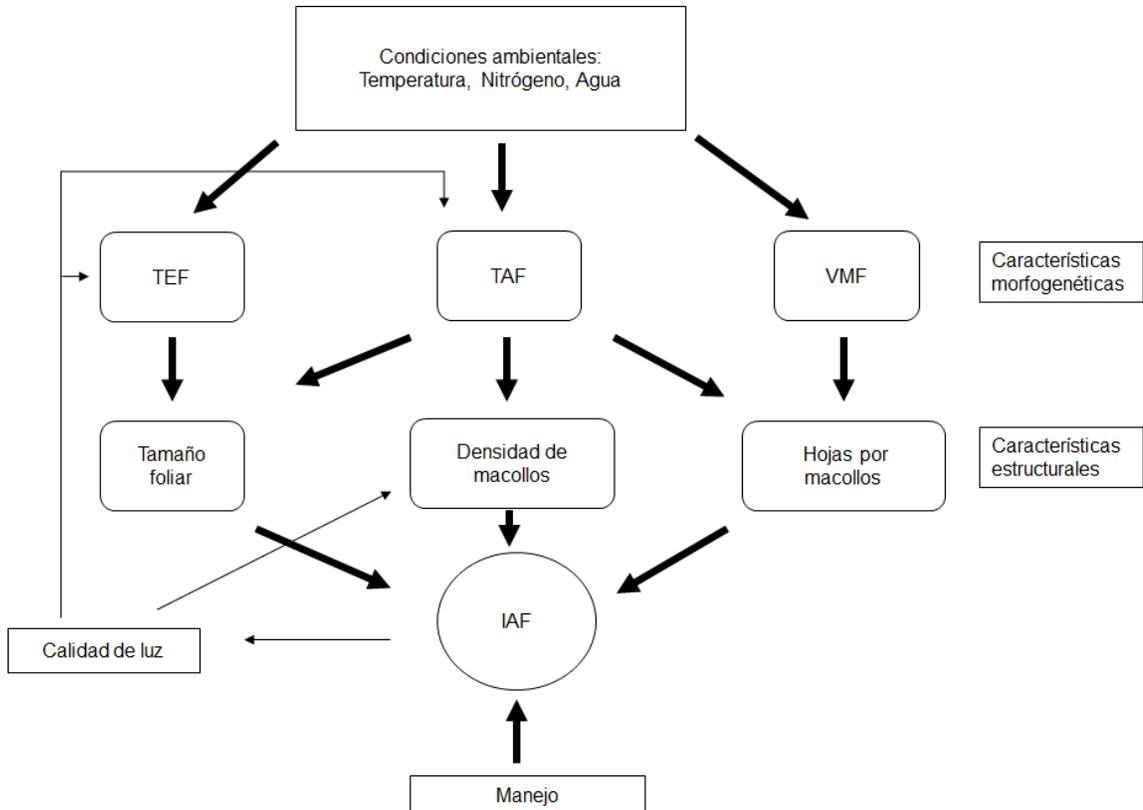


Figura No. 1. Relación entre las variables morfológicas y las características estructurales de la pastura

Fuente: Chapman y Lemaire (1993).

A partir de este esquema se puede deducir que la variable tasa de aparición foliar (TAF) juega un papel central, ya que determina o incide en las tres variables estructurales. También, los factores ambientales influyen de manera indirecta en la estructura. La luz es un componente más, determinante de la energía para la fotosíntesis y posterior crecimiento y desarrollo de hojas, tallos, raíces, y otros órganos; pero también constituye una fuente de información, ya que las plantas interceptan a través de receptores (fitocromos) distintas longitudes de ondas y en función del tipo de luz desencadenan diferentes

respuestas como puede ser: floración, germinación, emisión de macollos (Colabelli et al., 1998).

2.2.1.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar es el incremento en longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo (mm.día^{-1}) o de suma térmica ($\text{mm.}^{\circ}\text{día}^{-1}$). La elongación foliar es la principal expresión del crecimiento de una hoja. El ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud (Colabelli et al., 1998).

El alargamiento foliar de gramíneas está restringido a la “zona de crecimiento” en la base de la hoja en expansión, que está protegida por el conjunto de vainas de las hojas más viejas o pseudotallo (Davidson y Milthorpe, 1966). En esta zona de crecimiento se distingue una zona de multiplicación celular, una zona de alargamiento y una zona de maduración. La tasa de elongación foliar (TEF) es una función de la longitud o tamaño de la zona de crecimiento y de la tasa de elongación por segmento foliar, una vez que el crecimiento de las hojas se da en forma acrópeta y tiene diferentes velocidades según los segmentos (Skinner y Nelson, 1995). La misma puede ser definida como el producto entre la tasa de producción de células o proceso de división celular (número de células que madura por día en los meristemas basales) y la tasa y duración de la expansión celular (cambio en el largo ó elongación de las células que se da entre la producción por división y la maduración: Volenec y Nelson 1983, Mac Adam et al. 1989, Gastal et al. 1992); es decir que esta tasa depende de la tasa de división y de la tasa de elongación celular que sufren las hojas (Schnyder et al., 1999).

Los efectos del genotipo o el ambiente sobre la tasa de elongación son el resultado de su acción sobre uno o más de estos componentes del crecimiento. Por ejemplo, la temperatura, principalmente reduce la tasa de crecimiento elemental relativa (tasa de crecimiento en relación al tamaño inicial de la hoja), mientras que la sequía reduce el tamaño y la tasa de crecimiento elemental relativa en la zona de crecimiento (Schnyder et al., 1999).

En especies C3, la tasa de elongación foliar presenta una respuesta exponencial en rangos de temperatura de 0 a 12°C y una respuesta lineal entre rangos de temperatura de 12 a 22°C, aumentando el tamaño foliar (Lemaire y Chapman, 1996), a partir de 22°C hasta 36°C, la tasa de elongación decrece (Jauregui et al., 2016). En un rango de temperaturas medias diarias entre 12 y 20°C, la respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura es aproximadamente exponencial para especies C4, con respuesta lineal en el

rango de 20 a 35°C y una posterior estabilización y decrecimiento a temperaturas superiores a 35°C (Lemaire y Chapman, 1996).

2.2.1.2. Tasa de aparición foliar

Es el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo. Dicho intervalo puede ser expresado en días. 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). La inversa de la tasa de aparición foliar, se denomina filocrono y su unidad es grados día (Colabelli et al., 1998).

2.2.1.3. Vida media foliar

Es el intervalo transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de la senescencia de esta hoja. Puede ser expresada como número de intervalos de aparición de hojas, calculándola como el número de hojas vivas por el filocrón. 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 (Colabelli et al., 1998).

2.2.2. Características estructurales de la pastura

En una pastura, las plantas individuales están sometidas a continuas defoliaciones, variando estas en frecuencia e intensidad, en donde la capacidad de la especie de restaurar y mantener el equilibrio interno permite a ésta alcanzar un óptimo crecimiento (Lemaire y Chapman, 1996) dado por las características estructurales de la pastura.

2.2.2.1. Número de hojas verdes

“Se deduce que el número máximo de hojas vivas por macolla es aproximadamente una constante” (Davies 1988, Lemaire 1997). Este número máximo de hojas verdes por macolla (NHV) se puede estimar para un genotipo:
$$NHV = VMF \times TAF$$

2.2.2.2. Longitud foliar promedio

Esta característica es el producto de la tasa de elongación promedio (TEF, fase visible fuera de las vainas) y la duración durante la cual realiza este alargamiento (período de elongación).

El tiempo de alargamiento de una hoja es proporcional al intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas, que es, en sí la inversa de la tasa de aparición de las hojas (TAF). Esto implica que el tamaño final de la hoja debe ser proporcional a la relación entre la tasa de elongación y la tasa de aparición de la hoja (Agnusdei, 1999).

2.2.2.3. Longitud foliar total

Este indicador se determina al multiplicar la longitud foliar promedio, por la cantidad de hojas verdes presentes en un macollo (Agnusdei, 1999).

2.2.2.4. Número de macollos

El macollaje potencial es el número máximo de macollos que pueden ser emitidos a partir de un macollo primario. Las yemas productoras de macollos se encuentran en las axilas de las hojas, las cuales darán lugar a un nuevo macollo. La velocidad potencial de aparición de los macollos está directamente relacionada con la velocidad de aparición de las hojas (Davies, 1988). Estas relaciones entre el macollaje y la tasa de aparición foliar, se han formalizado a partir de los conceptos de "relleno del sitio" o "site filling" (Davies 1974, Neuteboom y Lantinga 1989) y "uso del sitio" ó "site usage" (Skinner y Nelson, 1992). Más recientemente se ha propuesto un enfoque estocástico para el macollaje (Matthew et al., 1999) para resolver algunas ambigüedades relacionadas con la parametrización del máximo del "sitio de llenado". *"Sin embargo, la complejidad de los factores que interactúan en el macollaje en condiciones reales, como el ambiente, la nutrición mineral o el suministro de agua, limitan este último a un nivel a menudo mucho más bajo que el macollaje potencial"* (Agnusdei, 1999).

La relación entre la tasa potencial de macollaje (determinada por la vida media foliar y el sitio de llenado máximo), y la tasa real de macollaje se convierte en una indicación de la intensidad de las restricciones que limitan la producción de nuevos macollos (Agnusdei, 1999).

La densidad de macollos en pasturas bajo pastoreo es función del balance entre la generación y la muerte de macollos. Una de las principales

causas de muerte es la remoción de los meristemas apicales por los animales en pastoreo; otra importante causa de muerte de macollos en pasturas densas es la falta de carbono como resultado de la competición por luz (Ong et al. 1978, Simon y Lemaire 1987, Lemaire y Chapman 1996).

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

2.3.1. Factores ambientales

Las características morfogénéticas y estructurales de las pasturas son influidas por el ambiente, en donde los procesos de captura y eficiencia de uso de los recursos inciden en la producción y la calidad de forraje (Agnusdei, 2013). Estas características estudiadas por la ecofisiología de pasturas, brindan elementos esenciales para el diseño de estrategias especializadas de manejo que aumenten la eficiencia y la sustentabilidad.

La vegetación de las pasturas naturales, presenta características taxonómicas y una estructura, que dependen en primera instancia de las condiciones de suelo y clima para cada estación del año. Tales condiciones determinan el grupo de especies que, según su forma de desarrollo y estrategias de supervivencia, sean capaces de colonizar el área, hasta alcanzar un estado de equilibrio o clímax (Millot et al., 1987).

2.3.1.1. Efecto de la cantidad y calidad de la luz

Nelson, citado por Agnusdei (2013), indica que la planta de las gramíneas tiene una sobre oferta de yemas axilares y de macollos, la cual es continuamente regulada para así poder ajustar la población a las condiciones ambientales y de manejo a la que está expuesta. Por lo que, el macollaje es una vía que tienen para adaptarse a los cambios en la intensidad y calidad de la luz, y así poder mantener su crecimiento y competitividad en la pastura.

La radiación solar es el recurso primario que define el potencial productivo de un ambiente determinado (Agnusdei, 2013). A su vez, la presencia de una mayor cantidad de biomasa foliar permite captar una mayor proporción de la radiación solar (Brougham, 1959).

La radiación fotosintéticamente activa absorbida (PARa) por el área foliar verde incide directamente en la cantidad de carbono fijado por unidad de tiempo. En donde la PARa es el resultado de la radiación fotosintéticamente activa

incidente (PAR_i) y de la eficiencia de absorción del canopeo (E_a). La eficiencia de absorción está determinada por varias variables: estado, tamaño y distribución geométrica del área de la hoja, aunque también por la radiación solar, la relación entre radiación difusa y directa y el ángulo de la radiación incidente (Lemaire y Chapman, 1996).

El índice de área foliar de una pastura se maximiza con la mayor proporción de radiación incidente interceptada por el canopeo, y durante el rebrote el crecimiento de la pastura incrementa hasta interceptar un 95-100% de esa radiación incidente. El IAF de la pastura en este punto es definido como "IAF óptimo" (Donald, citado por Chapman y Lemaire, 1993). El IAF óptimo varía según la estación y según la especie; es mayor en primavera y verano cuando la intensidad de la luz es mayor (Brougham, Black, citados por Chapman y Lemaire, 1993), y es mayor para las especies erectas en las cuales sus hojas están dispuestas verticalmente (Chapman y Lemaire, 1993).

La tasa de acumulación neta de biomasa se hace máxima cuando el IAF óptimo es alcanzado. A partir de ahí, ésta comienza a declinar, cuando las hojas de la parte baja del canopeo son sombreadas por debajo del punto de compensación de luz y hay una pérdida neta de carbono en estas hojas a través de su respiración (Donald, citado por Chapman y Lemaire, 1993). Estas hojas sombreadas eventualmente mueren, mientras que otras hojas pasan a la zona sombreada por debajo de su punto de compensación de luz. El rendimiento máximo es alcanzado cuando la tasa de crecimiento bruto producido es igualada por la tasa de senescencia foliar, a partir de entonces, la acumulación neta de biomasa deja de aumentar (Chapman y Lemaire, 1993).

En la estructura del canopeo, durante el crecimiento de una planta, ocurren cambios naturales en la calidad de luz debido al sombreado, los cuales son los responsables de la variación de las tasas de elongación y aparición foliar, pudiéndose encontrar variaciones entre especies (Gautier y Varlet-Grancher, 1996).

La luz además de su rol en la fotosíntesis en las plantas, actúa como fuente de señales afectando la morfogénesis. Estas señales son captadas por fotorreceptores de las plantas (fitocromos y criptocromos), que son responsables de las respuestas morfológicas a la relación rojo/rojo lejano y a las radiaciones azules (Casal et al., 1984).

Durante el desarrollo de la biomasa y el aumento del índice de área foliar, la relación rojo/rojo lejano disminuye dentro y en las partes bajas del canopeo. Se ha propuesto que la radiación rojo/rojo lejano actúa como una señal temprana de competencia por luz dentro del canopeo, desencadenando respuestas

morfogenéticas en aquellas hojas sombreadas y por consecuencia reduciendo la fotosíntesis de la planta. En cambio, la luz azul generalmente no se considera como una señal de luz anticipadora de la competencia, pero participa, junto con las respuestas a rojo/rojo lejano, en la plasticidad morfológica de las plantas (Casal et al. 1984, Gastal y Lemaire 2015).

Casal et al. (1984), hacen referencia a que debe tenerse en cuenta la necesidad de dar luz a la base de las pasturas, mediante pastoreos severos y poco frecuentes en épocas de rápido crecimiento, para estimular la actividad de las yemas axilares y aumentar la densidad de macollos de las pasturas.

El aumento de la longitud foliar y el número de hojas de la macolla está modulada por la calidad de la luz. La luz azul disminuye la tasa de elongación foliar, además tiene un efecto mayor disminuyendo la longitud de la vaina en comparación con la lámina. Por el contrario, la alta relación rojo/rojo lejano, aumenta la tasa de elongación final de la hoja, así como también el número de hojas (Casal et al., 1984).

Una vez que la planta percibe el estímulo lumínico, la respuesta en el macollaje puede tener dos posibilidades no excluyentes: por un lado, se genera un cambio en el balance hormonal, permitiendo liberación de yemas, las cuales podrán desarrollar un nuevo macollo. Y, por otro lado, la respuesta podría deberse a un incremento en el área foliar debido a la luz roja, provocando una mayor disponibilidad de fotoasimilados, que permitiría a su vez el desarrollo de más macollos (Casal et al., 1984).

A nivel de la pastura, en la medida que se desarrollan los macollos y estos no son defoliados, aumenta el índice de área foliar, en donde se genera una disminución de la luz azul y disminución de la relación rojo/rojo lejano, actuando simultáneamente y acelerando la longitud final de las hojas nuevas (Casal et al., 1984). El macollaje se reduce debido a la baja relación rojo/rojo lejano que experimentan las plantas durante el desarrollo del canopeo y a valores de índice de área foliar altos. La luz azul no desempeña un papel regulador significativo en el “uso del sitio” o tasa de aparición foliar, por lo tanto, no afecta a la aparición de los macollos (Casal et al., 1984).

Cuando hay poca intercepción de luz y de baja calidad se genera la muerte de los macollos, principalmente en los más jóvenes (Lemaire y Chapman, 1996). Estos no logran desarrollarse lo suficientemente rápido para mantener el acceso a la luz, en donde son dominados y sombreados por macollos más desarrollados, lo que desencadena que el suministro de carbono comience a ser limitado (Gastal y Lemaire, 2015). Muchas veces también ocurre que las yemas

axilares no logran emitir un macollo ya que abortan antes, dadas las situaciones mencionadas anteriormente (Lemaire y Chapman, 1996).

2.3.1.2. Efecto de la temperatura

La temperatura es la señal ambiental primaria que gradúa la demanda del programa morfogénico y la oferta del sistema de asimilación (Colabelli et al., 1998), considerándose como determinante de la tasa de crecimiento de la biomasa aérea (Anslow y Green 1976, Guillet et al. 1984).

Una vez que el carbono ha sido asimilado, su incorporación al nuevo tejido y a la expansión de la hoja en el brote individual dependen de la temperatura (Robson et al., 1988).

Así como la temperatura afecta la expansión foliar de una hoja, también afecta la senescencia de la hoja, para que el número medio de hojas vivas permanezca relativamente constante (Robson et al., 1988).

La temperatura además de afectar la tasa de aparición y senescencia de las hojas, afecta el tamaño final y la forma de una hoja junto con su velocidad y la duración del proceso de expansión. En general las altas temperaturas provocan una rápida extensión de las hojas en un periodo más corto, logrando una mayor longitud final, siendo más largas en relación al ancho y tienen proporcionalmente más lámina en relación con la vaina (Mitchell, Mitchell y Lucanus, Cooper, Cooper y McWilliam, Robson, citados por Robson et al., 1988).

La tasa de expansión del nuevo tejido foliar en una planta puede considerarse limitada por la producción o por el uso de asimilados. El uso de asimilados por los meristemos foliares está directamente determinado por la temperatura, que gobierna las tasas de división y expansión celular (Ben-Haj-Salah y Tardieu, citados por Lemaire y Agnusdei, 1999) y crea una demanda de asimilados de carbono y nitrógeno, para proporcionar energía y material para el tejido foliar en expansión. Cuando el suministro de asimilados es lo suficientemente grande como para satisfacer las demandas de los meristemos, el crecimiento de las hojas puede alcanzar el potencial determinado por la temperatura y el exceso de asimilados puede almacenarse como reservas de carbohidratos (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Para la mayoría de las especies C3, la tasa de aparición de hojas presenta una respuesta lineal a la temperatura, con un umbral entre 3 y 5°C; y para las especies C4, la temperatura umbral es más alta, entre 8 y 9°C (Lemaire y Agnusdei, 1999).

Para la tasa de elongación de la hoja la respuesta a la temperatura varía según la especie. Para las especies C3, Lemaire y Chapman (1996), indican una respuesta exponencial en valores de temperatura de 0 a 12°C similar a la reportada por Lemaire y Agnusdei (1999), en otras especies C3 en el rango de temperatura de 5 a 17°C, siendo lineal la respuesta por encima de esas temperaturas en un rango de 12 a 22°C (Lemaire y Chapman, 1996). Para las especies C4 entre 12 y 20°C, han encontrado una respuesta exponencial a la temperatura (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire y Agnusdei 1999).

La tasa de senescencia y la vida media foliar son afectadas por la temperatura de una manera similar a la tasa de aparición foliar (Lemaire y Agnusdei, 1999). En una condición de estabilidad en la pastura se alcanza un equilibrio entre las tasas de aparición y de muerte de hojas, logrando un máximo de hojas vivas por macollo (Lemaire y Chapman, 1996).

Para que ocurra lo mencionado anteriormente, en períodos de activo crecimiento cuando hay un incremento de la tasa de senescencia foliar frente a aumentos de la temperatura, el recambio de tejido foliar se acelera, disminuyendo la vida media foliar de las hojas y así se mantiene constante el número de hojas (Colabelli et al., 1998).

Según Lemaire y Agnusdei (1999), la longitud final de la hoja tiende a disminuir de otoño a invierno en relación con la tendencia de disminución de las temperaturas, para luego aumentar progresivamente con el aumento de la temperatura durante la primavera. En un período de temperaturas decrecientes, como el otoño, las porciones de tejido de las hojas que senescen cada día son más grandes que las que se producen actualmente, y esto conduce a un equilibrio negativo entre el crecimiento y la senescencia. En otras palabras, las hojas producidas durante el otoño senescen progresivamente durante el invierno y son reemplazadas por hojas más cortas producidas bajo las condiciones de temperatura más bajas.

Por el contrario, durante un período de temperaturas crecientes, como la primavera, se obtendrá un equilibrio positivo entre ambos flujos.

2.3.1.3. Efecto de la disponibilidad de agua

La disponibilidad de agua es el factor ambiental de mayor importancia que afecta el crecimiento, la distribución y sobrevivencia de las plantas en las pasturas naturales en el mundo (Brown, 1995).

El principal efecto que causa una disminución de disponibilidad de agua, es la disminución del crecimiento del índice de área foliar, lo que conlleva a menor interceptación de radiación solar; el efecto en la productividad primaria depende de cuánto se afecten los mecanismos como lo son la fotosíntesis, el crecimiento foliar y la distribución de asimilados (Nabinger, 1998).

En cuanto al efecto en la distribución de asimilados, se incrementa la distribución hacia las raíces, buscando sustentar un mayor desarrollo radicular, tratando de explorar un mayor volumen de suelo, hacia horizontes que contengan agua. Debido a esta modificación hay menor suministro de carbono a la parte aérea, generando una reducción de la actividad fotosintética de la hoja e indirectamente un menor desarrollo de área foliar, lo cual lleva a menor interceptación de radiación incidente (Nabinger, 1998).

La actividad fotosintética de una hoja, puede controlarse mediante la intensidad del intercambio de gases, entre la atmósfera interna de la hoja y la atmósfera externa. Estos intercambios de dióxido de carbono tienen lugar a través de los estomas, cuyo grado de apertura depende en gran medida del grado de hidratación de los tejidos de la hoja (Nabinger, 1998). El grado de hidratación de los tejidos de la hoja se puede dimensionar a través del potencial hídrico de la hoja. La evolución de la conductancia estomática depende del potencial hidráulico de la hoja. Hasta valores de $-1,0$ MPa, la apertura de los estomas sigue siendo máxima, para valores menores hay una disminución casi lineal en la conductancia estomática, y esta es prácticamente nula para valores cercanos a $-2,0$ MPa (Nabinger, 1998).

El potencial hídrico de las hojas es una función del potencial hídrico del suelo y la demanda de evaporación impuesta por factores del clima, como lo son la radiación, temperatura, el viento, humedad del aire, al igual que también propiedades de la superficie de la hoja (Nabinger, 1998). Las plantas presentan una respuesta a la disminución del potencial hídrico de la hoja que no es instantánea, ya que se genera una adaptación progresiva, donde el suelo juega un papel amortiguador, dependiendo de las reservas de agua que él mismo presente (Nabinger, 1998).

En momentos de déficit hídrico las plantas modifican su programa ontogénico, el cual implica reducir la demanda de asimilados a la parte aérea, reducción en el número de tallos y de hojas, como así también de su tamaño. Esta es una estrategia que garantiza la sobrevivencia de las plantas, pero que conduce según el tiempo de déficit hídrico a una limitación de la capacidad de competencia por luz por la reducción del área foliar por planta (Nabinger, 1998).

En cuanto al crecimiento de las plantas, situaciones de déficit hídrico causan un efecto negativo en el proceso de expansión del área foliar; siendo la elongación celular quien se ve más afectada, en comparación con la división celular. Esto se traduce en una menor tasa de elongación foliar, lo que conlleva a un menor tamaño de las hojas. Además, se reduce la tasa de macollaje y el número de hojas vivas que en un macollo se pueden encontrar; generando (cuando el déficit hídrico es por periodos prolongados), incrementos en los procesos de senescencia de hojas y macollos (Colabelli et al., 1998).

Ante las situaciones mencionadas, la vida media foliar se reduce y las pasturas resultan ser menos densas. El conjunto de los efectos mencionados anteriormente del déficit hídrico sobre las variables morfogénicas a nivel de macollo y variables estructurales de las pasturas, determina una fuerte incidencia sobre el desarrollo del índice de área foliar (Colabelli et al., 1998).

2.3.1.4. Efecto de la disponibilidad de nutrientes

La disponibilidad de nutrientes tiene efecto directo en el aprovechamiento de los recursos ambientales disponibles, en donde, si se presenta una restricción nutricional se afecta la eficiencia en el uso del agua, de la radiación solar y de la temperatura (Agnusdei, 2013).

Dado que el carbono es el componente principal de los tejidos vegetales, la tasa de acumulación de biomasa en las comunidades vegetales está determinada por la tasa de acumulación de carbono, siendo ésta última influenciada por el contenido de nitrógeno en el tejido vegetal. Por lo tanto, la dinámica de los dos recursos, para el crecimiento de las plantas están estrechamente vinculadas (Lemaire y Chapman, 1996). La cantidad de carbono que fija una planta está relacionada con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida (Lemaire y Chapman, 1996).

Una serie de experimentos reportados por Agnusdei (2013), muestran claramente que la deficiencia de nitrógeno reduce la capacidad de las pasturas para capturar o interceptar la radiación solar (RI). También demostró que la deficiencia afecta la eficiencia de uso de la radiación solar interceptada (EUR) de modo que, a igual cantidad de radiación interceptada, la producción de forraje de las pasturas limitadas por disponibilidad de nutrientes se ve disminuida en comparación con las pasturas adecuadamente nutridas. Lo mismo pasa con el aprovechamiento del agua.

El nitrógeno afecta la expresión de las variables morfogénicas de varias maneras; por ejemplo, la tasa de elongación de la hoja depende en gran medida

de este nutriente, el cual causa aumentos de esta variable cuando se realizan aplicaciones de nitrógeno. Esta respuesta se ha observado en especies de hábito de crecimiento cespitoso ya sean C3 ó C4 y en especies de hábito de crecimiento estolonífero aunque en menor magnitud que en las primeras, producto de que el nitrógeno incrementa además la tasa de elongación del estolón (Cruz y Boval, 1999). En cuanto a la variable tasa de aparición foliar, el nitrógeno no tiene gran efecto, habiéndose reportado en especies de hábito de crecimiento cespitoso que en altos niveles de nitrógeno la tasa de aparición foliar, el ancho de la hoja y la senescencia de la hoja tienden a ser ligeramente más altos, aunque sin diferir estadísticamente (Gastal y Lemaire, 1988). La respuesta en la tasa de aparición foliar es consecuencia de los cambios en la longitud de la vaina, que se dan producto del régimen de defoliación y del efecto de la temperatura en la aparición de hojas (Cruz y Boval, 1999). En especies de hábito de crecimiento estolonífero la magnitud de la respuesta en la aparición de hojas es mayor a la reportada en especies cespitosas, producto de la elongación del estolón en respuesta al nitrógeno, que provoca elongación de los entrenudos y por ende la separación de una hoja en relación a la precedente (Cruz y Boval, 1999).

El tamaño final de la hoja aumenta considerablemente con la nutrición de nitrógeno. Este efecto positivo del nitrógeno, se explica por dos procesos diferentes: aumento en la tasa de elongación de las hojas e incremento de la duración de ese período consecuencia del aumento del largo de las vainas foliares (aumento del filocrón). El efecto positivo del nitrógeno en el tamaño de la hoja aumenta a mayor número de hojas, explicado por el aumento progresivo del filocrón, debido al aumento en la longitud de las vainas foliares sucesivas y a la duración de la elongación de la hoja (Cruz y Boval, 1999).

El nitrógeno tiene un efecto positivo en el macollaje, tanto en especies templadas como tropicales, a pesar del reducido efecto en aumento del número de hojas, sí aumenta la proporción de macollos que crecen en sitios potenciales de yemas axilares (dado que no todos los brotes axilares inducen el desarrollo de un macollo cuando el ambiente nutricional es deficiente, Cruz y Boval, 1999).

Según Mazzanti et al. (1994a), cuando se realizan pastoreos con defoliaciones continuas, la respuesta de la tasa de elongación foliar a la aplicación de nitrógeno es baja, en comparación a la observada con pastoreos rotativos. En esos casos la defoliación continua de hojas determina que la principal vía de respuesta a la aplicación de nitrógeno en crecimiento de forraje sea el incremento del macollaje.

Cuando se realizan fertilizaciones otoño-invernales con dosis superiores a los 150 kg/ha de nitrógeno no llevan a aumentos en la producción total de forraje. Por otro lado es claro el efecto positivo de reducir la intensidad de

pastoreo, cuando se reduce la fertilización con nitrógeno, en cambio a altos niveles de nitrógeno se debería pensar en aumentar la intensidad de pastoreo (Boggiano et al., 2005).

Según Lemaire, citado por Boggiano et al. (2005), con niveles de fertilizaciones crecientes de nitrógeno, se acelera el ritmo de crecimiento, la reposición del área foliar es más rápida y comienza antes el sombreado en estratos inferiores, lo cual reduce los ritmos de acumulación de forraje. Por lo cual una remoción más intensa de forraje (aumento de carga), determinará un retraso en el inicio del sombreado, que llevará a una mayor acumulación de forraje (Boggiano et al., 2005).

En cuanto a la contribución de las especies en comunidades multiespecíficas, se ha observado que las gramíneas invernales aumentan con el agregado de nitrógeno, y manejando cargas relativamente altas, lo que implica bajos niveles de oferta de forraje. En cambio, cuando no se agrega fertilizante nitrogenado, la contribución de estas especies aumentan con aumentos de la oferta de forraje (bajas cargas), indicando la necesidad de manejar pastoreos menos intensos en otoño e invierno para promover la contribución de las gramíneas invernales (Boggiano et al., 2005).

“Es bien claro que las dosis de fertilizantes a utilizar para obtener rendimientos máximos varían con las condiciones de suelo y clima de cada sitio en cualquier región o país” (Ayala y Carámbula, 1994), destacándose que la respuesta a la fertilización nitrogenada presenta variabilidad entre años (Ayala y Carámbula, 1994).

El agregado de fertilizantes como fósforo y nitrógeno al suelo, produce un incremento en la producción, la calidad de las pasturas naturales y genera cambios en la composición botánica, incrementando la frecuencia de especies invernales, cuando la aplicación de los fertilizantes se realiza en el otoño. El aumento del contenido de nitrógeno y fósforo en las plantas, mejora la calidad del forraje; estos cambios conducirán a un incremento en la apetecibilidad de las especies (Berretta et al., 1998).

Rodríguez Palma y Rodríguez Olivera (2018), detallan los resultados obtenidos de fertilización nitrogenada, aplicada en otoño e invierno sobre campo natural con carga variable, durante quince años (2002-03 a 2016-17). Donde, en los primeros once años de fertilización, la producción anual de forraje fue 32% mayor en N100 y del año doce al quince la respuesta obtenida promedio fue 19% mayor en N100 respecto a N0. En cuanto a la tasa de crecimiento estacional en N100 (promedio de los quince años), se obtiene como resultado un 44% mayor en invierno y 51% en primavera, sin arrojar diferencias para verano y otoño. En

cuanto a la contribución de especies, luego de seis años de fertilización, se da un aumento en el tratamiento N100 respecto al tratamiento N0 de 25% en gramíneas invernales y reducción de 29% en gramíneas estivales, 36% en malezas+leguminosas y 40% en otros componentes.

Ayala y Carámbula (1994), plantean que el efecto fundamental del fertilizante es producir más materia seca, ya que desde el punto de vista de la calidad del forraje la aplicación de nitrógeno, fósforo o potasio no afecta en general la digestibilidad del campo natural.

Madeira et al. (2018), concluyeron que, cuando no se fertiliza con nitrógeno, no se registra efecto de una fertilización fosfatada, por lo cual la eficiencia del fertilizante es cero; pero cuando se realiza una aplicación conjunta de nitrógeno y fósforo, aumenta la eficiencia de uso de ambos fertilizantes evidenciando que ocurre una co-limitación nitrógeno/fósforo en la producción de forraje.

Bottaro y Zavala (1973), realizaron su trabajo experimental sobre cuatro tipos de suelo (pradera parda sobre limos de Fray Bentos, pradera arenosa sobre Cretácico, litosol y pradera negra sobre Basalto), en donde encuentran que la producción de forraje de las pasturas naturales presentó una respuesta al agregado de nitrógeno y fósforo, fundamentalmente al primero. Además, la interacción positiva entre ambos elementos fue muy importante para la mayoría de los tipos de suelos analizados. También observaron que la manifestación de esta respuesta ante estos elementos es dependiente de la capacidad de crecimiento de las pasturas, por lo tanto, tiende a ser mayor en el periodo de mayor crecimiento de forraje. Los dos suelos sobre Basalto muestran una marcada estacionalidad en la producción de forraje y en la respuesta a la fertilización, alcanzando los mayores niveles de producción en los meses de primavera y otoño.

Ayala y Carámbula (1994), registraron una escasa respuesta al agregado de potasio y fósforo por separado, pero sí un significativo aumento de producción cuando el aporte es de nitrógeno. En cambio, este comportamiento se ve ampliamente alterado cuando se incorporan los tres elementos conjuntamente, constatándose incrementos muy importantes (253 a 300%) por efectos de la interacción entre dichos nutrientes.

Para la zona Este del país (Treinta y Tres), Ayala y Carámbula (1994), indican que las pasturas constituidas principalmente por un alto porcentaje de especies estivales presentan mayor respuesta al agregado de nitrógeno o nitrógeno/fósforo/potasio. Las mismas manifiestan su mayor respuesta, durante los meses de primavera, verano y otoño.

El ciclo biológico de las especies estivales, las bajas temperaturas y heladas, el exceso de agua en los suelos durante el invierno, serían responsables de la baja utilización de dichos elementos en esa estación. Se sugiere que, el agregado de estos nutrientes debería ser temprano en el otoño, si lo que se busca es cubrir las demandas de forraje exigidas por los animales durante el invierno (Ayala y Carámbula, 1994).

2.3.2. Factores de manejo

El manejo del pastoreo puede estar pensado desde el ángulo del animal exclusivamente, o desde una visión interfase planta-animal que busque adicionalmente optimizar el proceso de captura de radiación solar por la cubierta vegetal (Agnusdei, 2013).

“Con el pastoreo se debería optimizar el balance entre una cosecha suficiente de láminas foliares que permita alimentar adecuadamente el ganado, y dejar una razonable cantidad de biomasa remanente (forraje no cosechado) que ayude a alcanzar con rapidez las máximas tasas de crecimiento de la pastura” (Parsons y Chapman, 2000).

2.3.2.1. Influencia del pastoreo

Dentro de los factores de manejo que influyen en las características de las pasturas, el pastoreo es de gran importancia, ya que modifica la heterogeneidad espacial, influenciando los procesos ecosistémicos y la biodiversidad (Adler et al., 2001). Dicha interacción entre pastoreo y heterogeneidad espacial será diferente dependiendo de la especie animal y la capacidad de carga del recurso forrajero.

Los efectos de la defoliación en los flujos de tejido foliar de las comunidades de plantas en pastoreo, puede ser analizada en dos niveles: respuestas fisiológicas, las que ocurren a corto plazo, y respuestas morfológicas que se dan a largo plazo. El grado en que estos tipos de respuesta influyen en las características de las pasturas y la producción depende del régimen de defoliación y del balance obtenido entre el suministro y la demanda de recursos por las plantas. Cuando la defoliación es aliviada y poco frecuente, las plantas mantienen balanceado el crecimiento de raíz y parte aérea a través de las respuestas fisiológicas a corto plazo. Si la defoliación aumenta en frecuencia o intensidad, se generan ajustes morfológicos que son necesarios para garantizar el crecimiento de toda la planta (Chapman y Lemaire, 1993).

La habilidad de una planta para sobrevivir y mantener su abundancia y su productividad en una comunidad vegetal es dependiente de los mecanismos de evasión y de tolerancia a la defoliación, componentes de la resistencia al pastoreo. Los mecanismos de evasión son aquellos que reducen la probabilidad de defoliación, mientras que los mecanismos de tolerancia facilitan el crecimiento luego de ocurrida la defoliación (Briske, 1986).

Las características estructurales de las gramíneas les permiten resistir el pastoreo, dada la presencia de los puntos de crecimiento, al menos en etapa vegetativa, cerca del suelo, inaccesibles durante el pastoreo y bien protegidos por las hojas envolventes. Y los meristemos basales e intercalares de las hojas son los que permiten, a las hojas defoliadas poder continuar creciendo (Leafe, 1988).

La edad y el tipo de tejido removido tienen una fuerte influencia en la velocidad de recuperación de una planta, luego de ser defoliada. La pérdida de hojas viejas usualmente tiene menor efecto que la pérdida de la misma cantidad de hojas jóvenes (Gold y Caldwell, 1989); la pérdida de tejido meristemático usualmente tiene mucho mayor efecto que una pérdida proporcional de biomasa, área foliar o recursos vegetales (Branson, Booyesen et al., Hyder, Richards y Caldwell, Briske, Bilbrough y Richards, citados por Richards, 1993).

La recuperación luego de una defoliación depende no solamente de la capacidad inherente de una planta y las características de dicha defoliación, sino también de su entorno ambiental biótico y abiótico. Las condiciones abióticas que limitan la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes) antes o después de una defoliación pueden tener efectos decisivos en la habilidad de la planta en recuperarse luego de la misma (Cox y McEvoy, McNaughton et al., Caldwell et al., Bryant, Busso et al., Maschinski y Whitham, Ourry et al., Mott et al., citados por Richards, 1993).

El manejo del pastoreo debe permitir optimizar el proceso de captura o intercepción de la radiación solar, mediante el control de la intensidad de pastoreo, buscando dejar una cantidad razonable de forraje remanente (forraje no cosechado) para así poder alcanzar con rapidez las máximas tasas de crecimiento de la pastura (Parsons y Chapman, 2000). Dicho control implica evitar anticipaciones o retrasos que puedan afectar el estado fisiológico de las plantas, la estructura de la pastura y, por ende, la eficiencia y la productividad del sistema (Agnusdei, 2013).

Una vez que se realiza el pastoreo, para que haya un rápido crecimiento de forraje, es necesario que el remanente esté compuesto por láminas verdes,

así no se interrumpe el proceso de captura de radiación solar y no se recurre a la movilización de reservas para el rebrote (Agnusdei, 2013).

La rápida disminución del nivel de carbohidratos solubles en las raíces de plantas que están en la etapa de rebrote luego de una defoliación está dada, sobre todo, por las pérdidas de carbono por respiración y en menor medida por la removilización directa del mismo para la síntesis de nuevos tejidos. Por lo tanto, la cantidad de proteínas de reserva y la tasa a la que son recicladas determina la tasa de expansión de nuevas hojas (Richards, 1993).

Numerosos estudios en especies de gramíneas C3 y C4, demostraron que el crecimiento de la raíz cesa después que se elimina el 50% o más de la biomasa aérea (Richards, 1993). Ryle y Powell, citados por Lemaire y Chapman (1996), observaron un aumento en la translocación de carbono, desde las raíces hacia los ápices en crecimiento, luego de una defoliación.

El pastoreo, también tiene como consecuencia en el corto plazo un efecto en los ciclos de carbono y de nitrógeno. En el caso del carbono, la cantidad que fija una planta depende directamente de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que es absorbida por las hojas verdes, por lo que varía según la cantidad de hojas verdes por unidad de área (Lemaire y Chapman, 1996).

Luego de una defoliación, en pastoreos rotativos, poco frecuentes e intensos, el suministro de carbono dependerá de la dinámica de expansión del área foliar y la demora de recuperación del índice de área foliar hasta alcanzar el óptimo. Para pasturas manejadas bajo pastoreos continuos, el suministro de carbono va a depender del índice de área foliar al que se mantenga la pastura en situación de equilibrio (Lemaire y Chapman, 1996).

Cuando la pastura aún no ha alcanzado el índice de área foliar óptimo, parte del carbono que se fija, se destina para la respiración de aquellas hojas que se encuentran en el estrato sombreado; cuando la pastura alcanza el índice de área foliar óptimo se genera un equilibrio entre el carbono fijado por las hojas superiores y la demanda de carbono por las hojas que se encuentran sombreadas; por lo tanto la asimilación neta no es suficiente para la producción de nuevo tejido (Lemaire y Chapman, 1996).

La tasa de acumulación de carbono está influenciada por el contenido de nitrógeno del tejido de la planta. La utilización del carbono en la actividad fotosintética, la actividad meristemática y la tasa de elongación foliar, también dependen directamente del nivel de nitrógeno en la planta. Por lo tanto, los flujos

de carbono dentro de la pastura están fuertemente influenciados por la absorción, partición y reciclaje del nitrógeno (Lemaire y Chapman, 1996).

Lemaire y Culleton, citados por Lemaire y Chapman (1996), demostraron que entre un 75-80% del nitrógeno se recicla dentro de la planta (se genera una removilización de nitrógeno desde las hojas maduras hacia las hojas elongando) y solamente un 20-25% se pierde por senescencia de las hojas que no fueron defoliadas, incorporándose al suelo.

En condiciones de pastoreo continuo, las hojas jóvenes que están bien iluminadas y con mayor contenido de nitrógeno, presentan mayor probabilidad de ser defoliadas, por lo cual se necesitará más cantidad de nitrógeno para producir nuevo tejido, el cual debe provenir del nitrógeno disponible en el suelo, adquiriendo éste una mayor importancia (Lemaire y Chapman, 1996).

Richards (1993), señaló que luego de una defoliación, la diferencia en la recuperación entre diferentes especies, podría explicarse por la eliminación o no de los ápices de los brotes, siendo para este último caso más rápida su recuperación, ya que son las estructuras con potencial de generar nuevos tejidos.

Las reservas de nitrógeno en la raíz, la corona, el rastrojo o el estolón contribuyen con el 40-43% del nitrógeno en las hojas después de 14-24 días de regeneración para *Lolium perenne* y *Medicago sativa* (Ourry et al., citados por Lemaire y Chapman, 1996), y *Trifolium repens* (Corre et al., citados por Lemaire y Chapman, 1996).

Según Belanger y Gastal (1993), el efecto del nitrógeno sobre la fotosíntesis es menor cuando se lo compara con el efecto en el crecimiento del forraje, principalmente en la dinámica de la expansión del índice de área foliar y los cambios en los patrones de translocación de asimilados entre raíces y tallos.

Los flujos de nitrógeno dentro de las pasturas se ven muy afectados por el patrón de defoliación. En comunidades pastoreadas de forma intermitentemente y severamente, el suministro de nitrógeno (ya sea por fijación de N_2 o absorción de NO_3) se ve determinado por el estado del remanente dependiendo si el mismo es alto o bajo. En pastoreo continuo el suministro de nitrógeno es más uniforme ya que es determinado por el índice de área foliar promedio (Lemaire y Chapman, 1996).

Según Mazzanti et al. (1994a), Rodríguez Palma (1998), bajo pastoreo continuo y con índice de área foliar relativamente constante, el efecto del nitrógeno sobre la elongación foliar se reduce como consecuencia de que los macollos mantienen una menor área foliar por el pastoreo, adquiriendo la

densidad de macollos importancia como un componente de respuesta al nitrógeno. Mazzanti et al. (1994a), mencionan que la fertilización con nitrógeno modifica la estructura de la pastura por cambios en la densidad de macollos y en la distribución vertical de la masa de forraje.

Al fertilizar con nitrógeno es necesario aumentar la carga animal para mantener el índice de área foliar de la pastura, determinando aumentos en el consumo de forraje y en la frecuencia entre defoliaciones, reduciendo las pérdidas por senescencia e incrementando la eficiencia de cosecha del forraje crecido (Mazzanti y Lemaire 1994b, Rodríguez Palma 1998). Este aumento de carga no afecta la performance individual de los animales, dado que no se afectaría el consumo de forraje individual, llevando a incrementos de la productividad secundaria (Rodríguez Palma, 1998).

La magnitud de la eficiencia de cosecha de forraje es dependiente de la relación entre el intervalo de defoliación de una hoja individual y la vida media foliar de la hoja, de las especies presentes en la pastura (Lemaire y Chapman, 1996). Especies con mayor vida media foliar tendrán una mayor probabilidad de defoliación foliar durante la vida de la hoja antes de su senescencia, en relación a hojas de especies con una menor vida media foliar (Lemaire et al., 2009).

La reducción en la eficiencia de cosecha de forraje inducida por la disminución en el crecimiento de la pastura y, en consecuencia, en la carga animal utilizada en la misma, puede ser mayor para las especies con una menor vida media foliar que para las especies con una vida media foliar más larga (Lemaire y Chapman, 1996). En situación de pastoreo continuo con control del estado de la pastura, cualquier reducción en el crecimiento de forraje (por déficit de nitrógeno, baja temperatura, baja disponibilidad de agua) conduce a una disminución de la carga animal para mantener el estado de la cubierta y a una reducción en la frecuencia de defoliación (Wade y Carvalho, 2000).

En pastoreo continuo la frecuencia de defoliación es función de la carga animal, mientras que en pastoreo rotativo estas variables se controlan y manipulan independientemente. Por ello, en pastoreo continuo la eficiencia de cosecha de forraje es una función directa de la carga animal (Lemaire y Chapman, 1996), mientras que en pastoreo rotativo la eficiencia de cosecha de forraje es una función directa del intervalo entre defoliaciones, dependiente de la frecuencia en que se da la rotación entre parcelas (Lemaire et al., 2009, Gastal y Lemaire 2015, Chapman 2016).

Variaciones del ambiente y/o distintos manejos del pastoreo, provocan que ocurra en la pastura el fenómeno llamado plasticidad fenotípica, expresado por las variaciones individuales de cada genotipo (Bradshaw, citado por Lemaire

y Chapman, 1996). Este fenómeno tiene un rol importante en la adaptación de la estructura de la pastura al manejo del pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996). Por ejemplo, para especies forrajeras sometidas a defoliaciones frecuentes e intensas, la respuesta de plasticidad fenotípica genera una reducción del tamaño del macollo individual, pero a su vez ocurre un aumento en la densidad de macollos (Lemaire y Chapman, 1996).

Interacción entre la intensidad del pastoreo y el agregado de nutrientes

García et al. (2005), manifiestan que, durante el invierno, cuando se tienen bajos niveles de oferta de forraje y se incrementa la dosis de nitrógeno aplicado, disminuye la densidad de plantas debido a la competencia ejercida por las especies estoloníferas, dificultando la instalación de las especies cespitosas. Por otro lado, cuando aumenta la oferta de forraje (disminuye la intensidad de pastoreo) y a altos niveles de aplicación de nitrógeno, la densidad de plantas aumenta, dado que el nutriente no limita la aparición de nuevas plantas, y la competencia se daría entre las especies cespitosas. Con bajos niveles de aplicación de nitrógeno, hay competencia por éste nutriente, por lo que disminuye la densidad de plantas. Durante la primavera la densidad de plantas aumenta a bajos niveles de nitrógeno aplicado al disminuir la oferta de forraje, tendencia que se mantiene, pero en menor grado, al aumentar la dosis de nitrógeno aplicado, o sea a altos niveles de aplicación de nitrógeno el incremento en la densidad de plantas es menos importante a medida que se incrementa la presión de pastoreo.

Boggiano et al. (2005) manifiestan que, a bajas dosis de nitrógeno agregado, la producción invernal aumenta a mayores ofertas de forraje, explicado por una reposición más lenta debida a un menor ritmo fotosintético. Con dosis mayores de nitrógeno aplicado la producción crece al reducir la oferta de forraje, ya que se acelera el ritmo de crecimiento y la reposición del área foliar es más rápida, comenzando antes el sombreado en estratos inferiores, lo cual reduce los ritmos de acumulación de forraje (Lemaire, 1997).

García et al. (2005), señalan que durante el otoño la densidad de macollos con altos niveles de fertilización nitrogenada aumenta al reducir la oferta de forraje, debido a que el incremento de la intensidad de pastoreo mejora la calidad de la luz incidente en la base de las plantas, acompañado por una alta disponibilidad de nitrógeno, que permite reconstruir el área foliar de una mejor manera, respecto a bajos niveles de nitrógeno aplicado, favoreciendo el macollaje. Durante el invierno con bajas intensidades de pastoreo, el incremento en las dosis de nitrógeno produce una reducción del macollaje por un exceso de forraje que genera sombreado. En cambio, con altas intensidades de pastoreo existe una mayor remoción del forraje generado por el aumento de las dosis de nitrógeno aplicado, lo que lleva a una mayor iluminación de los estratos inferiores,

incrementándose el macollaje. A bajos niveles de fertilización nitrogenada el macollaje se vio favorecido al realizarse pastoreos más aliviados, con mayor oferta de forraje, por permanecer una mayor área foliar remanente con respecto a las bajas ofertas de forraje.

Boggiano et al. (2005), obtuvieron para invierno, que la máxima respuesta fue de 2000 kg/ha de materia seca obtenida con 300 kg/ha de nitrógeno y una oferta de forraje de 4%. Por otro lado, observaron que fertilizaciones estratégicas en otoño con 50 kg/ha de nitrógeno, períodos de descanso de 45 días y ofertas de forraje de 8%, aumentan la productividad otoño-invernal de forraje en un 30%.

Álvarez et al. (2013), determinan que cuando se manejan bajos niveles de nitrógeno aplicado y bajas ofertas de forraje, el forraje producido anualmente aumenta si disminuye la intensidad de pastoreo (aumentos en la oferta de forraje). Cuando se maneja niveles bajos de oferta de forraje, el forraje producido anualmente responde sensiblemente a agregados de nitrógeno, sin embargo, altos niveles de nitrógeno aplicado e incrementos en la oferta de forraje determinan reducciones de la producción. La reducción observada en la producción al aumentar la oferta de forraje, puede deberse, según Nabinger (1998), a que con altas ofertas de forraje el tejido remanente luego del pastoreo presenta mayor proporción de tejido viejo de menor eficiencia fotosintética. Además, el tejido joven al formarse en condiciones de baja luminosidad presenta baja eficiencia fotosintética aún en óptimas condiciones de luz. Según Parsons y Penning (1988), con altas ofertas de forraje la tasa de senescencia aumenta, hasta un punto en el que puede igualarse a la tasa de crecimiento, haciendo que la producción neta sea nula o incluso disminuya.

2.4. ESPECIES GRAMÍNEAS EN ESTUDIO

2.4.1. Especies invernales

“Están activas durante el periodo frío del año, desde fines de verano o desde el otoño hasta la primavera; durante éste periodo producen forraje o pastoreo, y en la primavera florecen y fructifican. Durante el verano algunas especies mantienen actividad o el verdor de las hojas cuando las lluvias son frecuentes” (Rosengurt et al., 1970).

2.4.1.1. *Stipa setigera* Presl (*Stipa neesiana* Trinius)

“Macolla rolliza, intravaginal. Hoja vellosa, por lo menos en la base y en el ápice (extremo superior) de la vaina, donde presenta un grupo de pelos largos a cada lado de la lígula, generalmente con pelos cortos y firmes, frecuentemente retrorsos. Lámina plana, nervadura media poco perceptible o indistinta, cara interior con nervaduras numerosas, alternándose las finas y las prominentes, prefoliación convolutada, de 10 a 30 cm de longitud por 2 a 6 mm de ancho. Lígula finamente vellosa, de 0,3 mm de alto. Cuello con una corona de pelos muy cortos. Espiguillas cleistógamas en la axila de algunas vainas. Perfillo vellosa en la base, finamente ciliado. Pasto tierno, apetecido, medianamente productivo” (Rosengurtt et al., 1960). Tipo vegetativo cespitoso (Rosengurtt, 1979).

2.4.1.2. *Bromus auleticus* Trinius

“Macolla rolliza o poco comprimida, intravaginal. Hoja vellosa, a veces casi glabra. Vaina entera. Lámina plana, nervadura media poco perceptible, prefoliación convolutada, de 20 a 35 cm de longitud por 1 a 3 mm de ancho. Lígula truncada, de 1 a 2 mm de alto. Mata envuelta en la parte enterrada por abundantes restos filamentosos de hojas y tallos viejos, pasto fino” (Rosengurtt et al., 1960).

“Enraizamiento profundo y vigoroso; primordios foliares y puntos de crecimientos localizados a varios centímetros por debajo de la superficie. Gran capacidad de rebrote a partir de sustancias de reservas. Florece desde mediados de setiembre a principios de octubre, y sus semillas maduran desde fines de noviembre a mediados de diciembre” (Millot, 1999).

Bromus auleticus es una especie nativa, la cual presenta crecimiento otoño-invernal y buena calidad forrajera (Olmos 1993, Bemhaja 1994). Tipo vegetativo cespitoso (Rosengurtt, 1979).

2.4.1.3. *Piptochaetium stipoides* (Trinius y Ruprecht) Hackel

“Especie de macolla rolliza o poco comprimida, intravaginal. Perfillo de 9 a 46 mm de longitud, con lámina bisecta de 1,0 a 4,7 mm, carena ciliada. Vaina con vello muy corto y retrorso en la base, superiormente con ciliadas muy cortas en el margen sobrepuesto. Lámina plana o plegada, cara exterior glabra o con vellos muy cortos o con ciliadas breves, cara interior con 3 nervaduras prominentes, 5 en las hojas superiores, cilíndrica cuando plegada, inserción muy angosta, prefoliación conduplicada, de 10 a 30 cm de longitud por 1 a 2 mm de ancho. Lígula truncada, a veces biaguda, de 0,2 a 2,5 mm de alto, hasta 3,0 mm en las

hojas superiores, con ciliás muy cortas, con finas asperezas exteriores, pasto tierno” (Rosengurtt et al., 1960). Tipo vegetativo cespitoso (Rosengurtt, 1979).

2.4.2. Especies estivales

“Están activas durante el periodo cálido, desde la primavera hasta principios del otoño, produciendo forraje. Durante el periodo frío, algunas especies conservan hojas verdes, pero generalmente no brotan ni crecen y no puede contarse con ellas para la producción de pasto” (Rosengurtt et al., 1970).

2.4.2.1. *Paspalum dilatatum* Poiret

“Especie que se caracteriza por tener macolla comprimida y gruesa en la base, intravaginal. Hoja frecuentemente con matices violáceos en caras y márgenes. Vaina con vello corto y con pelos largos; los pelos cortos se encuentran siempre por lo menos en la base; los pelos largos son sedosos, insertos en gránulos pocos perceptibles, frecuentes en las primeras hojas de cada macolla. Lámina plana, canaliculada, nervadura media medianamente engrosada en la base, ápice agudo en las hojas cortas de plantas muy parecidas, margen frecuentemente ondulado, generalmente con pelos largos en la base interior, prefoliación convolutada, de 5 a 25 cm de longitud por 6 a 12 mm de ancho. Lígula truncada, de 3 a 5 mm de alto, blanca o castaña. Pasto fino, apetecido y engordador” (Rosengurtt et al., 1960). Tipo vegetativo cespitoso (Rosengurtt, 1979).

2.4.2.2. *Paspalum notatum* Flügge

“Especie con rizoma estolonífero, sin catáfilos cortos, de 2 a 5 mm de grosor, entrenudo generalmente menos largo que grueso, hasta 5 mm de longitud. Macolla comprimida, intravaginal, presentando generalmente 3 a 7 hojas con los cuellos aproximados entre sí, de donde irradian dísticamente las láminas. Hoja glabra a vellosa, generalmente con algunos pocos pelos en la cara interior, frecuentemente con ciliás tuberosas. Vaina carenada, nervadura media finamente engrosada, con matices rosados. Lámina plana, canaliculada, muy carenada en la base, nervadura media finamente engrosada en la base, prefoliación convolutada generalmente, de 3 a 15 cm de longitud por 3 a 8 mm de ancho. Lígula papirácea de 0,3 mm de alto, rodeada de una hilera de pelitos de 0,5 mm. Especie perenne, muy apetecido, productivo y tierno” (Rosengurtt et al., 1960). Tipo vegetativo estolonífero (Rosengurtt, 1979).

2.4.2.3. *Coelorhachis selloana* Hackel

“*Macolla muy comprimida, extravaginal. Hoja glabra y lisa. Vaina con matices rosados. Lámina navicular, arqueada, a veces en el medio es plana y canaliculada, nervadura media finamente gruesa en la parte inferior, ápice agudo, prefoliación conduplicada, verde amarillo oscuro, de 10 a 30 cm de longitud por 2 a 5 mm de ancho. Lígula de 0,5 a 1,5 mm de alto. Pasto tierno, apetecido, productivo*” (Rosengurt et al., 1960).

Perenne estival, florece desde octubre, sazona desde fines de diciembre hasta fines de verano; hay cleistogamia. Es frecuente en los campos vírgenes sobre suelos variables (Rosengurt et al., 1970). Tipo vegetativo cespitoso (Rosengurt, 1979).

2.4.3. Crecimiento comparativo en el periodo invernal en las especies medidas

En la vegetación que constituye los campos de la región basáltica hay especies estivales (C4), con crecimiento en primavera, verano y otoño, e invernales (C3), con crecimiento en otoño, invierno (según la temperatura) y primavera. Las especies estivales son las más frecuentes, participando con 60 a 80% en el recubrimiento del suelo (Berretta et al., 1998).

Las gramíneas de ciclo invernal crecen y producen más o menos forraje durante los meses fríos mostrando lozanía y vigor según la fertilidad del suelo. En la mayoría de las especies el período de mayor producción es el comienzo de primavera; con manejo cuidadoso del pastoreo y fertilización adecuada se mejora la producción otoñal e invernal de algunas especies, pero sin desvanecer la desproporción primaveral (Rosengurt, 1979).

Respecto al crecimiento de estas especies invernales Agnusdei y Assuero (2004), plantean diferencias por efecto especie/genotipo agrupando a varias especies C3, según su tasa de elongación foliar para idénticas condiciones ambientales, en tres grupos: baja ($0,077 \pm 0,007$ cm/día), intermedia ($0,150 \pm 0,018$ cm/día) y alta ($0,245 \pm 0,045$ cm/día) tasa de elongación foliar. El grupo de baja tasa de elongación foliar, está integrado por las especies *Stipa neesiana*, *Festuca arundinacea*, *Hordeum stenostachys* y *Poa lanigera*; el grupo de tasa de elongación foliar intermedia incluye a *Phalaris aquatica*, *Lolium multiflorum* y *Thinopyrum ponticum*; y en el grupo de alta tasa de elongación foliar se incluye a *Bromus catharticus* y *Dactylis glomerata*.

Las especies de ciclo estival entran en reposo con los días cortos, o los fríos y heladas, variando las fechas de reposo en las diferentes especies. El

Paspalum notatum es muy sensible a las bajas temperaturas, con los fríos fuertes y heladas entra en reposo, mientras que *Paspalum dilatatum* conserva las hojas verdes a lo largo del invierno si éste es suave, y llegan a secarse si es muy helador. Cuando se dan “veranillos” en medio del invierno dichas estivales emiten brotes, pero al retornar las heladas nuevamente “blanquea” el *Paspalum notatum* y se tiñe de violáceo el *Paspalum dilatatum* (Rosengurtt, 1979).

Las gramíneas C4 son más competitivas en condiciones ambientales restrictivas, hecho asociado a su mayor eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno respecto de las especies C3 (Volenc, citado por Colabelli et al., 2011). Sin embargo, el adelanto fenológico de las C3 y su mantenimiento en la comunidad cuando las condiciones ambientales no son limitantes, explicarían fuertemente el desplazamiento de las especies C4 encontrado en ambientes templados, debido al impedimento o restricción que presentan al inicio del rebrote primaveral (Colabelli et al., 2011).

En pasturas que están constituidas principalmente por especies estivales, el uso de nitrógeno tiende a magnificar la estacionalidad del campo natural, ya que dichas especies presentan mayor eficiencia fotosintética y en el uso de agua y nitrógeno. En invierno, debido al ciclo biológico de las especies, las bajas temperaturas, las heladas y el exceso hídrico en el suelo, la utilización del nitrógeno es baja, por lo que la producción de materia seca no genera un aporte tal que permita cubrir las necesidades de los animales en sistemas en los cuales se manejan cargas constantes. Este déficit de forraje podría ser cubierto con fertilizaciones tempranas en el otoño, lo que permitiría diferir el forraje en pie (Millot et al. 1987, Ayala y Carámbula 1994).

Según Peirano y Rodríguez (2004), la aplicación de nitrógeno en el período otoño-invernal en comunidades de campo natural de Basalto, determinó que el aumento de la producción de materia seca por hectárea observado en el invierno permitiera un aumento significativo de la carga animal. Ello impactó en una reducción de la tasa de senescencia a nivel foliar en *Bromus auleticus* pero no en *Stipa setigera*. En términos de densidad de individuos la especie *Stipa setigera* fue quien presentó mayor respuesta a la aplicación de nitrógeno comparado con la especie *Bromus auleticus*. Finalmente, el aumento de la carga animal permitió mejorar la eficiencia de cosecha del crecimiento del forraje.

El trabajo de investigación realizado por Azanza et al. (2004), en el mismo sitio experimental en el período primaveral; el efecto del nitrógeno en la tasa de elongación no resultó significativo en ambas especies. Se encontró una tendencia a una mayor elongación en respuesta a la fertilización en la especie *Stipa setigera* mientras que no ocurre esto para *Bromus auleticus*, lo que determina que la tasa de crecimiento neto de la especie *Stipa setigera* sea mayor con respecto a la

observada en *Bromus auleticus*. A su vez, la especie *Bromus auleticus* presentó una mayor tasa de senescencia en el tratamiento fertilizado, determinando un menor crecimiento neto por unidad de superficie respecto a *Stipa setigera*.

Caresani y Juanicotena (2008), trabajando en el período otoñal encontraron diferencias significativas para el crecimiento bruto por unidad de superficie entre *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* a favor de la primera, cuando compararon las especies en el tratamiento fertilizado y sin respuesta en el tratamiento no fertilizado. En cuanto a los componentes del crecimiento bruto (crecimiento individual, densidad de macollos y tasa de elongación foliar) no encontraron diferencias entre especies en ambos niveles de fertilización nitrogenada (N0/N100). Mencionan que durante su período experimental (otoño 2004) ocurrió una situación de déficit hídrico.

Según Bartaburu y Saborido¹, quienes estudiaron dos especies C4 en el periodo estival, encontraron que la tasa de elongación foliar de *Coelorhachis selloana* fue superior a la de *Paspalum notatum* en el tratamiento fertilizado (N100). La variable crecimiento bruto por unidad de superficie, no se vio modificada por la fertilización nitrogenada cuando se comparan las dos especies. Atribuyen, la falta de respuesta obtenida para la especie *Paspalum notatum* a que el nitrógeno no modificó ni la tasa de elongación foliar ni la población de macollos. En cuanto a la especie *Coelorhachis selloana* se debe a que, a pesar de existir una respuesta positiva al nitrógeno en tasa de elongación foliar y tasa de crecimiento bruto por macollo, la reducción en la población de macollos balancea dicha respuesta positiva observada a nivel del macollo.

2.5. HIPÓTESIS

- En una pastura natural mantenida en un rango constante de altura con pastoreo continuo y carga variable, el efecto residual del nitrógeno y fósforo aumentaría la producción de forraje, debido al aumento de la tasa de elongación foliar y la densidad de individuos.
- El aumento de crecimiento permitiría incrementar la carga, generando un aumento en la cantidad de material cosechado, ya que se incrementaría la frecuencia de defoliación. Ese incremento de carga en asociación con la mayor eficiencia de cosecha del forraje, generaría como resultado mayores niveles de producción secundaria del sistema.

¹ Bartaburu, F.; Saborido, G. 2017. 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 *Coleorhachis selloana*, bajo pastoreo de vacunos. (sin publicar)

- A nivel de especie hay distintos modelos morfogénéticos, donde la producción de tejido foliar entre especies en un mismo ambiente es distinta. En cubiertas vegetales multiespecíficas manejadas bajo pastoreo, esas diferencias entre especies impactarían en el balance entre los flujos de crecimiento, senescencia y consumo, y por lo tanto en la eficiencia de cosecha del forraje crecido.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1. Ubicación del sitio experimental y período experimental

El experimento se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS.), ubicada sobre la ruta 31, kilómetro 21 con 500 metros, a 31° 25' de latitud Sur y 57° 55' de longitud Oeste, con un período experimental de mediciones detalladas del 27/06 al 22/08 y un trabajo de laboratorio en el mes de setiembre del año 2018.

El mismo fue realizado en un área de ocho hectáreas sobre campo natural, dentro del potrero No. 46, dividida en cuatro parcelas con una superficie promedio de dos hectáreas cada una.

3.1.2. Tratamientos y diseño experimental

Los tratamientos manejados fueron dos: N0 sin historia de fertilización y N100 con una historia de once años de fertilización nitrógeno-fosfatada (2002 a 2012), totalizando 1097 kg/ha de nitrógeno y 163,4 kg/ha de fósforo y seis años sin fertilizar al momento de iniciar las determinaciones de este trabajo.

El diseño experimental es un diseño completamente aleatorizado, con dos repeticiones de cada tratamiento en el espacio.

3.1.3. Suelos del sitio experimental

En la zona experimental se encuentran en contacto las formaciones Fray Bentos y Arapey.

Para determinar los tipos y perfiles de suelos en el área experimental, se realizó un muestreo en el mes de marzo del año 2004 haciendo perforaciones con taladro holandés, de manera no sistematizada, para obtener una descripción de los suelos presentes en el sitio experimental (Peirano y Rodríguez, 2004).

Del muestreo, se pudo obtener que los suelos predominantes son los Brunosoles éutricos típicos y háplicos, y en menor medida los Litosoles. Los primeros son suelos de color oscuro, con alto contenido de materia orgánica, con texturas medias a pesadas y drenaje moderado a bueno, mientras que los

Litosoles presentan texturas gruesas o finas y un horizonte A menor a 30 cm, con contacto lítico a menos de 30 cm.

3.1.4. Vegetación del sitio experimental

Las especies evaluadas fueron tres gramíneas estivales, *Paspalum dilatatum* Poiret, *Paspalum notatum* Flüggé y *Coelorhachis selloana* Hackel A. Camus (*Mnesithea selloana* Hack. de Koning & Sosef); y tres gramíneas invernales, *Stipa setigera* Presl (*Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth), *Bromus auleticus* Trinius y *Piptochaetium stipoides* Trin. & Rup. Hack. Ex Arechav.

3.1.5. Variables meteorológicas

La información meteorológica del período evaluado se obtuvo del parque agrometeorológico instalado en la Estación Experimental, ubicado a tres km del sitio experimental.

Las precipitaciones ocurridas durante los meses de estudio fueron para todos los casos diferentes, en comparación con la media histórica, encontrándose para el mes de junio y agosto valores de un 40-50% por debajo de la media y en el mes de julio un 47% por encima de la media.

Las temperaturas registradas fueron siempre por debajo de la media histórica, acentuándose la diferencia, en los meses de junio y agosto con valores de 2,4°C y 2,8°C respectivamente.

Cuadro No. 1. Temperatura media mensual y precipitación acumulada mensual

	Temperatura media mensual (°C)		Precipitación acumulada mensual (mm)	
	2018	1980-2009*	2018	1980-2009*
Junio	10,9	13,3	36,2	76,0
Julio	11,8	12,8	78,1	53,1
Agosto	11,8	14,6	39,5	58,7

* Castaño et al. (2011)

Respecto a las heladas agrometeorológicas registradas (medidas a 0,05m), fueron un total de 26. En junio ocurrieron 11, en julio 4 y en agosto 11; además en el mes de agosto se registró una helada meteorológica (medida a 1,5m).

Para el periodo experimental se realizó un balance hídrico para cada tipo de suelo (ver anexo No. 4), en ambos se registró un almacenaje cercano al 100%.

3.1.6. Animales utilizados

En el experimento se utilizaron terneras de raza Hereford nacidas en septiembre-octubre de 2017, las cuales fueron destetadas en mayo de 2018 y fueron ingresadas al experimento el día 4 de junio de 2018, con un peso inicial de $187,1 \pm 3,76$ kilos.

3.1.7. Determinaciones generales en la pastura

3.1.7.1. Crecimiento del forraje

La tasa de crecimiento del forraje se determinó en dos períodos: del 06/06 al 11/07/2018 y del 11/07 al 28/08/2018. Para la determinación de la misma se utilizaron tres jaulas móviles de exclusión al pastoreo (Frame, 1993), dispuestas en cada parcela. El forraje presente dentro de cada jaula se cortó dejando una altura remanente de aproximadamente un centímetro. Éste fue pesado en fresco, luego secado en estufa a 60 °C hasta obtener un peso constante ó peso en seco. Con el peso seco se obtuvo la cantidad de forraje en kg/ha de materia seca, la cual se dividió por los días del período de crecimiento para obtener la tasa de crecimiento diaria. La tasa de crecimiento presentada en el trabajo para cada tratamiento resulta del promedio entre las seis jaulas. Además, se calculó la tasa de crecimiento promedio ponderada.

3.1.7.2. Biomasa aérea disponible

La biomasa aérea presente se midió el 21/06/2018, que corresponde aproximadamente a una semana previa al inicio del período experimental. Para dicha medición se utilizó el método de rendimientos comparativos (Haydock y Shaw, 1975). En cada parcela se seleccionaron cinco patrones de referencia por estimación visual donde el 1 corresponde al mínimo de biomasa encontrado mientras que el 5 al máximo. Luego se tomaban al azar 40 muestras de calibración dentro de cada parcela con marcos de 30 x 30 cm, y de esas muestras se cortaban diez, correspondientes a todos los puntos de los patrones de referencia. A su vez, dentro de esas diez muestras también se cortaron muestras de puntos intermedios de la escala. Todas estas muestras se pesaron en fresco, se llevaron a estufa de aire forzado a 60 °C y luego se pesaron en seco.

3.1.7.3. Altura de la pastura

La altura de la pastura se midió en nueve ocasiones dentro del período experimental con una frecuencia semanal, realizando 50 mediciones dentro de cada parcela (200 en total), utilizando un bastón graduado similar al sward stick (Barthram, 1986). Con estas mediciones se obtuvo la altura promedio de cada parcela para cada fecha de medición.

3.2. METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

La metodología experimental consistió en el estudio de la morfogénesis de las hojas y de la dinámica de los flujos de tejido foliar.

3.2.1. Conducción del pastoreo

El manejo del pastoreo es con presencia continua de animales, buscando lograr un rango de altura de la pastura promedio de 6 a 12 cm. Para ello, se utilizó una carga variable con animales fijos y volantes, utilizando la técnica de ingreso y salida de animales (put and take; Mott y Lucas, 1952). La carga animal se manipulaba en promedio mensualmente (ingreso y salida de animales volantes), en relación a las variaciones en altura de la pastura registradas semanalmente.

3.2.2. Marcación de individuos

Para cada especie a estudiar se le asignó una transecta en cada parcela, por lo que en total se hizo seguimiento a 24 transectas, siendo cuatro para cada especie. En cada transecta se identificaron y marcaron diez macollos, con cables de color azul, blanco y rojo, los cuales se sujetaban al suelo con una varilla metálica de quince cm.

Cuando se encontraban cables sin el macollo correspondiente dentro de la transecta, o en caso que la defoliación provocará la muerte del macollo se remarcaba un nuevo macollo, quedando así las diez mediciones correspondientes.

3.2.3. Mediciones

Las mediciones se realizaron dos veces a la semana en el período de estudio. Estas consistían en medir la longitud de todas las láminas verdes en cada individuo. Midiéndose en las hojas maduras desde la lígula hasta la punta de la lámina o hasta el límite del área senescente, mientras que en las hojas en

elongación se midió desde la lígula de la última hoja completamente expandida hasta la punta de la hoja en elongación (Arosteguy 1982, Davies 1993).

Para el registro de estas mediciones en la planilla de campo se utilizaron códigos en función del tipo de hoja: en elongación, madura, senescente y consumida.

3.2.4. Muestreo destructivo y determinaciones de laboratorio

A mitad del periodo de medición se hizo una colecta de individuos de distinto tamaño de las especies medidas en cada uno de los potreros.

A esas muestras se las llevó al laboratorio, y se separaron todas las láminas de cada macollo en dos categorías: hoja en elongación y hoja madura, dejando en ambos casos solo la porción verde.

Se colectaron 30 metros de lámina de cada categoría, los cuales se secaron en estufa de aire forzado a 60 °C durante 48 horas para obtener el peso gravimétrico (expresado en mg/cm de materia seca) para hojas elongando y hojas maduras. En 50 hojas maduras se midió el ancho foliar máximo.

3.2.5. Extracción de panes

En cada una de las diagonales de las parcelas se extrajeron doce panes de 20 x 20 cm, de manera aleatoria. Dichos panes se procesaron en el laboratorio, procediendo a separar y clasificar la biomasa aérea en las siguientes categorías: las seis especies medidas, otras gramíneas perennes invernales, otras gramíneas perennes estivales, gramíneas anuales invernales, gramíneas anuales estivales, leguminosas, ciperáceas y malezas menores.

Se contó el número de individuos para estimar la densidad de individuos/m² y posteriormente se secaron en estufa de aire forzado a 60°C durante 48 horas y se estimó el peso promedio en g por individuo.

3.3. ESTIMACIONES REALIZADAS EN LA PASTURA

Una vez procesadas las medidas realizadas, se calcularon las variables detalladas a continuación.

3.3.1. Variables de flujo de tejido foliar por macollo

3.3.1.1. Elongación foliar

La tasa de elongación foliar cuya unidad es cm/macollo/día indica el incremento en el largo foliar de las láminas en elongación entre dos mediciones sucesivas, usando las mismas para su cálculo.

3.3.1.2. Senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar cuya unidad es cm/macollo/día indica la disminución del largo de lámina verde entre dos mediciones sucesivas, independientemente de si es hoja madura o en elongación.

3.3.1.3. Crecimiento neto foliar

La determinación de la tasa de crecimiento neto, en cm/macollo/día se estima en base a la diferencia entre las tasas de elongación y senescencia foliar.

3.3.1.4. Consumo foliar

La estimación de la tasa de consumo foliar se realizó a partir de la reducción en el largo de la lámina foliar ocurrida en la población de hojas consumidas entre dos mediciones sucesivas.

Para las hojas maduras la tasa de consumo se determinó directamente como la diferencia en el largo de las hojas consumidas entre dos fechas sucesivas.

En las hojas en elongación fue necesario adicionar la tasa de elongación promedio obtenida en la población de hojas no defoliadas, en el período en el cual se produjo el evento de defoliación. La tasa de consumo se calculó como la diferencia entre la longitud foliar al comienzo del intervalo de defoliación más la tasa de elongación y la longitud foliar al final del mismo.

3.3.2. Variables morfogénicas y de estructura

3.3.2.1. Número de hojas vivas por macollo

Se obtuvo a partir del registro de hojas vivas que presenta cada macollo.

3.3.2.2. Tasa de aparición foliar

Se calculó como el inverso del intervalo de aparición de hojas.

3.3.2.3. Intervalo de aparición foliar

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

3.3.2.4. Vida media foliar

Se estimó como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número de hojas vivas (Chapman y Lemaire, 1993).

3.3.3. Variables relacionadas a los mecanismos de defoliación

3.3.3.1. Severidad y frecuencia de la defoliación

Se calculó la frecuencia e intensidad de la defoliación a nivel del macollo y de las diferentes categorías de hojas según su edad de las hojas.

La severidad o intensidad de defoliación a nivel de macollo es la porción de material foliar retirado en cada evento de defoliación, expresado en porcentaje.

Se calculó por la relación entre la longitud de las hojas cosechadas luego de un evento de defoliación y la longitud foliar total del individuo antes del mismo (Hodgson y Ollerenshaw, 1969). La intensidad de defoliación a nivel de una hoja se calculó como la proporción de hoja cosechada en cada evento de defoliación respecto a la longitud de hoja previo a la misma (Mazzanti y Lemaire, 1994b).

La frecuencia de la defoliación se estimó como el número de eventos de defoliación ocurridos durante el período de mediciones, dividido el total de macollos-día (producto del número de macollos totales medidos durante el periodo de evaluación por los días de medición).

La inversa de la frecuencia de defoliación es el intervalo de defoliación, el cual es expresado en días, y representa el período de tiempo transcurrido entre dos eventos de defoliación sucesivos.

3.3.4. Flujos de tejido en materia seca por individuo y por unidad de superficie

Los flujos de elongación, senescencia, crecimiento neto y consumo, calculados anteriormente expresados en cm/macollo/día se llevaron a flujos por individuo, expresados en mg/macollo/día de materia seca. Para ello se utilizó la información de mg/cm de materia seca de hoja elongando y mg/cm de materia seca de hoja madura, los que se promediaron y a partir de ese promedio se calculó el crecimiento bruto por macollo y la senescencia por macollo, mientras que para el cálculo del consumo se discrimina entre el consumo de hojas maduras y hojas elongando, multiplicando por el respectivo peso gravimétrico.

Estos flujos de MS por individuo se multiplicaron por la densidad de individuos (macollos por m²) para calcular los flujos por unidad de superficie (expresados en kg/ha/día de materia seca) de crecimiento bruto, senescencia, crecimiento neto y consumo.

3.3.5. Eficiencia de cosecha

La eficiencia de cosecha, expresada en porcentaje, para cada especie en ambos tratamientos se calculó de dos maneras: como la eficiencia de cosecha potencial hallada como el cociente entre el crecimiento neto y el crecimiento bruto (Bircham y Hodgson, 1983) y como la eficiencia de cosecha actual estimada como la proporción de forraje consumido del total del crecimiento bruto (Mazzanti y Lemaire, 1994b).

La primera representa la cantidad de forraje potencialmente disponible para el consumo animal, en situaciones en que las características estructurales de la pastura (biomasa aérea, altura) se mantienen relativamente constantes.

La segunda representa la cantidad de forraje efectivamente consumida por el animal y es sensible a las variaciones que puedan ocurrir a lo largo del período experimental en la biomasa aérea o en la altura de la cubierta, a pesar del ajuste periódico de la carga animal.

3.4. MEDICIONES Y ESTIMACIONES REALIZADAS SOBRE LOS ANIMALES

En los animales fijos se midió la evolución del peso vivo mediante pesadas los días 4/6, 3/7, 24/7 y 4/9/2018 sin desbaste, utilizando una balanza con precisión de 0,5 kg. Los animales volantes, ingresaron al experimento a partir del 24/7 pensándose al momento de ingreso y a la salida de las parcelas.

La ganancia diaria del peso vivo se determinó usando el método de regresión lineal del peso vivo con los días. Para ello se utilizó la información proveniente de los animales fijos.

La carga animal fue expresada en animales por hectárea y como kg de peso vivo por hectárea considerando la totalidad de animales (fijos más volantes).

La producción de carne por unidad de superficie expresada en kg de peso vivo por hectárea, se estimó como el producto entre la ganancia promedio y la carga animal.

Para las variables analizadas (carga en animales/ha y en kg de peso vivo/ha, ganancia diaria del peso vivo y producción de peso vivo/ha) además de los valores por período se calculó un promedio ponderado para todo el período en estudio. En la variable kg de peso vivo producido/ha además se calculó la producción acumulada durante todo el período.

La sanidad para los animales en el período de estudio fue igual para todos, se brindó tratamiento contra parásitos gastrointestinales y vacunación de aftosa.

3.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

De la información obtenida de las mediciones realizadas en los macollos marcados en las parcelas en estudio, se determinaron las tasas de los distintos flujos de tejido, las variables morfogenéticas y estructurales y los patrones de defoliación, a través de fórmulas en planillas dinámicas de excel.

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico SAS (1989) por medio del análisis de varianza, comparando las medias por el test de Tukey y prueba t de Student, testeando el efecto del tratamiento, la especie y la interacción entre ambos.

Para la evaluación de las variables morfogenéticas y estructurales de la pastura, los flujos de tejido foliar, el consumo animal y sus componentes y la eficiencia de cosecha del forraje crecido, se utilizó el siguiente modelo:

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

Donde:

Y_{ijk} = variable evaluada

μ = media general

α_i = efecto del nivel de nitrógeno $i = 1, 2$; con $1= 0 \text{ kg N/ha}$; $2=100 \text{ kg N/ha}$
 δ_j = efecto de la especie $j =1, 2, 3, 4, 5, 6$; con $1= Paspalum dilatatum$, $2= Coelorhachis selloana$, $3= Piptochaetium stipoides$, $4= Paspalum notatum$, $5= Stipa setigera$, $6= Bromus auleticus$
 $(\alpha\delta)_{ij}$ = interacción nitrógeno - especie
 ϵ_{ijk} = error experimental $\epsilon_{ijk} \sim N e I (0, \sigma^2)$

Para las variables generales de la pastura (altura de la pastura, biomasa aérea y tasa de crecimiento) y para las de producción animal (carga animal, aumento de peso vivo y kg de PV/ha) se utilizó el siguiente modelo:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \epsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = variable evaluada

μ =media general

α_i = efecto del nivel de nitrógeno $i = 1, 2$; con $1= 0 \text{ kg N/ha}$; $2=100 \text{ kg N/ha}$

ϵ_{ij} = error experimental

Los criterios utilizados para el análisis de los niveles de significancia de los datos presentados en el trabajo fue el siguiente: probabilidad mayor a 0,10 no existen diferencias significativas, mayor a 0,05 y menor que 0,10 se constata una tendencia a existir diferencias significativas, entre 0,05 y 0,01 diferencia significativa y probabilidad menor que 0,01 diferencias muy significativas.

4. RESULTADOS

4.1. VARIABLES GENERALES

4.1.1. Tasa de crecimiento de forraje

La información de la tasa de crecimiento del forraje medida en jaulas de exclusión al pastoreo en los dos períodos, se resume en el siguiente cuadro.

Cuadro No. 2. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre la tasa de crecimiento de forraje (kg/ha/día de MS)

Período/tratamiento	N0	N100	Probabilidad
6/6 al 11/7/2018	9,0	10,4	0,680
11/7 al 28/8/2018	7,4	12,3	0,199
Promedio ponderado	8,1	11,5	0,338

La tasa de crecimiento de forraje (kg/ha/día de MS) para ambos tratamientos no mostró diferencias significativas en los dos períodos de medición ni en el promedio ponderado.

4.1.2. Biomasa aérea

En cuanto al forraje disponible en kg/ha de MS, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada para la fecha de medición. Los valores promedios de biomasa aérea fueron de 2819 y 3085 kg/ha de MS, para N0 y N100 respectivamente.

Cuadro No. 3. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre la biomasa aérea (kg/ha de MS)

Fecha/tratamiento	N0	N100	Probabilidad
21/6/2018	2819	3085	0,345

4.1.3. Altura del tapiz

La altura promedio del tapiz durante el período correspondiente a las mediciones detalladas no presentó diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización, esto se puede observar en el cuadro siguiente.

Cuadro No. 4. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la altura del tapiz promedio (cm) durante el período de mediciones

	N0	N100	Probabilidad	Promedio
Altura (cm)	8,3	8,9	0,165	8,6

La altura del tapiz fue medida en nueve fechas, presentándose su evolución en la figura No. 2, donde se observa que la altura del tapiz se mantuvo en el rango entre los 6 y 11 cm, explicado por el ajuste de carga que se realizó durante el experimento, con el ingreso y salida de los animales volantes, logrando así mantener la altura de la pastura dentro del rango definido previamente como objetivo.

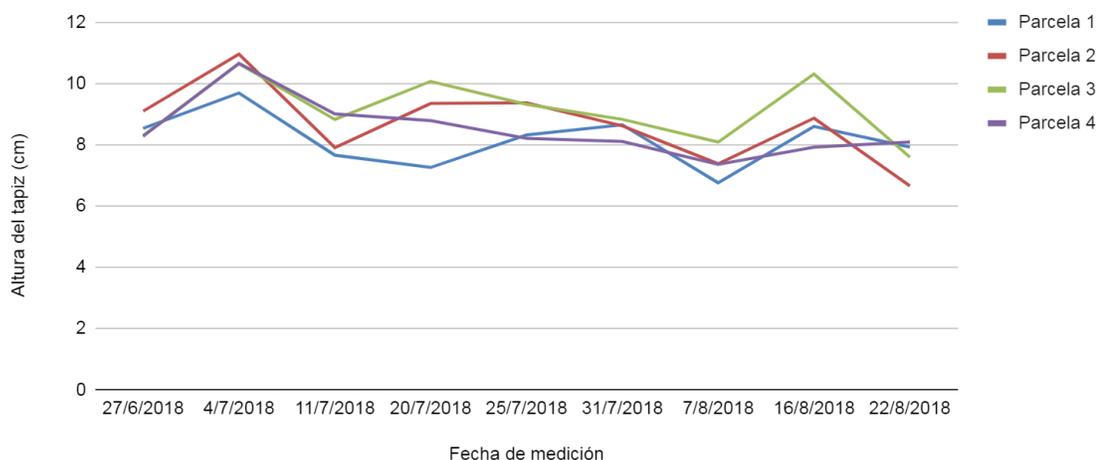


Figura No. 2. Evolución de la altura del tapiz durante el período de mediciones

4.2. VARIABLES LINEALES FOLIARES A NIVEL DE MACOLLO

En el siguiente cuadro se muestra los niveles de significancia de los principales efectos y su interacción para las tasas foliares (cm/macollo/día).

Cuadro No. 5. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa de crecimiento neto foliar y tasa de consumo foliar, en función de los factores considerados

Fuente de variación	TEF	TSF	TCN	CONS
Especie	***	**	ns	ns
Nivel de N	ns	*	ns	ns
Especie*nivel de N	ns	ns	ns	ns

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

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

TCN= tasa de crecimiento neto foliar (cm/individuo/día)

CONS= tasa de consumo foliar (cm/individuo/día)

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

Las tasas lineales de elongación foliar y senescencia foliar registraron efectos significativos a nivel de especie, mientras que a nivel de nitrógeno solamente se encontró efecto significativo en la tasa de senescencia foliar. Para la interacción nivel de nitrógeno*especie no se encontró efecto significativo en ninguna variable.

4.2.1. Tasa de elongación foliar

En el promedio de las especies la tasa de elongación foliar no resultó modificada por el tratamiento de fertilización.

En cuanto a la comparación de la tasa de elongación foliar dentro de cada tratamiento, se observa que hay diferencias significativas entre especies en el promedio de los tratamientos y en el tratamiento N0, presentando *Bromus auleticus* una mayor tasa de elongación respecto a las restantes especies.

Cuadro No. 6. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de elongación foliar (cm/macollo/día)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,14	0,25	0,077	0,20 b
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,15	0,23	0,177	0,19 b
<i>Paspalum notatum</i>	0,18	0,18	0,967	0,18 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,40	0,44	0,804	0,42 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,07	0,13	0,616	0,10 b
<i>Stipa setigera</i>	0,16	0,20	0,710	0,18 b
Probabilidad	0,031	0,218		0,004
Promedio de las especies por nivel de N	0,18 A	0,24 A	0,132	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.2.2. Tasa de senescencia foliar

En cuanto a la senescencia foliar, se observa una diferencia significativa para la especie *Coelorhachis selloana* y para la especie *Paspalum dilatatum* una tendencia a existir una diferencia significativa, con mayor tasa en el tratamiento fertilizado, respuesta que no se registró en el resto de las especies.

En cuanto a la comparación de la tasa de senescencia foliar dentro de cada tratamiento, se observa que hay una tendencia a existir diferencias significativas entre especies en el tratamiento N0, pero no para el tratamiento N100.

Para el promedio de los niveles de N por especie sí se observa diferencias significativas, presentando mayor tasa de senescencia foliar *Bromus auleticus* respecto a las otras dos especies invernales, mientras que las tres especies estivales presentan un comportamiento intermedio, sin diferir entre ellas.

Cuadro No. 7. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa de senescencia foliar (cm/macollo/día)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,17	0,29	0,048	0,23 ab
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,17	0,26	0,070	0,21 ab
<i>Paspalum notatum</i>	0,20	0,27	0,160	0,23 ab
<i>Bromus auleticus</i>	0,37	0,50	0,453	0,44 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,12	0,20	0,279	0,16 b
<i>Stipa setigera</i>	0,18	0,19	0,958	0,18 b
Probabilidad	0,090	0,215		0,017
Promedio de las especies por nivel de N	0,20 A	0,28 A	0,053	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t.

4.2.3. Tasa de crecimiento neto foliar

Para la tasa de crecimiento neto foliar no se encontró efecto significativo de la fertilización para ninguna especie.

En el caso del promedio de los niveles de N por especie se puede destacar que todas las especies, con excepción de *Stipa setigera*, presentan una

tasa de crecimiento negativo, producto de que la tasa de senescencia foliar superó a la tasa de elongación foliar.

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

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	-0,03	-0,04	0,848	-0,03
<i>Paspalum dilatatum</i>	-0,02	-0,04	0,739	-0,03
<i>Paspalum notatum</i>	-0,03	-0,09	0,454	-0,06
<i>Bromus auleticus</i>	0,03	-0,06	0,700	-0,02
<i>Piptochaetium stipoides</i>	-0,05	-0,07	0,870	-0,06
<i>Stipa setigera</i>	-0,02	0,02	0,883	0,01
Probabilidad	0,689	0,978		0,984
Promedio de las especies por nivel de N	-0,02	-0,05	0,626	

4.2.4. Tasa de consumo foliar

Para la tasa de consumo foliar no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para todas las especies y tampoco en cada especie para cada tratamiento. De igual manera no existieron diferencias entre los promedios de nivel de fertilización por especie o entre los promedios de las especies según nivel de fertilización.

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

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,03	0,07	0,176	0,05
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,07	0,04	0,510	0,06
<i>Paspalum notatum</i>	0,01	0,03	0,565	0,02
<i>Bromus auleticus</i>	0,06	0,20	0,429	0,13
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,01	0,04	0,281	0,03
<i>Stipa setigera</i>	0,06	0,06	0,980	0,06
Probabilidad	0,982	0,152		0,331
Promedio de las especies por nivel de N	0,04	0,07	0,261	

4.3. VARIABLES MEDIDAS A NIVEL DE MACOLLO EN MATERIA SECA

En el siguiente cuadro, se presenta el nivel de significancia de las fuentes principales de variación evaluadas y su interacción para las tasas por macollo.

Cuadro No.10. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto individual, tasa de senescencia individual, tasa de crecimiento neto individual y tasa de consumo individual en mg/macollo/día de MS, en función de las fuentes de variación analizadas

Fuente de variación	Tcrecindiv	Tsenindiv	Tcnindiv	Tconsindiv
Especie	***	***	ns	ns
Nivel de N	**	***	ns	ns
Especie* nivel de N	ns	ns	ns	ns

Tcrecindiv = tasa de crecimiento bruto individual en mg/macollo/día de MS

Tsenindiv = tasa de senescencia individual en mg/macollo/día de MS

Tcnindiv= tasa de crecimiento neto individual en mg/macollo/día de MS

Tconsindiv = tasa de consumo individual en mg/macollo/día de MS

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

La tasa de crecimiento bruto individual por macollo presenta un efecto muy significativo a nivel de especie y significativo para el nivel de nitrógeno. Para la tasa de senescencia individual por macollo se observa un efecto muy significativo, tanto a nivel de especie como a nivel de nitrógeno. Para las otras dos variables, no se encontraron efectos significativos, al igual que para la interacción especie por nivel de nitrógeno en las cuatro variables.

4.3.1. Tasa de crecimiento bruto en mg/macollo de materia seca

En el promedio de las especies evaluadas y en particular en la especie *Coelorhachis selloana* se observa una diferencia significativa entre tratamientos de fertilización, con un efecto favorable de la aplicación de nitrógeno en la tasa de crecimiento bruto por macollo, que es superior a la observada en el tratamiento testigo.

Cuadro No. 11. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por macollo (mg/macollo/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,20	0,41	0,055	0,30 b
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,49	0,85	0,121	0,67 a
<i>Paspalum notatum</i>	0,31	0,37	0,517	0,34 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,39	0,50	0,659	0,44 b
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,05	0,06	0,807	0,06 d
<i>Stipa setigera</i>	0,24	0,27	0,847	0,26 c
Probabilidad	0,938	0,259		0,0005
Promedio de las especies por nivel de N	0,28 B	0,41 A	0,026	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

Respecto a la comparación entre especies, existió una mayor tasa de crecimiento por macollo en *Paspalum dilatatum* respecto a las restantes especies y de *Bromus auleticus* respecto a las otras dos especies invernales.

4.3.2. Tasa de senescencia en mg/macollo de materia seca

Al analizar la tasa de senescencia por macollo, se observa que existe una diferencia significativa entre tratamientos en el promedio de las especies evaluadas y en las tres especies estivales; no siendo así para las especies invernales.

Cuadro No. 12. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por macollo (mg/macollo/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,24	0,46	0,036	0,35 bc
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,54	0,98	0,022	0,76 a
<i>Paspalum notatum</i>	0,35	0,56	0,080	0,46 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,37	0,54	0,391	0,46 b
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,06	0,11	0,165	0,09 d
<i>Stipa setigera</i>	0,26	0,25	0,954	0,26 c
Probabilidad	0,662	0,193		0,0002
Promedio de las especies por nivel de N	0,31 B	0,48 A	0,005	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

No existen diferencias significativas entre especies cuando se analiza dentro de cada tratamiento, mientras que en el promedio de los tratamientos de fertilización se observa una mayor tasa de senescencia por macollo en *Paspalum dilatatum* respecto a las restantes especies y de *Paspalum notatum* y *Bromus auleticus* respecto a las otras dos gramíneas invernales, presentando *Coelorhachis selloana* un comportamiento intermedio. Esto es debido a que en el promedio se utiliza mayor cantidad de datos por lo que disminuye el valor de la mínima diferencia significativa.

4.3.3. Tasa de crecimiento neto en mg/macollo de materia seca

La tasa de crecimiento neto por macollo no presenta diferencias significativas entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización; así como tampoco hubo diferencia significativa en los

promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 13. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por macollo (mg/macollo/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	-0,04	-0,06	0,760	-0,05
<i>Paspalum dilatatum</i>	-0,06	-0,13	0,629	-0,09
<i>Paspalum notatum</i>	-0,04	-0,19	0,400	-0,12
<i>Bromus auleticus</i>	0,02	-0,05	0,766	-0,01
<i>Piptochaetium stipoides</i>	-0,02	-0,05	0,707	-0,03
<i>Stipa setigera</i>	-0,03	0,02	0,888	-0,0003
Probabilidad	0,677	0,483		0,907
Promedio de las especies por nivel de N	-0,03	-0,07	0,512	

4.3.4. Tasa de consumo en mg/macollo de materia seca

La tasa de consumo por macollo no difirió en el promedio de las especies evaluadas por efecto de la fertilización. No obstante, en *Coelorhachis selloana* y en *Piptochaetium stipoides* se encontró un mayor consumo en el tratamiento fertilizado.

En cuanto a los promedios de las especies por nivel de fertilización y de los niveles de fertilización por especie, no se observaron diferencias significativas.

Cuadro No. 14. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por macollo (mg/macollo/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,032	0,083	0,032	0,058
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,120	0,151	0,777	0,135
<i>Paspalum notatum</i>	0,013	0,064	0,507	0,039
<i>Bromus auleticus</i>	0,052	0,192	0,439	0,122
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,007	0,013	0,046	0,010
<i>Stipa setigera</i>	0,084	0,077	0,919	0,080
Probabilidad	0,637	0,694		0,270
Promedio de las especies por nivel de N	0,052	0,097	0,193	

4.4. VARIABLES MEDIDAS POR UNIDAD DE SUPERFICIE

En el cuadro siguiente se observa el nivel de significancia de los efectos principales y de su interacción para las tasas por unidad de superficie (kg/ha/día de MS).

En el mismo se puede ver, que a nivel de especie existe un efecto significativo para las variables tasa de crecimiento bruto, tasa de senescencia y tasa de consumo por hectárea.

No se observa efecto significativo del nivel de nitrógeno ni de la interacción entre especie y nivel de N, para todas las variables analizadas.

Cuadro No. 15. Niveles de significancia de los análisis de varianza para la tasa de crecimiento bruto por superficie, tasa de senescencia por superficie, tasa de crecimiento neto por superficie y tasa de consumo por superficie en kg/ha/día de MS, en función de las fuentes de variación analizadas

Fuente de variación	TCBha	TSha	TCNha	TConsha
Especie	**	**	ns	***
Nivel de N	ns	ns	ns	ns
Especie* nivel de N	ns	ns	ns	ns

TCBha = tasa de crecimiento bruto en kg/ha/día de MS

TSha= tasa de senescencia en kg/ha/día de MS

TCNha= tasa de crecimiento neto en kg/ha/día de MS

TConsha= tasa de consumo en kg/ha/día de MS

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

4.4.1. Tasa de crecimiento bruto por superficie

Para la tasa de crecimiento bruto por superficie, no se observan diferencias significativas por efecto del tratamiento de fertilización en las especies analizadas.

Pero si se puede ver tanto a nivel de cada tratamiento de fertilización como en el promedio, que existen diferencias significativas entre especies presentando superioridad de *Stipa setigera* sobre *Piptochaetium stipoides* y las especies estivales, y de *Bromus auleticus* respecto de *Paspalum dilatatum* *Coelorhachis selloana* y *Piptochaetium stipoides*. Entre las especies estivales sólo se encontró una superioridad de *Paspalum notatum* sobre *Coelorhachis selloana*.

Cuadro No. 16. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento bruto por superficie (kg/ha/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,19	0,14	0,214	0,16 d
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,14	0,86	0,466	0,50 cd
<i>Paspalum notatum</i>	2,71	3,04	0,395	2,88 bc
<i>Bromus auleticus</i>	4,21	4,22	0,993	4,22 ab
<i>Piptochaetium stipoides</i>	1,64	0,18	0,341	0,91 cd
<i>Stipa setigera</i>	6,01	5,48	0,924	5,74 a
Probabilidad	0,017	0,004		0,014
Promedio de las especies por nivel de N	2,48 A	2,32 A	0,855	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.4.2. Tasa de senescencia por superficie

En cuanto a la tasa de senescencia, al comparar los tratamientos de fertilización se puede observar que no hay diferencias significativas en el promedio de las especies evaluadas. No obstante, en el tratamiento N100 *Coelorhachis selloana* y *Piptochaetium stipoides* tuvieron una menor senescencia respecto al tratamiento N0.

Respecto a la comparación entre especies, se observa una superior senescencia por superficie tanto en *Stipa setigera* como en *Bromus auleticus* respecto a *Piptochaetium stipoides*, *Paspalum dilatatum* y *Coelorhachis selloana*. Entre las especies estivales la senescencia fue superior en *Paspalum notatum* respecto a *Paspalum dilatatum* y *Coelorhachis selloana*.

Cuadro No. 17. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la senescencia por superficie (kg/ha/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,22	0,16	0,070	0,19 c
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,16	1,00	0,468	0,58 c
<i>Paspalum notatum</i>	3,20	4,78	0,297	3,96 ab
<i>Bromus auleticus</i>	4,22	5,48	0,728	4,85 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	1,89	0,25	0,022	1,07 bc
<i>Stipa setigera</i>	4,88	5,29	0,937	5,09 a
Probabilidad	0,002	0,021		0,033
Promedio de las especies por nivel de N	2,43 A	2,82 A	0,697	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.4.3. Tasa de crecimiento neto por superficie

La tasa de crecimiento neto por superficie no presenta diferencias significativas entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 18. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el crecimiento neto por superficie (kg/ha/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	-0,04	-0,02	0,619	-0,03
<i>Paspalum dilatatum</i>	-0,03	-0,14	0,499	-0,09
<i>Paspalum notatum</i>	-0,49	-1,67	0,468	-1,08
<i>Bromus auleticus</i>	-0,003	-1,26	0,631	-0,63
<i>Piptochaetium stipoides</i>	-0,25	-0,07	0,910	-0,16
<i>Stipa setigera</i>	1,13	0,18	0,898	0,66
Probabilidad	0,852	0,477		0,972
Promedio de las especies por nivel de N	0,06	-0,50	0,654	

4.4.4. Tasa de consumo por superficie

A nivel del promedio de las especies evaluadas no existió efecto del tratamiento de fertilización en el consumo por superficie. No obstante, solo para la especie *Piptochaetium stipoides* se observó un menor consumo en el tratamiento N100.

Cuadro No. 19. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el consumo por superficie (kg/ha/día de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,03	0,03	0,848	0,03 b
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,04	0,09	0,609	0,07 b
<i>Paspalum notatum</i>	0,10	0,48	0,512	0,29 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,62	1,29	0,421	0,96 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,22	0,03	0,047	0,13 b
<i>Stipa setigera</i>	1,55	1,38	0,866	1,47 a
Probabilidad	0,052	0,005		0,0062
Promedio de las especies por nivel de N	0,43 A	0,55 A	0,548	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

Respecto a la comparación entre especies, *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* presentaron un mayor consumo que las restantes especies, sin diferir entre ellas.

4.5. PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR MACOLLO

En el cuadro siguiente se presenta el nivel de significancia de los principales efectos y su interacción para el porcentaje promedio de defoliación, tasa de defoliación promedio e intervalo de defoliación promedio.

Se puede observar que para las fuentes de variación especie, nivel de N y la interacción de especie por nivel de N, no existe efecto significativo en estas variables de los patrones de defoliación por macollo.

Cuadro No. 20. Significancia de los análisis de varianza para la tasa, la frecuencia y la intensidad de defoliación

Fuente de variación	Tasa de defoliación	Intervalo de defoliación	Intensidad de defoliación
Especie	ns	ns	ns
Nivel de N	ns	ns	ns
Especie* nivel de N	ns	ns	ns

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

4.5.1. Tasa de defoliación

La tasa de defoliación no presenta diferencias significativas entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 21. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la tasa promedio de defoliación por macollo (hojas/día)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,029	0,028	0,949	0,029
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,029	0,023	0,517	0,026
<i>Paspalum notatum</i>	0,013	0,019	0,715	0,016
<i>Bromus auleticus</i>	0,024	0,029	0,675	0,026
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,023	0,023	0,987	0,023
<i>Stipa setigera</i>	0,032	0,027	0,714	0,029
Probabilidad	0,695	0,610		0,450
Promedio de las especies por nivel de N	0,025	0,025	0,950	

4.5.2. Intervalo de defoliación

El intervalo de defoliación no presenta diferencias significativas entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 22. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de defoliación por macollo (en días)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	36,94	35,29	0,880	36,12
<i>Paspalum dilatatum</i>	36,14	46,05	0,516	41,10
<i>Paspalum notatum</i>	18,67	52,75	0,214	35,71
<i>Bromus auleticus</i>	44,37	37,79	0,701	41,08
<i>Piptochaetium stipoides</i>	43,42	43,22	0,972	43,32
<i>Stipa setigera</i>	34,40	39,98	0,744	37,19
Probabilidad	0,925	0,779		0,947
Promedio de las especies por nivel de N	35,65	42,51	0,234	

4.5.3. Intensidad de defoliación

La intensidad de defoliación no presenta diferencias significativas entre tratamientos según la especie, ni entre especies según el tratamiento de fertilización; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 23. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la intensidad de defoliación por macollo (en porcentaje)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	21,92	21,67	0,980	21,80
<i>Paspalum dilatatum</i>	32,24	28,72	0,789	30,50
<i>Paspalum notatum</i>	5,18	12,57	0,503	8,90
<i>Bromus auleticus</i>	19,67	35,79	0,457	27,75
<i>Piptochaetium stipoides</i>	29,07	24,62	0,814	26,85
<i>Stipa setigera</i>	20,12	21,69	0,888	20,93
Probabilidad	0,257	0,760		0,285
Promedio de las especies por nivel de N	21,38	24,19	0,605	

4.6. PATRONES DE DEFOLIACIÓN POR CATEGORÍA DE EDAD DE LA HOJA

4.6.1. Intensidad de defoliación

En los siguientes cuadros se presenta los efectos del tratamiento de fertilización y la especie sobre la intensidad de defoliación en función de la categoría de edad de la hoja, desde la más reciente a la más vieja.

Cuadro No. 24. Significancia de los análisis de varianza para la intensidad de defoliación por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados

	Intensidad de defoliación						
Fuente de variación	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
Especie	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
Nivel de N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Especie* nivel de N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,0$

Cuadro No. 25. Intensidad de defoliación (en porcentaje) por categoría de edad de la hoja para cada especie, para el tratamiento N0

	N0						
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,00	22,73	71,14	44,75	69,18	45,31	-
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,00	42,80	70,62	79,46	32,18	55,63	-
<i>Paspalum notatum</i>	0,00	30,00	0,00	19,13	0,00	33,60	68,57
<i>Bromus auleticus</i>	0,00	44,43	53,51	30,69	41,07	45,46	0,00
<i>Piptochaetium stipoides</i>	3,125	51,10	40,07	0,00	0,00	-	-
<i>Stipa setigera</i>	49,86	36,67	31,29	0,00	-	-	-
Probabilidad	0,277	0,866	0,238	0,083	0,461	0,592	0,785

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

Cuadro No. 26. Intensidad de defoliación (en porcentaje) por categoría de edad de la hoja para cada especie, para el tratamiento N100

	N100						
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
<i>Coelorhachis selloana</i>	35,26	16,67	55,04	75,09	55,88	46,55	-
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,00	36,25	72,98	30,51	40,05	0,00	-
<i>Paspalum notatum</i>	0,00	50,00	8,33	50,00	57,56	26,16	37,67
<i>Bromus auleticus</i>	41,96	72,83	69,54	31,93	64,62	76,81	29,85
<i>Piptochaetium stipoides</i>	13,59	55,59	80,93	12,95	31,71	-	-
<i>Stipa setigera</i>	5,64	36,60	76,68	44,96	-	-	-
Probabilidad	0,568	0,255	0,897	0,878	0,933	0,148	0,251

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

Cuadro No. 27. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos y entre especies, en la intensidad de defoliación por categoría de edad de la hoja

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
Probabilidad N0 vs. N100	0,495	0,659	0,153	0,531	0,221	0,749	0,990
Probabilidad promedio de los niveles de N por especie	0,552	0,720	0,034	0,579	0,176	0,218	0,245

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja
 Probabilidades según prueba t

En el promedio de los tratamientos de fertilización, en función de la prueba t, se encontraron diferencias entre especies en el porcentaje de hoja

consumida en la hoja 3 (siendo menor en *Paspalum notatum* respecto a las restantes especies).

4.6.2. Consumo foliar

En los siguientes cuadros se presenta los efectos del tratamiento de fertilización y la especie sobre el consumo foliar en función de la categoría de edad de la hoja, desde la más reciente a la más vieja.

Cuadro No. 28. Significancia de los análisis de varianza para el consumo por categoría de edad de hoja en función de los factores considerados

	Consumo						
Fuente de variación	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
Especie	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
Nivel de N	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
Especie* nivel de N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,0$

Cuadro No. 29. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en cm/macollo/día y en porcentaje del total registrado en el macollo) para el tratamiento N0

	N0							
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	Total
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,000	0,002 (6,7)	0,017 (56,7)	0,005 (16,7)	0,004 (13,3)	0,002 (6,7)	-	0,030
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,000	0,021 (28,4)	0,025 (33,8)	0,025 (33,8)	0,001 (1,4)	0,002 (2,7)	-	0,074
<i>Paspalum notatum</i>	0,000	0,001 (11,1)	0,000	0,003 (33,3)	0,000	0,004 (44,4)	0,001 (11,1)	0,009
<i>Bromus auleticus</i>	0,000	0,017 (29,8)	0,012 (21,1)	0,011 (19,3)	0,012 (21,1)	0,005 (8,8)	0,000	0,057
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,000	0,006 (40,0)	0,009 (60,0)	0,000	0,000	-	-	0,015
<i>Stipa setigera</i>	0,008 (12,9)	0,040 (64,5)	0,014 (22,6)	0,000	-	-	-	0,062
Probabilidad	0,304	0,490	0,358	0,208	0,321	0,568	0,785	

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

Cuadro No. 30. Efecto de la especie sobre el consumo por categoría de edad de la hoja (en cm/macollo/día y en porcentaje del total registrado en el macollo) para el tratamiento N100

	N100							Total
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,004 (5,8)	0,002 (2,3)	0,020 (28,9)	0,008 (11,6)	0,023 (3,3)	0,012 (17,4)	-	0,069
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,000	0,003 (6,9)	0,022 (51,2)	0,011 (25,6)	0,007 (16,3)	0,000	-	0,043
<i>Paspalum notatum</i>	0,000	0,006 (24)	0,000	0,004 (16)	0,003 (12)	0,004 (16)	0,008 (32)	0,025
<i>Bromus auleticus</i>	0,020 (10)	0,045 (22,3)	0,047 (23,5)	0,039 (19,5)	0,031 (15,5)	0,016 (8)	0,002 (1)	0,200
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,008 (20,5)	0,013 (33,3)	0,012 (30,7)	0,003 (7,7)	0,003 (7,7)	-	-	0,039
<i>Stipa setigera</i>	0,002 (3,3)	0,028 (45,9)	0,024 (39,3)	0,007 (11,5)	-	-	-	0,061
Probabilidad	0,241	0,029	0,270	0,314	0,548	0,339	0,526	

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

Entre paréntesis se indica el porcentaje del consumo total registrado en el macollo

Cuadro No. 31. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos y entre especies, para consumo foliar, por categoría de edad de la hoja

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
Probabilidad N0 vs. N100	0,285	0,847	0,216	0,538	0,030	0,193	0,299
Probabilidad promedio de los niveles de N por especie	0,648	0,186	0,179	0,384	0,022	0,162	0,394

H1, H2, H3...= hoja 1, 2, 3...; desde la más nueva a la más vieja

Probabilidades según prueba t

En el promedio de los tratamientos, en función de la prueba t, se encontraron diferencias entre especies en el consumo de hoja 5 (mayor en *Bromus auleticus* y *Coelorhachis selloana* respecto a *Paspalum notatum*, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera* y de *Bromus auleticus* respecto a *Paspalum dilatatum*).

En el promedio de las especies se encontró un mayor consumo de la hoja 5 en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo.

4.7. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES

En el siguiente cuadro se muestra la significancia para las variables morfogénicas y características estructurales en función de la especie, el nivel de nitrógeno y la interacción entre ambos.

Cuadro No. 32. Significancia de los análisis de varianza para las variables morfológicas y características estructurales en función de los factores considerados

Fuente de variación	Especie	Nivel de N	Especie*nivel de N
Intervalo de aparición de hojas	ns	ns	ns
Tasa de aparición de hojas	ns	ns	ns
Vida media foliar	ns	ns	ns
Longitud foliar promedio	***	**	ns
Longitud foliar total	***	***	ns
Densidad de macollos	***	***	***
Peso promedio por macollo	***	ns	ns
Ancho foliar	***	*	ns
Peso gravimétrico hoja elongando	***	***	*
Peso gravimétrico hoja madura	***	**	**
Número de hojas vivas	***	ns	ns

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

En los datos presentados en el cuadro se puede observar que para las variables morfológicas (intervalo o tasa de aparición de hojas y vida media foliar) no existe efecto significativo a nivel de especie, a nivel de tratamiento y tampoco en la interacción especie con nivel de N.

Dentro de las variables estructurales, se puede observar que el efecto a nivel de interacción especie por nivel de N fue muy significativo para densidad de macollos y significativo para el peso gravimétrico, tanto en hoja en elongación como madura. A nivel de especie el efecto fue muy significativo en todas las variables, mientras que el tratamiento de fertilización presentó efecto significativo

en las variables longitud foliar promedio, longitud foliar total, peso gravimétrico en hoja elongando y en hoja madura, densidad de macollos y ancho foliar.

4.7.1. Intervalo de aparición de hojas

En el siguiente cuadro con información del intervalo de aparición de hojas, se puede ver que no existió diferencia significativa para ninguno de los tratamientos, ni entre especies; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 33. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el intervalo de aparición de hojas (en días)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	23,78	22,39	0,898	23,10
<i>Paspalum dilatatum</i>	30,53	31,29	0,957	30,93
<i>Paspalum notatum</i>	28,02	20,75	0,628	24,40
<i>Bromus auleticus</i>	29,58	31,13	0,932	30,38
<i>Piptochaetium stipoides</i>	33,28	32,58	0,961	32,90
<i>Stipa setigera</i>	45,44	38,30	0,801	41,88
Probabilidad	0,553	0,636		0,601
Promedio de las especies por nivel de N	31,78	29,41	0,715	

4.7.2. Tasa de aparición foliar

Para la tasa de aparición foliar, se puede ver que no existió diferencia significativa para ninguno de los tratamientos, ni entre especies; así como

tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 34. Efecto de la fertilización nitrogenada y la especie sobre la tasa de aparición foliar (hojas/días)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,049	0,053	0,872	0,051
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,039	0,037	0,917	0,038
<i>Paspalum notatum</i>	0,046	0,056	0,737	0,051
<i>Bromus auleticus</i>	0,042	0,043	0,972	0,043
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,035	0,036	0,977	0,035
<i>Stipa setigera</i>	0,032	0,031	0,947	0,031
Probabilidad	0,815	0,880		0,732
Promedio de las especies por nivel de N	0,040	0,043	0,814	

4.7.3. Vida media foliar

En el siguiente cuadro con información de la vida media foliar, se puede apreciar que no existió diferencia significativa para ninguno de los tratamientos, ni entre especies; así como tampoco hubo diferencia significativa en los promedios de los niveles de N por especie y los promedios de las especies por nivel de N.

Cuadro No. 35. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la vida media foliar (días)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	72,25	72,88	0,988	72,55
<i>Paspalum dilatatum</i>	69,79	71,67	0,961	70,75
<i>Paspalum notatum</i>	73,04	79,46	0,938	71,25
<i>Bromus auleticus</i>	74,33	70,47	0,933	72,43
<i>Piptochaetium stipoides</i>	68,42	72,18	0,922	70,30
<i>Stipa setigera</i>	73,08	70,96	0,962	72,03
Probabilidad	0,862	0,937		0,994
Promedio de las especies por nivel de N	71,83	71,28	0,972	

4.7.4. Longitud foliar promedio

En el cuadro siguiente, se puede ver que en el promedio de las especies evaluadas el largo promedio de la hoja fue superior en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo.

Comparando entre especies, la longitud foliar promedio fue superior en *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* respecto a las restantes especies y en *Coelorhachis selloana* respecto a *Paspalum notatum*.

Cuadro No. 36. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud de hoja promedio (cm/hoja)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	6,89	9,97	0,192	8,43 b
<i>Paspalum dilatatum</i>	5,54	9,12	0,168	7,33 bc
<i>Paspalum notatum</i>	5,89	5,32	0,684	5,60 c
<i>Bromus auleticus</i>	13,00	15,93	0,055	14,47 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	6,22	8,87	0,480	7,55 bc
<i>Stipa setigera</i>	15,54	17,56	0,556	16,55 a
Probabilidad	0,006	0,051		<0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	8,85 B	11,13 A	0,018	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.5. Longitud foliar total

Para la variable longitud foliar total, en el promedio de las especies evaluadas el largo total fue superior en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo.

En el promedio de los tratamientos de fertilización se observa una mayor longitud foliar del macollo en *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* respecto a *Paspalum dilatatum*, a *Paspalum notatum* y a *Piptochaetium stipoides*, presentando *Coelorhachis selloana* un comportamiento intermedio.

Cuadro No. 37. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la longitud foliar total del macollo (cm/macollo)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	21,06	32,74	0,154	26,91 b
<i>Paspalum dilatatum</i>	12,73	19,58	0,048	16,15 c
<i>Paspalum notatum</i>	16,08	17,49	0,736	16,79 c
<i>Bromus auleticus</i>	32,14	36,84	0,370	34,49 a
<i>Piptochaetium stipoides</i>	13,32	19,08	0,382	16,20 c
<i>Stipa setigera</i>	26,54	32,63	0,116	29,58 ab
Probabilidad	0,004	0,107		<0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	20,31 B	26,39 A	0,003	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.6. Densidad de macollos

En el cuadro siguiente se puede ver que la densidad de macollos difiere significativamente entre tratamientos de fertilización, siendo superior en el tratamiento testigo en el promedio de las especies. Esta respuesta ocurrió en particular en una especie estival (*Coelorhachis selloana*) y una invernal (*Piptochaetium stipoides*), no presentando diferencias entre tratamientos para las restantes especies.

Comparando entre especies, la densidad de individuos fue superior en *Stipa setigera* y *Piptochaetium stipoides*, intermedia en *Bromus auleticus* y *Paspalum notatum* e inferior en *Coelorhachis selloana* y *Paspalum dilatatum*.

Cuadro No. 38. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la población de macollos (número de macollos/m²)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	95,83	34,37	0,028	65,10 c
<i>Paspalum dilatatum</i>	30,21	95,83	0,541	63,02 c
<i>Paspalum notatum</i>	897,91	829,16	0,636	863,54 b
<i>Bromus auleticus</i>	1070,83	1073,96	0,996	1072,39 b
<i>Piptochaetium stipoides</i>	3137,50	238,54	0,027	1688,02 a
<i>Stipa setigera</i>	2192,70	1941,66	0,731	2067,18 a
Probabilidad	0,210	0,004		< 0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	1237,50 A	702,25 B	0,007	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.7. Peso promedio del macollo

No se observó efecto significativo del tratamiento de fertilización en el peso promedio del individuo en el promedio de las especies, pero en *Piptochaetium stipoides* el peso promedio de los individuos fue menor en el tratamiento N100.

El peso promedio del individuo resultó superior en *Paspalum notatum* respecto a las restantes especies y en *Stipa setigera* y *Paspalum dilatatum* respecto a *Piptochaetium stipoides*. Debido a que en el promedio se utiliza mayor cantidad de datos por lo que disminuye la diferencia media significativa.

Cuadro No. 39. Efecto de la aplicación de nitrógeno sobre el peso promedio del macollo (gramos)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,014	0,006	0,127	0,010 bc
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,010	0,016	0,660	0,013 b
<i>Paspalum notatum</i>	0,023	0,028	0,419	0,026 a
<i>Bromus auleticus</i>	0,011	0,007	0,504	0,010 bc
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,008	0,003	0,087	0,005 c
<i>Stipa setigera</i>	0,014	0,015	0,876	0,015 b
Probabilidad	0,556	0,875		0,008
Promedio de las especies por nivel de N	0,013 A	0,013 A	0,748	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.8. Ancho foliar

Para la variable ancho foliar, no se registró diferencias entre tratamientos de fertilización en ninguna especie; no obstante, en el promedio de las especies evaluadas el ancho foliar resultó superior en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo.

En el promedio de los tratamientos de fertilización el ancho foliar fue significativamente diferente entre todas las especies, con la excepción de *Bromus auleticus* respecto a *Stipa setigera*.

Cuadro No. 40. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie en el ancho de lámina (cm)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,42	0,44	0,184	0,43 c
<i>Paspalum dilatatum</i>	1,01	1,06	0,294	1,03 a
<i>Paspalum notatum</i>	0,57	0,63	0,443	0,60 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,30	0,32	0,517	0,31 d
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,11	0,11	0,699	0,11 e
<i>Stipa setigera</i>	0,31	0,33	0,553	0,32 d
Probabilidad	0,049	0,056		<0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	0,45 A	0,48 A	0,055	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.9. Peso gravimétrico de hoja elongando

El peso gravimétrico de la hoja en elongación presentó una tendencia a un efecto significativo de la fertilización en el promedio de las especies, respuesta que se observó en ambas especies de *Paspalum*.

Al comparar entre especies, el peso gravimétrico fue superior en *Paspalum dilatatum* respecto a las restantes especies y en las otras dos gramíneas estivales respecto a las gramíneas invernales. Dentro de las gramíneas invernales resultó diferente significativamente entre todas ellas.

Cuadro No. 41. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico (mg/cm de MS) de la hoja elongando

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,23	1,37	0,120	1,30 bc
<i>Paspalum dilatatum</i>	2,57	3,03	0,078	2,80 a
<i>Paspalum notatum</i>	1,22	1,47	0,057	1,34 b
<i>Bromus auleticus</i>	0,72	0,88	0,388	0,80 d
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,53	0,52	0,912	0,53 e
<i>Stipa setigera</i>	1,23	1,13	0,308	1,19 c
Probabilidad	0,025	0,025		< 0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	1,25 B	1,40 A	0,008	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.10. Peso gravimétrico de hoja madura

El peso gravimétrico de la hoja madura fue diferente significativamente entre tratamientos de fertilización en el promedio de las especies, siendo superior en el tratamiento fertilizado respecto al tratamiento testigo.

Al comparar entre especies, el peso gravimétrico fue diferente entre todas ellas, con la excepción de la comparación entre *Coelorhachis selloana* y *Stipa setigera* donde no difirió.

Cuadro No. 42. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el peso gravimétrico de la hoja madura (mg/cm de MS)

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	1,55	1,85	0,031	1,70 c
<i>Paspalum dilatatum</i>	4,00	4,52	0,201	4,26 a
<i>Paspalum notatum</i>	2,32	2,73	0,021	2,53 b
<i>Bromus auleticus</i>	1,23	1,30	0,699	1,27 d
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,70	0,58	0,632	0,64 e
<i>Stipa setigera</i>	1,77	1,53	0,089	1,65 c
Probabilidad	0,073	0,052		< 0,0001
Promedio de las especies por nivel de N	1,93 B	2,09 A	0,031	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.7.11. Número de hojas vivas por macollo

En el siguiente cuadro de número de hojas vivas por macollo se puede apreciar que no existió diferencia significativa entre los tratamientos de fertilización.

El número de hojas vivas fue mayor en *Coelorhachis selloana* y *Paspalum notatum* respecto a *Paspalum dilatatum* y las tres especies invernales; dentro de las invernales fue superior en *Bromus auleticus* y *Piptochaetium stipoides* respecto a *Stipa setigera* y resultó superior en *Paspalum dilatatum* respecto a *Stipa setigera*. Debido a que en el promedio se utiliza mayor cantidad de datos por lo que disminuye la diferencia media significativa.

Cuadro No. 43. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre el número de hojas vivas por macollo

Especie/tratamiento	N0	N100	Probabilidad	Promedio de los niveles de N por especie
<i>Coelorhachis selloana</i>	3,04	3,30	0,362	3,17 a
<i>Paspalum dilatatum</i>	2,30	2,19	0,711	2,24 c
<i>Paspalum notatum</i>	2,75	3,29	0,369	3,02 ab
<i>Bromus auleticus</i>	2,46	2,31	0,530	2,39 c
<i>Piptochaetium stipoides</i>	2,14	2,22	0,712	2,18 cd
<i>Stipa setigera</i>	1,76	1,86	0,804	1,81 e
Probabilidad	0,419	0,514		0,0002
Promedio de las especies por nivel de N	2,41 A	2,53 A	0,340	

Medias seguidas por letras mayúsculas distintas, indican diferencias significativas entre tratamientos de fertilización y seguida por letras minúsculas distintas, indican diferencias significativas entre especies, según prueba t

4.8. EFECTO EN LA EFICIENCIA DE COSECHA DEL FORRAJE CRECIDO

En el siguiente cuadro se muestra la significancia de los factores de variación y su interacción para la eficiencia de cosecha del forraje.

Cuadro No. 44. Significancia de los análisis de varianza para la eficiencia de cosecha del forraje crecido potencial y actual en función de los factores considerados

Fuente de variación	EUP	EUA
Especie	ns	ns
Nivel de N	ns	ns
Especie*nivel N	ns	ns

EUP= eficiencia de cosecha del forraje potencial

EUA= eficiencia de cosecha del forraje actual o real

ns= $p \geq 0,1$ * = $p > 0,05$ ** = $0,05 \geq p \geq 0,01$ ***= $p < 0,01$

Las eficiencias de cosecha del crecimiento de forraje, potencial y actual no se ven afectadas por ninguno de los factores analizados.

Cuadro No. 45. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la especie sobre la eficiencia de cosecha de forraje crecido potencial y actual (en %)

	N0		N100		Prom.	Prom.
	EUP	EUA	EUP	EUA	EUP	EUA
<i>Coelorhachis selloana</i>	-20,21	16,32	-15,00	20,88	-17,07	18,60
<i>Paspalum dilatatum</i>	-20,60	31,41	-15,16	18,05	-17,88	24,73
<i>Paspalum notatum</i>	-21,75	3,44	-55,92	15,43	-38,83	9,44
<i>Bromus auleticus</i>	6,57	13,08	-25,06	32,42	-9,25	22,75
<i>Piptochaetium stipoides</i>	-156,56	23,87	-247,25	35,10	-201,91	29,48
<i>Stipa setigera</i>	-116,70	69,72	22,46	35,14	-47,12	52,43
Probabilidad	0,982	0,835	0,784	0,429	0,530	0,562
Promedio	-54,88	26,30	-55,99	26,17		

EUP= eficiencia de cosecha del forraje potencial

EUA= eficiencia de cosecha del forraje actual o real

Prom= promedio

Cuadro No. 46. Niveles de probabilidad de la comparación entre tratamientos, para eficiencia de cosecha de forraje crecido potencial y actual

	Probabilidad	
	EUP	EUA
<i>Coelorhachis selloana</i>	0,803	0,457
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,880	0,651
<i>Paspalum notatum</i>	0,559	0,516
<i>Bromus auleticus</i>	0,600	0,380
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0,805	0,709
<i>Stipa setigera</i>	0,546	0,651
Promedio	0,987	0,992

EUP= eficiencia de cosecha del forraje potencial
 EUA= eficiencia de cosecha del forraje actual o real

En los cuadros No. 45 y No. 46 se puede ver que, para ambas eficiencias de cosecha, no hay diferencias significativas, ya sea entre especies o entre tratamientos de fertilización.

4.9. VARIABLES DE DESEMPEÑO Y PRODUCCIÓN ANIMAL

En el siguiente cuadro se presentan las variables de producción animal medidas en tres períodos.

Cuadro No. 47. Efecto sobre las variables de producción animal

	N0	N100	Probabilidad	Prom.
Carga (an/ha)1	0,94	1,10	0,020	0,99
Carga (an/ha)2	0,94	1,06	0,020	0,99
Carga (an/ha)3	2,09	2,13	0,960	2,10
Carga prom.	1,46	1,55	0,794	
Carga (Kg)	178,5	199,0	0,029	188,8

PV/ha) 1				
Carga (Kg PV/ha) 2	184,0	205,6	0,005	194,8
Carga (Kg PV/ha) 3	448,0	429,2	0,902	438,6
Carga prom.	302,8	305,6	0,971	
ADPV (kg/a/d) 1	0,18	0,08	0,004	0,13
ADPV (kg/a/d) 2	0,32	0,48	0,778	0,39
ADPV (kg/a/d) 3	0,76	1,02	0,228	0,89
ADPV promedio	0,47	0,60	0,096	
Prod. PV/ha 1	4,8	2,5	0,012	3,7
Prod. PV/ha 2	6,2	10,7	0,687	8,4
Prod. PV/ha 3	63,2	91,4	0,188	77,3
Prod. PV/ha prom.	31,8	45,0	0,217	
Prod. ponderada PV/ha total	74,2	104,6	0,255	

1. Período 1: 4/6/2018 - 3/7/2018

2. Período 2: 3/7/2018 - 24/7/2018

3. Período 3: 24/7/2018 - 4/9/2018

Carga an/ha: carga expresada en animales por hectárea

Carga kg/ha: carga expresada en kilos de peso vivo por hectárea

ADPV (kg/a/d): aumento diario de peso vivo individual

Prod PV/ha: producción de peso vivo por hectárea

Prom.: promedio

En cuanto a la carga animal, ya sea expresada en animales por hectárea ó en kg de peso vivo por unidad de superficie, difiere significativamente entre tratamientos de fertilización para el período 1 y 2, siendo superior en el tratamiento N100. En el tercer período y en el total del período ponderado por el tiempo de ocupación no existieron diferencias significativas en la carga manejada entre los tratamientos de fertilización.

Para el aumento de peso vivo, se registra una diferencia muy significativa entre tratamientos para el periodo 1 a favor del tratamiento no fertilizado, pero sin diferencias significativas en los dos restantes períodos. Cuando se calcula el aumento diario de peso vivo promedio ponderando por el tiempo de ocupación de cada período hay una tendencia a ser superior en el tratamiento fertilizado.

La productividad por hectárea (kg/ha de peso vivo) registra una diferencia significativa sólo en el periodo 1 a favor del tratamiento no fertilizado, posteriormente en los períodos 2 y 3 y en el total del período no existen diferencias significativas entre tratamientos de fertilización.

5. DISCUSIÓN

5.1. INTRODUCCIÓN

Para la discusión de los resultados obtenidos, es pertinente aclarar que el experimento estudiado se inició en el año 2002 con dos tratamientos: N0 y N100, con la aplicación de fertilización nitrógeno-fosfatada, la cual se dejó de realizar en el año 2012. Este hecho condiciona la respuesta actual al nitrógeno en la mayoría de las variables; por lo tanto, la sección se centra principalmente en la discusión de los efectos a nivel de especies, incluso entre grupo de especies (C3 vs. C4), en las variables a analizar. Variables a nivel jerárquico superior al de la especie vegetal serán discutidas en relación al efecto del tratamiento de fertilización.

5.2. ANÁLISIS SOBRE EL CRECIMIENTO DE FORRAJE MEDIDO CON JAULAS DE EXCLUSIÓN Y EN LOS MACOLLOS MARCADOS

La tasa de crecimiento de forraje (kg/ha/día de MS) medida en jaulas de exclusión, para ambos tratamientos no mostró diferencias significativas en los dos períodos de medición. Coincidiendo con los últimos 5 años en el mismo sitio experimental, entre 2015 y 2019, en donde Rodríguez Palma² observó que la tasa de crecimiento en invierno fue $9,1 \pm 2,20$ y $12,8 \pm 3,44$, en N0 y N100, respectivamente, sin diferir en ningún año ($p > 0,05$). Se supone que, al no haber cambios recientes debidos a tecnologías de insumos, como pueden ser aplicaciones de nitrógeno-fósforo y/o introducción de especies de mayor productividad, es de esperar este comportamiento, sumado a que se trabajó en una estación del año donde los coeficientes de variación de la producción de forraje son menores.

La altura de la pastura durante el período en estudio fue de 8,3 cm para el tratamiento N0 y 8,9 cm para N100. Observando la figura No. 2, al comienzo la altura tiene un aumento, hasta valores de 10,2 y 10,8 cm, en N0 y N100, respectivamente, la cual se puede atribuir al aumento del crecimiento, producto del incremento en la tasa de elongación. Una vez detectado este aumento, se incrementa la carga para mantener el rango pre-establecido de la altura. A partir de ese momento, la altura presentó una reducción leve, alcanzando al final del período de trabajo valores entre 8,0 para N0 y 7,1 cm para N100.

En este trabajo se observó una superioridad significativa para la tasa de elongación de la especie *Bromus auleticus*, con respecto a las demás especies, lo cual podría coincidir con lo mencionado por Lemaire y Chapman (1996), donde

² Rodríguez Palma, R. 2020. Com. personal.

exponen que para un gran número de especies C3 la respuesta de la tasa de elongación foliar es exponencial para temperaturas de 0-12°C y lineal entre 12-22°C. La temperatura promedio registrada durante el periodo experimental fue de 11,5°C, lo que concuerda con el rango mencionado donde la respuesta es de tipo exponencial. Por otro lado, Berone et al. (2007), encontraron en su trabajo una mayor productividad invernal de *Bromus stamienus* respecto a *Lolium perenne* (bajo similares condiciones de crecimiento, sin limitantes de agua y nutrientes) debido a su capacidad intrínseca (genotípica) frente a bajas temperaturas (6-11°C). Por lo que, se supone que ésta superioridad en tasa de elongación que presenta la especie *Bromus auleticus*, se debe a una respuesta genotípica distinta para la elongación a estos rangos de temperatura, ya que todas las especies están sometidas a las mismas condiciones ambientales. Para las otras dos especies C3, se presume que no mostraron diferencias entre ellas en la tasa de elongación foliar, debido a que tienen una misma respuesta a la temperatura en ese rango.

A su vez, Agnusdei y Assuero (2004), plantean diferencias por efecto especie/genotipo agrupando a varias especies C3, según su tasa de elongación foliar para idénticas condiciones ambientales, en tres grupos: baja ($0,077 \pm 0,007$ cm/día), intermedia ($0,150 \pm 0,018$ cm/día) y alta ($0,245 \pm 0,045$ cm/día) tasa de elongación foliar. En el grupo de baja tasa de elongación foliar, integran a la especie *Stipa neesiana* (*Stipa setigera*); y en el grupo de alta tasa de elongación foliar, está la especie *Bromus catharticus*, que comparte género con la especie estudiada *Bromus auleticus*. Por último, la otra especie C3 estudiada, *Piptochaetium stipoides*, integraría el grupo de baja tasa de elongación debido a que tuvo una tasa de elongación de 0,101 cm/día.

Por otro lado, Lemaire y Chapman (1996), indican que para las especies C4, entre 12-20°C de temperatura se ha encontrado una respuesta exponencial de la tasa de elongación foliar. Las temperaturas promedio registradas en este trabajo, están por debajo de ese rango indicado por los autores, por lo que se supone que sería el motivo por el cual las especies C4 evaluadas en este trabajo, no tuvieron diferentes tasas de elongación foliar.

Al analizar los promedios por especie de tasa de senescencia foliar, se observa que la especie *Bromus auleticus* presenta una mayor tasa de senescencia con respecto a las demás especies. Esto podría deberse a que esta especie presentó una mayor tasa de elongación foliar, acompañado de un aumento en su longitud foliar promedio y total, presentando un mayor recambio de tejido foliar. Según Colabelli et al. (1998), se acelera el recambio de tejido foliar cuando se generan condiciones de temperatura que aumentan la tasa de aparición de hojas y la tasa de elongación. Dado que el número máximo de hojas de una especie es relativamente constante, para que esto ocurra, la vida media

de las hojas durante este período de crecimiento se debe acortar; generando mayor riesgo de pérdida de material foliar por el proceso de senescencia.

Por otra parte, Rodríguez Palma (1998), evaluando *Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana* y *Hordeum stenostachys*, obtiene que la especie con mayor senescencia es raigrás. La tasa de recambio foliar reportada fue mayor para raigrás anual y *Hordeum stenostachys* porque presentan menor vida media foliar estimada, con respecto a *Stipa neesiana* con mayor vida media estimada. Por lo tanto, se podría pensar en un modelo morfogénético similar para raigrás y para *Bromus*.

Por otro lado, Parsons et al. (1983), manifiestan que en las gramíneas templadas el menor tamaño del individuo, expresado a través de una menor longitud foliar total, explicaría la menor senescencia individual. Esto coincide con el resultado obtenido para *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Piptochaetium stipoides*, quienes presentaron menor longitud total y por ende tendrían menor riesgo de pérdida de material foliar, lo que determina una menor tasa de senescencia foliar.

La tasa de crecimiento neto a nivel foliar no presentó efectos significativos interespecificamente. Hodgson y Wade (1978), indican que el crecimiento neto de forraje verde permanece relativamente constante en un amplio rango de biomasa aérea o altura de la cubierta, atribuido a mecanismos homeostáticos. Esto coincide con las condiciones experimentales de manejo según la altura del tapiz, siendo esta manejada a lo largo del periodo experimental de forma estable. Por la forma como se calcula la tasa de crecimiento neto foliar, era de esperar que *Bromus auleticus*, al presentar mayor tasa de elongación foliar, tuviera mayor tasa de crecimiento neto, pero como también presentó mayor tasa de senescencia foliar, la diferencia entre elongación y senescencia foliar, el crecimiento neto, fue de similar magnitud al de las restantes especies evaluadas.

5.3. ANÁLISIS DE LAS VARIABLES MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES Y SU ASOCIACIÓN CON EL CRECIMIENTO

Se esperaba encontrar diferencias significativas entre especies para las variables morfogénéticas. Estas variables están determinadas genéticamente, y la diversidad genética implícita en estas seis especies es amplia dado que son especies de distintos géneros, subfamilias y síndromes fotosintéticos. Sin embargo, para la mayoría de las variables morfogénéticas las diferencias entre especies no fueron significativas.

Para la variable tasa de aparición de hojas, intervalo de aparición foliar y vida media foliar, no se encontraron diferencias estadísticas entre especies. Esto no era de esperar, particularmente para la especie *Bromus auleticus*, ya que presentó mayor tasa de elongación. Según Nabinger (1998), las variaciones en la tasa de elongación foliar son en gran medida responsables de las variaciones en la tasa de aparición foliar y su inverso, el intervalo de aparición de hojas.

También Lemaire y Chapman (1996), manifiestan que hay una relación entre la tasa de aparición foliar y el período de elongación, variables que en asociación con la tasa de elongación foliar determinan el tamaño final de la hoja.

Por otro lado, según Lemaire y Agnusdei (1999), para la mayoría de las especies C3, la tasa de aparición de hojas presenta una respuesta lineal positiva a la temperatura con un umbral entre 3° y 5°C, hasta un rango óptimo de 20 - 24°C; y para las especies C4, la temperatura umbral es más alta, entre 8° y 9°C. Durante el periodo experimental se registró una temperatura promedio de 11,5°C, dentro de un rango de temperaturas medias de 6,3°C a 21,1°C (ver anexo No. 2). Por lo tanto, las posibles diferencias entre las especies C3 y C4 son menores dado el rango de variación en temperaturas medias en el que están creciendo estas especies. Acompañando el efecto de la temperatura promedio, también se asocia el efecto de la ocurrencia de heladas, donde se registraron 26 heladas agrometeorológicas durante los meses de invierno, con diferentes intensidades: para el mes de junio se registra una temperatura mínima sobre césped promedio de 3,3°C y registro de once heladas agrometeorológicas, con valores de temperatura mínima absoluta de -2,4°C. Para el mes de julio el promedio fue de 3,1°C con cuatro heladas y una mínima absoluta de -0,4°C y en agosto el promedio fue de 3,1°C con registro de once heladas y un mínimo absoluto de -4,9°C.

La variable vida media foliar no mostró diferencias significativas entre especies. Ésta se estimó como el producto del intervalo de aparición de hojas por el número de hojas vivas (Chapman y Lemaire, 1993). Una posible causa de no haberse presentado diferencias significativas pueden ser las bajas temperaturas registradas en el período experimental, ya que Berone (2016), encontró para tres especies C4 (*Panicum maximum*, *Panicum coloratum* y *Pappophorum caespitosum*), a temperaturas de 19°C, valores similares de vida media foliar. Por otro lado, Lemaire y Agnusdei (1999), obtuvieron resultados contrarios a los obtenidos en este trabajo, al analizar diferentes especies C3 (*Hordeum stenostachys*, *Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana*) durante el período otoñal e invernal.

Según Berone (2016), existe una relación entre el número de hojas y la vida media foliar para las especies C3, donde las especies con mayor vida media

mostraron un número de hojas más bajo. Esta relación también fue encontrada en las especies C4 que evaluó. En este trabajo, se encontró diferencias significativas entre especies, en la variable número de hojas, siendo dentro de las especies estivales *Coelorhachis selloana* quien tiene más hojas vivas y dentro de las invernales *Bromus auleticus*, pero esto no modifica para ninguna especie los valores de vida media foliar. Según Lemaire y Chapman (1996), el número de hojas vivas por planta es una característica relativamente independiente de las condiciones de crecimiento.

Para la longitud foliar promedio de las distintas especies, se observó que *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* fueron quienes presentaron mayor longitud promedio, y en cuanto a las estivales se destaca *Coelorhachis selloana*. Para esta variable, era de esperar que en el período experimental fuera mayor para las especies C3, ya que es la estación del año en que las mismas tienen las condiciones de temperaturas óptimas para su crecimiento, pero *Piptochaetium stipoides* obtuvo valores promedio similares al observado en las especies C4.

Al analizar la longitud foliar promedio y total, se puede observar que la misma estuvo relacionada con la tasa de elongación foliar, registrando altos valores para la especie *Bromus auleticus*, significativamente mayor a las demás especies. Dicha asociación entre estas dos variables fue encontrada por diversos autores (Mazzanti et al. 1994a, Berone 2005). Esto refleja que la tasa de elongación foliar es fuertemente dependiente del área foliar por macollo (Nelson et al., citados por Berone, 2005). A mayor longitud foliar, mayor es el área foliar por macollo.

Esta asociación positiva entre longitud foliar total y tasa de elongación foliar, no se cumple para las especies *Stipa setigera* y *Piptochaetium stipoides*. Esto se podría explicar particularmente para *Stipa setigera* porque la misma presenta menor número de hojas ($\text{longitud foliar total} = \text{longitud foliar promedio} \times \text{número de hojas}$), con respecto a *Bromus auleticus*. En cuanto a *Piptochaetium stipoides* la misma presenta menor ancho foliar y menor tasa de elongación, pero con un número de hojas muy parecido a *Bromus auleticus*.

En cuanto a longitud foliar promedio, *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* presentan valores similares, debido a que *Stipa setigera* con menos número de hojas tiene un período de elongación mayor a *Bromus auleticus*. El cual tiene mayor número de hojas con un período de elongación menor.

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). En el caso de las gramíneas forrajeras templadas como raigrás perenne un macollo adulto es capaz de sostener tres hojas vivas. Ryle (1964), ha

demostrado que el número de hojas vivas en un macollo varía entre tres y seis; de acuerdo con la especie y las condiciones de crecimiento. En las especies estudiadas, fueron las especies C4 las que presentaron mayor número de hojas vivas, teniendo *Coelorhachis selloana* y *Paspalum notatum* valores promedio en torno a tres. Esta variable está relacionada con la tasa de aparición de hojas, la misma no presenta diferencias significativas entre especies, pero se pudo observar que los valores más altos los presentan las especies estivales. Es por ello que estas especies estivales al tener valores cuantitativamente más elevados de tasa de aparición foliar con respecto a las especies invernales, mantienen en las diferentes estaciones siempre un número superior de hojas.

5.3.1. Análisis de variables a nivel de macollo en materia seca (mg/macollo de MS)

Al pasar de tasas foliares en cm/macollo a mg/macollo de MS, se puede observar que hay un cambio en la significancia entre especies, para las variables tasa de senescencia foliar y tasa de crecimiento bruto. La especie *Bromus auleticus* deja de ser la que tiene mayores tasas, para ser *Paspalum dilatatum* quien presenta mayores valores; esto es explicado porque esta última especie presentó significativamente mayor valor en el peso gravimétrico de sus hojas maduras y en elongación, al igual que mayor ancho foliar, respecto a la especie *Bromus auleticus* y las restantes especies. Según Agnusdei y Assuero (2004), los valores relativamente más altos de las tasas de senescencia registrados en invierno, pueden reflejar, en parte, que el flujo de senescencia recibió una alta contribución de hojas o porciones de hojas no defoliadas, que se produjeron en condiciones meteorológicas más favorables (otoño), por lo tanto, más grandes que las hojas producidas posteriormente en la estación fría. Ello determina un desbalance entre los flujos de senescencia de hojas de mayor tamaño producidas en otoño y hojas creciendo a una menor tasa de elongación en invierno, registrando en muchas situaciones un crecimiento neto negativo. Por otro lado, las diferencias entre especies en el peso gravimétrico no influyeron en las variables tasa de crecimiento neto y tasa de consumo, ya que al pasarlas a mg/macollo de MS siguen sin mostrar diferencias entre especies.

5.3.2. Análisis de variables a nivel de unidad de superficie (kg/ha/día de MS)

Para la variable densidad de macollos, son dos las especies que presentaron mayor número de macollos, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*. Según Lemaire y Chapman (1996), el estado de equilibrio de la densidad de macollos (nacimiento-mortalidad) depende de factores ambientales: lumínicos, nutricionales y disponibilidad de agua. Esto refleja la capacidad de macollaje de diferentes especies (determinada genéticamente), la cual está ligada a la tasa de

aparición foliar y a la capacidad potencial de generar nuevos macollos (site filling). Según Colabelli et al. (1998), la tasa de aparición de hojas 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. Donde a altas tasas de aparición de hojas, la pastura presenta muchos macollos, pero de bajo peso o menor tamaño.

Contrariamente a lo mencionado en el párrafo anterior, en este trabajo no se encontraron diferencias en tasa de aparición de hojas entre especies evaluadas, pero sí diferencias entre especies en cuanto a las variables peso promedio del macollo y densidad de macollos. Debe tenerse presente que los macollos evaluados en el periodo invernal fueron generados en condiciones ambientales anteriores y diferentes a las registradas durante el trabajo (macollos generados en estaciones anteriores). Se puede suponer que la tasa de aparición de hojas en ese momento haya sido diferente desde el punto de vista de factores ambientales (radiación, temperatura). Matthew et al. (2013), describen que las especies presentan ciclos estacionales de nacimiento y muerte de los macollos, donde indican como causas de muerte a la floración, el manejo del pastoreo y las condiciones ambientales. Estas fluctuaciones permiten a la pastura modificar la altura (índice de área foliar) y por ende optimizar la captación de radiación en las diferentes estaciones.

Según Colabelli et al. (1998), cuando las pasturas acumulan excesivo material y se genera un ambiente sombreado, la estructura de la cubierta se caracteriza por una baja densidad de macollos de mayor tamaño, respecto de pasturas mantenidas en un ambiente bien iluminado. Esto podría ser la explicación por la cual la especie *Bromus auleticus* no se encontró entre las especies con mayor densidad de macollos, justamente debido a que la misma presentó mayor elongación de hojas y mayor longitud foliar promedio, lo cual posiblemente esté generando un ambiente lumínico de mayor sombreado, además cuando se tiene más plantas por m² el número de macollos por plantas tiene a ser menor. El comportamiento expresado anteriormente no es posible generalizarlo para todas las especies, debido a que puede ocurrir en las cespitosas, pero no necesariamente en las estoloníferas. Un ejemplo puede ser la especie *Paspalum notatum*, la cual tiene como estrategia colonizar área cuando aumenta sus reservas mediante el crecimiento de su planta, produciendo más hojas y eventualmente más estolones.

Esta acumulación excesiva de forraje podría estar incidiendo en que los sitios posibles a ser macollos estén sombreados, en coincidencia con lo reportado por Deregibus et al. (1985), quienes indican que se produce una disminución cuali/cuantitativa de la luz incidente que limita la aparición de nuevos macollos. Según Lemaire y Agnusdei (1999), el macollaje es altamente dependiente de las

variaciones en el nivel de radiación. Davies (1974), relaciona inversamente a la densidad de macollos con su peso, donde las especies que presentan mayor densidad de macollos, tienen bajo peso de macollos. Esto coincide con los resultados obtenidos en el trabajo en la especie *Piptochaetium stipoides*, quien presenta mayor densidad de macollos, pero con menos peso. En otro extremo se encuentra la especie *Paspalum notatum*, que presenta alta densidad de macollos, con alto peso promedio de los mismos, lo cual se le podría atribuir a lo mencionado por Costa, citado por Ribeiro (2015), quien manifiesta que durante los meses de otoño y cuando las temperaturas comienzan a descender, esta especie modifica la partición de asimilados dando prioridad a los estolones, para acumular reservas y mantener su peso.

Cuando se analizan las variables crecimiento bruto y senescencia por hectárea, se deduce que las especies que pasan a tener mayor valor en ambas variables son *Stipa setigera* y *Bromus auleticus*, sin diferir entre ellas.

A nivel alométrico la variable tasa de consumo no presentó diferencias significativas entre especies, pero a nivel de superficie se observó que en las especies *Bromus auleticus* y *Stipa setigera* se registra una mayor tasa de consumo, explicado por la variable densidad de macollos. En el caso de *Piptochaetium stipoides* que presentó alta densidad, no se ve reflejado en la tasa de consumo por superficie, porque a nivel mg es la especie que presenta menor valor numérico en esta variable.

5.4. PATRONES DE DEFOLIACIÓN, EFICIENCIA DE COSECHA Y CONSUMO ANIMAL

Al no encontrar diferencias significativas de importancia en los patrones de defoliación y consumo, a nivel de categorías de edad de las hojas, se analizarán estas variables a nivel del macollo.

Cuando se analiza la variable tasa de defoliación e intervalo de defoliación, no se observan diferencias significativas, todas las especies fueron defoliadas a intervalos de tiempo similares. Wade y Baker, citados por Wade y Carvalho (2000), pudieron recopilar suficientes datos propios para ajustar una relación exponencial negativa entre el intervalo de defoliación y la carga animal. A mayor carga animal, menor es el intervalo de defoliación o mayor es la frecuencia de defoliación.

Hodgson (1966), Hodgson y Ollerenshaw (1969), realizaron similar metodología experimental a la de este experimento, marcando los macollos individuales y midiéndolos cada 2-3 días, pudiendo así estimar el intervalo entre defoliaciones y la severidad de defoliación. Ellos encontraron que la probabilidad de defoliación tiende a ser mayor en plantas que tienen las hojas en la parte alta

del tapiz. En las especies evaluadas, considerando los extremos, *Stipa setigera*, con hábito erecto, la cual presenta hojas más largas que las demás especies; y, por otro lado, la especie *Paspalum notatum* con hábito prostrado, la cual presenta hojas más cortas que las demás, no hubo diferencias significativas entre estas especies en los patrones de defoliación. Sin embargo, cuando se observa los valores de la intensidad de defoliación, se aprecia que la especie *Paspalum notatum* en cada evento de defoliación presenta una intensidad de 9%, en comparación con *Stipa setigera* que presenta un valor de 21%. Ello podría deberse a que *Paspalum notatum* es la especie que presenta menor longitud foliar promedio, y por ende macollos de menor tamaño. Además, es una especie rizomatosa/estolonífera, por lo cual su porte posiciona las hojas dentro del horizonte de pastoreo menos accesible, escapando al consumo animal, siendo la especie que presentó menor consumo en mg de materia seca por macollo.

Para la variable intervalo de defoliación, se obtuvieron resultados similares entre especies, con un promedio de 39 días, lo cual coincide con el trabajo realizado por Rodríguez Palma (1998), donde el mismo no obtuvo diferencias entre especies (*Lolium multiflorum*, *Stipa neesiana*, *Lotus tenuis* y *Hordeum stenostachys*), con un promedio de 50 días para el periodo 1 (fines de invierno) y 45 días para el periodo 2 (principio de primavera). Como se mencionó anteriormente esta variable está muy relacionada a la carga animal, siendo la misma de 303 kg y 306 kg de peso vivo por hectárea para tratamiento N0 y N100, respectivamente. Cuando la misma se compara con el trabajo de Rodríguez Palma (1998), se observan similares valores de carga en kg PV/ha con valores menores a los 400 kg PV/ha, mencionando que son cargas que tienen como consecuencia elevados intervalos de defoliación.

En cuanto a la eficiencia de cosecha del forraje crecido potencial y actual arrojaron resultados no significativos entre tratamientos y entre especies. La eficiencia de cosecha potencial fue consecuencia de que las tasas de crecimiento neto registradas también fueron no significativas y con valores negativos, como resultado de las mayores tasas de senescencia presentes en la estación invernal respecto a las tasas de elongación, lo cual generó valores negativos en la eficiencia de cosecha potencial.

En el caso de la eficiencia de cosecha actual, se supone que los resultados obtenidos podrían explicarse por la ausencia de diferencias en tasas de consumo entre especies. De la misma manera, la variable vida media foliar no presentó diferencias significativas entre especies, por lo que el tejido foliar producido por las distintas especies presentaría la misma eficiencia de cosecha actual.

Según Gastal y Lemaire (1998), cuando hay un mayor crecimiento de la pastura, para mantener la altura constante en pastoreo continuo, se manipula la

carga, aumentando la misma. Entonces el intervalo de defoliación de las hojas disminuye y para un período de vida de las hojas dado, una mayor proporción de la longitud de la hoja es consumida por los animales en pastoreo, lo que aumenta la eficiencia de la cosecha del forraje crecido. Si se tomaran los datos de forma no estadística, sino de una manera biológica se podría mencionar que la mayor densidad de individuos encontrada para las dos especies invernales *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*, acompañan el resultado de mayor eficiencia de cosecha actual.

Según Lemaire y Chapman (1996), la eficiencia de utilización disminuye al ser inducida por una reducción del crecimiento del forraje y reducción de la carga, y esta reducción puede ser más agravada en especies con baja vida media foliar, comparado con las de vida media foliar más larga. Cuando se compara al género *Bromus* con *Stipa*, la bibliografía muestra que esta última presenta mayor vida media foliar, donde Lemaire y Agnusdei (1999), reportan valores entre 610 y 745 °C.día⁻¹ (primavera y otoño respectivamente) y Labreveux (1998), determina para *Bromus* valores de 515°C.día⁻¹. Sería esperable que, asumiendo que no hay selectividad animal diferencial entre especies, las que presentan mayor vida media foliar, van a tener más eventos de defoliación y por lo tanto una mayor eficiencia de cosecha. En el trabajo realizado, *Stipa setigera* presentó un valor de 52% de eficiencia cosecha actual comparado con *Bromus auleticus* y *Piptochaetium stipoides* que presentaron eficiencias de 22% y 29% respectivamente. Para el caso de *Bromus auleticus*, ésta especie presentó mayor tasa de senescencia, producto de menores eventos de defoliación durante la vida media de la hoja, determinando que el tejido de las hojas senesca antes de ser consumido, reduciendo por lo tanto la eficiencia de cosecha.

Siguiendo con las especies C4, se observa para *Paspalum notatum* un valor de 9% de eficiencia de cosecha actual, siendo explicado por sus características morfológicas mencionadas previamente, es esperable que en una pastura multi-específica sea menos consumida. Ésta especie presenta valores de eficiencia de cosecha que son la mitad de los observados en *Coelorhachis selloana* y un tercio de los observados en *Paspalum dilatatum*.

Estos valores de eficiencia, también son consecuencia de la carga animal manejada. Con el aumento de carga registrado en el último período del trabajo, se supone que, a mayor carga, manteniendo el IAF a través del rango de altura, provocaría un aumento en la frecuencia de defoliación de las especies, lo que llevaría a un aumento en la eficiencia de cosecha y una disminución en la pérdida del forraje por senescencia, tal cual menciona Rodríguez Palma (1998).

5.5. EFECTOS EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL

Durante el período de estudio se observó diferentes cargas (animales/ha), cuando se compara por sub-períodos, pasando desde 0,935 animales/ha al inicio, a 2,128 animales/ha en el último período. Este aumento de carga fue consecuencia del aumento de crecimiento bruto por hectárea, para mantener el rango de altura del tapiz constante pre-establecido.

Según Lemaire et al. (2009), cuando se trabaja en pastoreos continuos y se busca mantener una altura del tapiz constante, mediante el ajuste de carga, las variaciones de la carga seguirán a las variaciones de las tasas de crecimiento. En este trabajo al observar la evolución de altura, quedan determinados tres sub-períodos. El primero va desde el 4/6 al 3/7, el segundo desde el 3/7 al 24/7, dos sub-períodos en que la altura tiene una tendencia a disminuir, por lo que no se modifica la carga (por lo tanto, no se toma como periodo de ingreso de animales, sino que se unifica con el anterior para el análisis). Por último, se determinó un tercer sub-período del 24/7 hasta 4/9, en el cual se puede observar que los tratamientos fertilizados presentan al inicio del mismo una mayor altura, pero que la tendencia de la misma en todos los potreros es a disminuir. En cambio, cuando se observa la tasa de crecimiento de forraje se puede visualizar una tendencia en aumento, por lo tanto, se toma la decisión de ingreso de animales (período donde la carga se duplica). Es de esperar que los patrones de defoliación sigan el mismo comportamiento, pues al aumentar la carga se reduce el período de tiempo entre defoliaciones sucesivas del macollo. Pero estos patrones de defoliación no fueron determinados por sub-períodos, sino que se obtuvo un valor promedio de las variables de defoliación para todo el período experimental.

Por lo tanto, es de esperar que los patrones de defoliación sigan el mismo comportamiento que las tasas de crecimiento. Para este trabajo no se tiene la información de lo mencionado anteriormente, ya que la información obtenida de las variables de defoliación fue para todo el período experimental. Se supone que, de igual manera se cumple este comportamiento, ya que la carga fue duplicada desde el inicio hasta el final del período.

Este aumento de animales/ha, conlleva a mayores kilogramos de peso vivo/ha, donde para el primer período la carga promedio fue de 188 kg/ha de peso vivo y se finaliza en el tercer período con 438 kg/ha de peso vivo. Este aumento no significó una reducción de las ganancias individuales, ya que las mismas pasaron de 0,129 kg por animal en el primer periodo a ganar 0,890 kg por animal durante el último período. Dado que en el período experimental se busca mantener el nivel de oferta de forraje, no se espera que aumenten las ganancias individuales, sino que se mantengan. Según Mott (1960), ocurre lo contrario, el aumento de carga animal por hectárea, lleva a una disminución de la producción por animal, medida en ganancias individuales, generada por una disminución en

la oferta de forraje al aumentar la carga. La producción de kilos de peso vivo/ha, para el periodo 3 toma valores de alrededor de 77, debido al aumento de carga durante ese período y sumado a que las ganancias de los animales superan ampliamente a las del primer período. La ganancia individual, componente de la producción animal, es función en primer lugar de la cantidad y calidad del forraje consumido, y que éste es a su vez función de la cantidad y calidad de forraje producido (Heitschmidt et al., 1989). A partir de las similares ganancias de peso individual podría asumirse que los animales tienen la misma cantidad y calidad de forraje consumido durante todo el período de estudio.

5.6. CONSIDERACIONES FINALES

En el presente trabajo se planteó como primera hipótesis el efecto positivo de la fertilización de campo natural con nitrógeno y fósforo sobre el crecimiento de forraje, la cual en su promedio no se cumple. Al no existir interacción significativa entre nivel de fertilización y especie en la mayoría de las variables, se puede analizar el efecto de los factores principales de manera independiente.

En la variable crecimiento foliar (elongación), no se vio efecto de la fertilización nitrógeno-fosfatada para ninguna de las seis especies evaluadas. Pero, sí existió un efecto en el crecimiento bruto expresado en producción de materia seca por individuo en el promedio de las especies (en particular en *Coelorhachis selloana*).

La superior tasa de senescencia en producción de materia seca por individuo, registrada en el promedio de las seis especies en el tratamiento fertilizado (y en particular en las tres especies estivales), que superó a la respuesta observada en el crecimiento bruto, determinó un crecimiento neto en materia seca por individuo con valores negativos, sin diferir entre tratamientos de fertilización. En los flujos de tejido foliar de crecimiento y senescencia por unidad de superficie no existió efecto del tratamiento de fertilización.

La segunda hipótesis planteada, no se cumple debido a la falta de respuesta en crecimiento neto por superficie. Esto determinó que se manejara una carga animal promedio similar entre tratamientos de fertilización. Lo que llevó a que no se encontraran diferencias entre tratamientos en la frecuencia e intensidad de defoliación y en la eficiencia de cosecha del crecimiento del forraje, arrojando como resultado final similares producciones secundarias. A lo largo del periodo experimental hubo un aumento de la carga animal en ambos tratamientos, lo que conlleva cambios en las variables frecuencia, intensidad y eficiencia de cosecha, pero estas no fueron estudiadas dentro de los sub-periodos experimentales.

No existió efecto del tratamiento de fertilización en las variables tasa de aparición foliar, vida media foliar, número de hojas vivas y peso promedio del macollo. El tratamiento de fertilización determinó en el promedio de las especies un aumento del largo foliar promedio y total, del ancho foliar y del peso gravimétrico de las hojas en elongación y madura. La respuesta en densidad de macollos fue opuesta a la hipotetizada, dado que resultó superior en el tratamiento testigo en el promedio de las especies (en particular *Coelorhachis selloana* y *Piptochaetium stipoides* individualmente).

Como tercera hipótesis se planteó la existencia de diferencias en las características morfogenéticas y de estructura entre especies, integrantes de la comunidad, que impactarían en el balance entre los flujos de crecimiento, senescencia y consumo, y por lo tanto en la eficiencia de cosecha del forraje crecido.

A nivel foliar, no hay grandes diferencias entre especies, encontrando diferencias sólo en la tasa de elongación y tasa de senescencia, en la especie *Bromus auleticus*. Para las variables intervalo, tasa de aparición de hojas y vida media foliar, no se encontraron diferencias significativas entre especies. El número de hojas vivas y el ancho foliar difirió entre todas las especies.

El peso gravimétrico en ambos tipos de hoja (elongando y madura) fue superior en las especies C4 respecto a las especies C3 (destacándose *Paspalum dilatatum*). La longitud foliar promedio y total resultó superior en *Stipa setigera* y *Bromus auleticus* respecto a las restantes especies. El peso promedio del macollo resultó superior en *Paspalum notatum* respecto a las restantes especies, se atribuye a la contribución que realiza el estolón al peso del individuo. La densidad de macollos resultó superior en *Stipa setigera* y *Piptochaetium stipoides* respecto a las restantes especies.

Dentro de las especies C3 se diferencian dos tipos de respuesta, según la velocidad de recambio foliar, por un lado, la especie *Bromus auleticus* con un mayor recambio foliar y en el otro extremo se ubicaría la especie *Stipa setigera*, con menor velocidad de recambio foliar. En *Bromus auleticus* ante un mismo nivel de consumo foliar se registran mayores pérdidas por senescencia, dado que la hoja durante su vida media foliar sufre menos eventos de defoliación y se tiene una menor eficiencia de cosecha del forraje crecido. En *Stipa setigera*, con mayor vida media foliar, la hoja sufre más eventos de defoliación durante la misma, por lo tanto, menos material foliar queda disponible para senescer y se registra una mayor eficiencia de cosecha del forraje crecido. Por último, la especie *Piptochaetium stipoides*, presenta un comportamiento intermedio entre las dos especies anteriores.

En cuanto a las especies C4, se las diferencia por su tipo vegetativo, por un lado, la especie *Paspalum notatum* es estolonífera, lo que determina que el material foliar se ubique por debajo del horizonte de pastoreo, por lo tanto, es menos consumida, dando lugar a que más material se pierda por senescencia, provocando una menor eficiencia de cosecha del forraje crecido. Por otro lado, las especies *Paspalum dilatatum* y *Coelorhachis selloana* con tipo vegetativo cespitoso, ubican sus hojas dentro del horizonte de pastoreo, lo que genera una mayor exposición a ser removidas por el animal y por ende una menor cantidad de material foliar quedaría disponible para senescer, aumentando la eficiencia de cosecha del forraje crecido.

6. CONCLUSIONES

No hubo efecto significativo de la residualidad de la aplicación de fertilización nitrogenada-fosfatada sobre el crecimiento neto de forraje, debido a que no hubo efecto en la elongación y en la senescencia.

Al no haber efecto residual de la fertilización sobre el crecimiento neto de forraje no se modificó la carga animal entre los tratamientos, por lo tanto, no variaron los mecanismos de defoliación ni la eficiencia de cosecha, resultando similares producciones secundarias para todo el período experimental.

Tanto para las especies C3 como las C4 se identificaron dos modelos morfogenéticos, debido a importantes diferencias biológicas en sus flujos de tejido foliar. Por un lado, se puede identificar a *Bromus auleticus* como un grupo y por otro lado las restantes especies en otro grupo. Además, considerando la interacción entre los modelos morfogenéticos y sus correspondientes tipos vegetativos, para las seis especies, se identifican tres grupos de especies con notorias diferencias en la eficiencia de cosecha actual. Integrando el grupo de alta eficiencia de cosecha actual la especie *Stipa setigera*, el grupo de intermedia eficiencia de cosecha actual integra a *Bromus auleticus*, *Piptochaetium stipoides*, *Coelorhachis selloana* y *Paspalum dilatatum*, y el grupo de baja eficiencia de cosecha actual integrado por *Paspalum notatum*.

7. RESUMEN

El campo natural constituye el principal recurso forrajero de los sistemas ganaderos del país. En éste hay una predominancia de gramíneas C4 que tienen una mayor contribución a la biomasa aérea, una participación menor de gramíneas C3 y una baja proporción de leguminosas. Estos sistemas de producción extensivos se caracterizan por la baja utilización de insumos y tecnologías de producción de forraje, existiendo diferentes alternativas para mejorar este recurso, como por ejemplo a través de mejoramientos extensivos, incorporación de leguminosas o estrategias de aplicación de fertilizantes. La fertilización nitrogenada a comienzos del otoño e invierno modificaría la estructura de la pastura por cambios en la densidad de macollos y en la distribución vertical de la masa de forraje, mejorando la producción otoñal e invernal de algunas especies y en consecuencia la producción anual de forraje. El objetivo del trabajo es evaluar el efecto residual de fertilización durante el período otoño-invernal a través del impacto en la productividad primaria, la capacidad de carga animal y la productividad secundaria, así como también evaluar en las tres principales especies C3 y tres principales especies C4, su producción de tejido foliar, el consumo, los mecanismos de defoliación y la eficiencia de cosecha. El experimento se realizó en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (EEFAS) sobre el potrero 46, el cual presenta una superficie de ocho hectáreas, dividida en cuatro parcelas de dos hectáreas cada una. Los suelos predominantes son Brunosoles éutricos típicos y háplicos, y en menor medida Litosoles, sobre las formaciones Fray Bentos y Arapey. El diseño del ensayo fue completamente aleatorio con dos repeticiones en el espacio y dos tratamientos (N0= sin historia de fertilización; N100= con historia de fertilización nitrógeno-fosfatada). El experimento se manejó bajo pastoreo continuo con carga animal variable con el fin de mantener la altura en un rango previamente establecido entre seis y doce centímetros, durante el período otoño-invernal. Las mediciones se realizaron sobre seis especies, tres estivales, *Coelorhachis selloana*, *Paspalum dilatatum* y *Paspalum notatum* y tres invernales, *Bromus auleticus*, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*. Para cada especie a estudiar se le asignó una transecta en cada parcela, identificando y marcando diez macollos. Las mediciones se realizaron dos veces a la semana en el período de estudio, registrando la longitud de todas las láminas verdes en cada individuo y codificándolas en función del tipo de hoja: en elongación, madura, senescente y consumida. Además, se realizó una colecta de individuos de distinto tamaño de las especies medidas y la extracción de doce panes por parcela. A partir de todos estos registros se pudo determinar los flujos de tejido foliar (crecimiento bruto y neto, senescencia y consumo), los patrones de defoliación (tasa de defoliación, intervalo e intensidad) y la eficiencia de cosecha del forraje crecido potencial y actual. Se cuantificaron las variables morfogénicas y

estructurales: tasa de elongación foliar, tasa de aparición foliar, intervalo de aparición foliar, vida media foliar, densidad y peso de macollos, peso gravimétrico de hojas elongando y de hojas maduras, longitud foliar, ancho foliar y número de hojas vivas. En los animales se determinó carga animal, ganancias medias diarias y productividad animal por unidad de superficie. Se utilizó análisis de varianza con comparación estadística de los efectos de tratamiento de fertilización y especie por medio de test de Tuckey y prueba t de Student. No hay interacción significativa entre nivel de fertilización y especie en la mayoría de las variables, obteniendo como resultado, similares tasas de elongación y densidad de individuos entre tratamientos, por lo cual la producción de forraje no difirió. La carga animal y el aumento diario de peso vivo, no mostraron diferencias significativas en el promedio entre tratamientos, como consecuencia de esto no hubo diferencias significativas en el consumo, en la eficiencia de cosecha potencial y actual y en la productividad secundaria, para todo el periodo en estudio. En la comparación entre especies se encontró diferencias en el crecimiento foliar a favor del *Bromus auleticus* respecto a las restantes especies, pero también registrando una mayor senescencia foliar. Comparando esta especie con las restantes especies C3 evaluadas se observó una mayor velocidad de recambio foliar, pero sin diferencias en los patrones de defoliación y en el consumo, mostrando una menor eficiencia de cosecha de forraje. *Stipa setigera* presenta una menor velocidad de recambio foliar y una mayor eficiencia de cosecha del crecimiento de forraje, mientras que *Piptochaetium stipoides* presenta un comportamiento intermedio. Dentro de las especies C4, como producto del hábito de crecimiento, *Paspalum notatum*, de crecimiento más prostrado, presentó menor consumo y eficiencia de cosecha y mayores pérdidas por senescencia respecto a *Paspalum dilatatum* y *Coelorhachis selloana*, de hábito más erecto.

Palabras clave: Campo natural; Morfogénesis; Fertilización nitrogenada; Flujo de tejido foliar; Pastoreo continuo; *Coelorhachis selloana*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum notatum*; *Bromus auleticus*; *Stipa setigera*; *Piptochaetium stipoides*; Crecimiento en otoño-invierno.

8. SUMMARY

Natural grassland is the principal forage resource of animal production systems of the country. In this there is a predominance of C4 grasses that have a greater contribution to herbage mass, a lower participation of C3 grasses and a low proportion of legumes. These extensive production systems are characterized by the low use of inputs and forage production technologies, even though there are different alternatives to improve this resource, such as through extensive improvements, incorporation of legumes or fertilizer application strategies. Nitrogen fertilization at the beginning of autumn and winter would modify the pasture structure by changes in the density of tillers and in the vertical distribution of the forage mass, improving the autumn and winter production of some species and consequently the annual production of forage. The objective of the work is to evaluate the residual effect of the fertilization history during the Autumn-winter period through the impact on primary productivity, the capacity of animal stocking and secondary production, as well as to evaluate in the three main species C3 and three main species C4, their leaf tissue production, consumption, defoliation mechanisms and harvest efficiency. The experiment was carried out at the Faculty of Agronomy in Salto (EEFAS) on plot 46, which has an area of 8 ha, divided into four plots of 2 ha. The predominant soils are Brunosoles eutricos típicos y háplicos, and to a lesser extent Litosoles, on the Fray Bentos and Arapey formations. The design of this work was completely randomized with two repetitions in space and two treatments (N0= without history of fertilization; N100= with history of nitrogen-phosphate fertilization). The experiment was managed under continuous grazing with variable stocking animal, in order to maintain the sward height in a previously established range between six and twelve centimeters, during the autumn-winter period. Measurements were made on six species, three east season ones, *Coelorhachis selloana*, *Paspalum dilatatum* y *Paspalum notatum* and three cool season ones, *Bromus auleticus*, *Piptochaetium stipoides* y *Stipa setigera*. For each species in study, was assigned a transecto in each plot, identifying and marking ten tillers. Measurements were made twice a week during the study periods, recording the length of all green sheets in each individual and coding them according to the type of leaf: elongation, mature, senescent and consumed. In addition, there were collected individuals measured species tillers of different sizes and the extraction of twelve pasture cores per plot. From all of these records, it was possible to determine the leaf tissue flows (herbage gross and net growth, senescence and consumption), the defoliation patterns (defoliation rate, interval and intensity) and the potential and current harvest efficiency of the grown forage. Morphogenetic and structural variables were quantified: leaf elongation rate, leaf appearance rate, leaf appearance interval, leaf lifespan, tiller density and weight, gravimetric weight of elongation leaves and mature leaves, leaf length, leaf width and total leaf number. Stocking,

mean daily gains, and productivity per unit area were determined in animals. Analysis of variance was used with statistical comparison of the effects of fertilization and species treatments by means of Tuckey's test and t student test. There is no significant interaction between fertilization level and species in most of the variables, obtaining as a result, similar rates of elongation and density of tillers between treatments, and consequently the forage production did not differ. Stocking and daily gains average did not show significant differences between treatments, and consequently there were no significant differences in consumption, in potential and current harvest efficiency and in secondary productivity in the total of the experimental period. In the comparison between species, differences in herbage growth were found in favor of *Bromus auleticus* respect to the other species, but also registering a greater foliar senescence. Comparing *Bromus auleticus* with the remaining C3 species evaluated, a higher speed of leaf turnover was observed, but without differences in defoliation patterns and consumption, showing a lower efficiency of forage harvesting. *Stipa setigera* presents a lower speed of leaf turnover and a higher harvesting efficiency of forage growth, while *Piptochaetium stipoides* shows an intermediate behavior. Within the C4 species, as a product of the growth habit, *Paspalum notatum*, with prostrate growing, presented lower consumption and harvest efficiency, and higher losses in senescence compared to *Paspalum dilatatum* and *Coelorhachis selloana*, with a more erect habit.

Key words: Natural grassland; Morphogenesis; Nitrogen fertilization; Tissue flows; Continuous grazing; *Coelorhachis selloana*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum notatum*; *Bromus auleticus*; *Stipa setigera*; *Piptochaetium stipoides*; Autumn-winter growth.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Adler, P. B.; Raff, D. A.; Lauenroth, W. K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*. 128:465-479.
2. Agnusdei, M. 1999. Analyse de la dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétale de la pampa humide (Argentine). Thesis de Doctorat. Lorraine, France. Institut National Polytechnique de Lorraine. 108 p.
3. _____.; Assuero, S. G. 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. In: International Symposium Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology (2004, Curitiba). Proceedings. Curitiba, Universidade Federal do Paraná. pp. 1-10.
4. _____. 2013. Rol de la ecofisiología en el diseño de manejos especializados de pasturas. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 21 (1):63-78.
5. Álvarez, M. C.; Alzaga, G.; Nopitsch, A. 2013. Efecto de la fertilización nitrogenada y la oferta de forraje sobre los componentes de producción de forraje del campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 137 p.
6. Anslow, R. C.; Green, J. O. 1976. The seasonal growth of pasture egrasses. *Journal of Agricultural Sciences (Cambridge)*. 68:109-122.
7. Arosteguy, J. C. 1982. The dynamics of herbage growth and utilization in a sward grazed by cattle and sheep. PhD. Thesis. Edinburgh, UK. University of Edimburgh. 268 p.
8. Ayala, W.; Carámbula, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela, Colonia). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 33-42 (Serie Técnica no. 51).
9. Azanza, A.; Panissa, R. J.; Rodríguez, H. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de

vacunos en el periodo primaveral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 85 p.

10. Barthram, G. T. 1986. Experimental techniques: the HFRO sward stick. In: Alcock, M. M. ed. The Hill Farming Research Organization Biennial Report, 1984 - 1985. Haddington, s.e. pp. 29-30.
11. Bemhaja, M.; Olmos, F.; Levratto, J. 1985. Caracterización productiva de tapices naturales de Queguay Chico, Tacuarembó y Cuchilla de Caraguatá. In: Seminario Nacional sobre Campo Natural (1°, 1985, Cerro Largo). Resúmenes. Montevideo, Facultad de Agronomía. pp. 1-11.
12. _____. 1994. Fertilización nitrogenada en sistemas ganaderos. In: Seminario de Actualización Técnica (1994, La Estanzuela). Nitrógeno en pasturas. Montevideo, INIA. pp. 49-56 (Serie Técnica no. 51).
13. Berone, G. D. 2005. Caracterización morfo genética de dos cultivares de *Lolium perenne* y dos *Bromus stamineus*. Tesis Mg. Sc. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 79 p.
14. _____.; Lattanzi, F. A.; Colabelli, M. R.; Agnusdei, M. G. 2007. A comparative analysis of the temperature–response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: intrinsic and size-mediated effects. *Annals of Botany*. 100:813-820.
15. _____. 2016. Leaf expansion and leaf turnover of perennial C4 grasses growing at moderately low temperatures. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*. 48(2):69-82.
16. Berretta, E. J.; Risso, D. F.; Levratto, J. C.; Zamit, W. S. 1998. Mejoramiento de campo natural de basalto fertilizado con nitrógeno y fósforo. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Anales. Montevideo, INIA. pp. 63-73 (Serie Técnica no. 102).
17. _____.; _____.; Montossi, F.; Pigurina, G. 2000. Problems of animal production related to pastures in subtropical and temperate regions of South America: campos in Uruguay. In: Lemaire, G.;

Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. Wallingford, UK, CABI. pp. 377-394.

18. 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.
19. Boggiano, P. R.; Zanoniani, R.; Millot, J. C. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (Salto, 2005). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 105-113 (Serie Técnica no. 151).
20. 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.
21. Briske, D. D. 1986. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. In: Joss, P. J.; Lynchard, P. W.; Williams, O. B. eds. *Rangelands: a resource under siege*. Canberra, Cambridge University. pp. 425-427.
22. Brougham, R. W. 1959. The effects of frequency and intensity of grazing on the productivity of pastures of short-rotation rye grass and red and white clover. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 2:1232-1243.
23. Brown, R. W. 1995. The water relations of range plants: adaptations to water deficits. In: Bedunah, D. J.; Sosebee, R. eds. *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*. Denver, Colorado, Society for Range Management. pp. 291-413.
24. Carámbula, M. 1997. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 5-28.
25. _____. 2002. Pasturas y forrajes: potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. t. 1, 242 p.

26. Caresani, D.; Juanicotena, M. A. 2008. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la utilización de especies de un campo natural bajo pastoreo de vacunos en el periodo otoñal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 124 p.
27. Casal, J. J.; Deregibus, V. A.; Sánchez, R. A. 1984. Influencia de la calidad de luz sobre el macollaje de gramíneas forrajeras. Revista Argentina de Producción Animal. 4(supl.3):279-288.
28. Chapman, D. F.; Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: International Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 95-104.
29. _____. 2016. Using ecophysiology to Improve farm efficiency: application in temperate dairy grazing systems. Lincoln, New Zealand, Lincoln University. pp. 1-19.
30. Colabelli, M.; Agnusdei, M.; Mazzanti, A.; Labreveux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. INTA. Boletín Técnico no. 148. 21 p.
31. _____.; _____.; Durand, J. L. 2011. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. Revista de Investigaciones Agropecuarias. 37(1):62-74.
32. Cruz, P.; Boval, M. 1999. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: International Symposium Grassland Ecophysiology and Ecology (1^o., 1999, Curitiba, BR). Proceedings. Curitiba, Universidad Federal de Parana. pp. 134-150.
33. Davidson, J. L.; Milthorpe, F. L. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. Annals of Botany. 30:173-184.
34. Davies, A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. Journal of Agricultural Science (Cambridge). 82:165-172.

35. _____. 1988. The regrowth of grass swards. In: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. The grass crops: the physiological basis of production. New York, Chapman and Hall. pp. 177-208.
36. _____. 1993. Tissue turnover in the sward. In: Davies, A.; Baker, D.; Grant, A.; Laidlaw, A. eds. Sward Measurement. 2nd. ed. Hurley, British Grassland Society. pp. 183-216.
37. 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.
38. Frame, J. 1993. Herbage mass. In: Davies, A.; Baker, R. D.; Grant, S. A.; Laidlaw, A. S. eds. Sward measurement handbook. 2nd. ed. Hurley, British Grassland Society. pp. 39-67.
39. García, M. A.; Gonzales, O. A.; Queheille, F. 2005. Efecto de la fertilización nitrogenada y la intensidad de pastoreo sobre los componentes de la producción de forraje de *Stipa setigera* Presl. en campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 143 p.
40. Gastal, F.; Lemaire, G. 1988. Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. In: General Meeting of the European Grassland Federation (12th., 1988, Dublin). Proceedings. Dublin, Ireland, s.e. pp. 323-327.
41. _____.; Belanger, G.; Lemaire, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany* 70:437-442.
42. _____.; Lemaire, G. 2015. Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilization in pasture: review of the underlying ecophysiological processes. *Agriculture*. 5(4):1146-1171.
43. Gautier, H.; Varlet-Grancher, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiologia Plantarum*. 98:424-430.
44. Guillet, M.; Lemaire, G.; Gosse, G.. 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie*. 4 (1):75-82.

45. Haydock, K. P.; Shaw, N. H. 1975. The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. 15:663-670.
46. Heitschmidt, R.; Dowhower, S.; Pinchak, W.; Canon, S. 1989. Effects of stocking rate on quantity and quality of available forage in a southern mixed grass prairie. *Journal of Range Management*. 42 (6):468-473.
47. Hodgson, J. 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. *Journal of the British Grassland Society*. 27:258-263.
48. _____; Ollerenshaw, J. H. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *Journal of the British Grassland Society*. 49:226-234.
49. _____; Wade, M. H. 1978. Grazing management and herbage production. *In: Meeting of the British Grassland Society (1978, Hurley)*. Proceedings. Hurley, U.K, s.e. pp. 1.1-1.12.
50. _____. 1990. *Grazing management: science into practice*. London, Longman. 203 p.
51. Jauregui, J. M.; Michelini, D. F.; Agnusdei, M. G.; Baudracco, J.; Sevilla, G. H.; Chilbroste, P.; Lattanzi, F. A. 2016. Persistence of tall fescue in a subtropical environment: tiller survival over summer in response to flowering control and nitrogen supply. *Journal of the British Grassland Society*. 73 (3):454-466.
52. Labreveux, M. E. 1998. *Caracterización de la producción de forraje y de la morfogénesis de ocho especies de gramíneas forrajeras de la Pampa húmeda argentina*. Tesis Magister Scientiae. Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 74 p.
53. Leafe, E. L. 1988. Introduction: the history of improved grasslands. *In: Jones, M. B.; Lazenby, A. eds. The grass crops: the physiological basis of production*. New York, Chapman and Hall. pp. 1–24.
54. Lemaire, G.; Chapman, D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. *In: Hodgson, J.; Illius, A. W. eds. The ecology and management of grazing systems*. Wallingford, CABI. pp. 3-36.

55. _____. 1997. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: International Symposium on Animal Production under Grazing (1st., 1997, Viçosa). Anais. Viçosa, Universidad Federal de Viçosa. pp. 117-144.
56. _____.; Agnusdei, M. G. 1999. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: International Symposium Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology (1st., 1999, Curitiba). Proceedings. Anais. Curitiba, Universidade Federal do Paraná. pp. 265-287.
57. _____.; Da Silva, S. C.; Agnusdei, M. G.; Wade, M.; Hodgson, J. 2009. Interactions between leaf lifespan and defoliation frequency in temperate and tropical pastures. *Grass and Forage Science*. 64:341-353.
58. Mac Adam, J. W.; Volenec, J. J.; Nelson, C. J. 1989. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*. 89(2):549-556.
59. Madeira, W.; Jaurena, M.; Díaz, S.; Lattanzi, F.; Giorello, D.; Cardozo, G. 2018. Evidencias de co-limitación nitrógeno-fósforo en la producción de forraje de un campo natural en Uruguay. In: Congreso Nacional (8^o.), Congreso Internacional de Manejo de Pastizales Naturales (4^o., 2018, Catamarca). Resúmenes. Catamarca, Argentina, INTA. p. 136.
60. Matthew, C.; Assuero, S. G.; Black, C. K.; Sackville-Hamilton, N. R. 1999. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Wallingford, CABI. pp. 127-145.
61. _____.; Agnusdei, M. G.; Assuero, S. G.; Sbrissia, A. F.; Scheneiter, O.; Da Silva, S. C. 2013. State of knowledge in tiller dynamics. In: International Grassland Congress (22nd., 2013, Sydney). Proceedings. Sydney, Australia. New South Wales Department of Primary Industry. pp. 1041-1043.
62. Mazzanti, A. E.; Lemaire, G.; Gastal, F. 1994a. Effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science*. 49:111-120.

63. _____; _____. 1994b. 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.
64. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2012. Censo general agropecuario 2011. Montevideo. 146 p.
65. Millot, J. C.; Methol, R.; Risso, D. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
66. _____. 1999. *Bromus auleticus* Trinius. Otra gramínea forrajera perenne invernal. *Revista Oficial del Instituto Nacional de Semillas*. 2(4):25-28.
67. Mott, G. O.; Lucas, H. L. 1952. The design conduct and interpretation of grazing trials on cultivated and improved pastures. *In*: International Grassland Congress (6th., 1952, Pasadena). Proceedings. Pasadena, s.e. pp. 1380 - 1385.
68. _____. 1960. Grazing pressure and the measurement of pasture production. *In*: International Grassland Congress (8th., 1960, Reading, UK). Proceedings. Oxford, Alden. pp. 606 - 611.
69. Nabinger, C. 1998. Princípios de manejo e produtividade de pastagens. *In*: Ciclo de Palestras em Produção e Manejo de Bovinos de Corte (3^a., 1998, Canoas, RS). Ênfase, manejo e utilização sustentável de pastagens: anais. Canoas, s.e. pp. 54-10.
70. Neuteboom, J. H.; Lantinga, E. A. 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Annals of Botany*. 63:265-270.
71. Olmos, F. 1993. *Bromus auleticus*. Montevideo, INIA. 30 p. (Serie Técnica no. 35).
72. Ong, C. K.; Marshall, C.; Sagar, G. R. 1978. The physiology of tillers death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *Journal of the British Grassland Society*. 33:205-211.

73. Parsons, A. J.; Leafe, E. L.; Collet, B.; Stiles, W. 1983. The physiology of grass production under grazing. I. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously-grazed sward. *Journal of Applied Ecology* 20:127-139.
74. _____; Penning, P. D. 1988. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rationally grazed sward. *Grass and Forage Science*. 43:15-27.
75. _____; Chapman, D. F. 2000. The principles of pasture growth and utilization. In: Hopkins, A. eds. *Grass: its production and utilization*. Oxford. Backwell Science. pp. 31-89.
76. Peirano, M. E.; Rodríguez, A. D. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 104 p.
77. Ribeiro, F. 2015. Repartição da biomassa e respostas morfogênicas de *Paspalum notatum* ecótipo André da Rocha à disponibilidade de nitrogênio. Tesis Mg.Sc. Porto Alegre, Río Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Río Grande do Sul. 74 p.
78. Richards, J. H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. In: International Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston). Proceedings. Wellington, SIR. pp. 85-94
79. Robson, M.; Ryle, G. J. A.; Woldedge, J. 1988. The grass plant: its 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.
80. 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. Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 135 p.
81. _____; Rodríguez Olivera, T. 2018. Campo natural de Basalto: producción de forraje en respuesta a la fertilización. In: Congreso de la Asociación Uruguaya de Producción Animal (6^o., 2018, Tacuarembó). Resúmenes. Montevideo, Facultad de Agronomía. p. 167.

82. Rosengurtt, B.; Arrillaga, B. R.; Sierra, B. 1960. Caracteres vegetativos y forrajeros de 175 gramíneas del Uruguay. *Revista de la Facultad de Agronomía (Montevideo)*. no. 47. 168 p.
83. _____.; _____.; Izaguirre, P. 1970. Gramíneas uruguayas. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 489 p. (Colección ciencia v. 5).
84. _____. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones y Ediciones. 86 p.
85. SAS Institute. 1989. SAS/STAT: user's Guide, version 6. 4th. ed. Cary, N.C. v.2, 846 p.
86. _____. 1999. SAS/STAT: user's Guide, version 8. 8th. ed. Cary, N.C. v.2, 2552 p.
87. Schnyder, H.; Schauffele, R.; De Visser, R.; Nelson, C. J. 1999. An Integrated View of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. *In*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Wallingford, CABI. pp. 75-94.
88. Simon, J. C.; Lemaire, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*. 42:373-380.
89. Skinner, R. H.; Nelson, C. J. 1992. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. *Annals of Botany*. 70(6):493-499.
90. _____.; _____. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35:4-10.
91. Volenec, J. J.; Nelson, C. 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science*. 23:720-724.
92. Wade, M. H.; Carvalho, P. C. de F. 2000. Defoliation patterns and herbage intake on pastures. *In*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P. C. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Wallingford, CABI. pp. 233-245.

10. ANEXOS

Anexo No. 1. Croquis de muestreo de panes



Anexo No. 2. Datos meteorológicos para el periodo experimental en la EEFAS (temperaturas, heladas y precipitaciones)

	junio		
Día	Temperaturas media (°C)	Intensidad de heladas (°C)	Precipitaciones (mm)
1	11,3		
2	8,1		
3	8,0	-1,0	
4	10,0		
5	10,3		
6	10,0	-1,0	
7	9,3		
8	10,0	-2,4	
9	12,1		
10	14,4		27,4
11	16,6		0,2
12	13,4		
13	8,3		
14	6,8		

15	6,0	-1,0	
16	7,2	-1,9	
17	8,3	-2,0	
18	9,4	-1,8	
19	12,2	-0,8	
20	14,4		
21	17,9		
22	11,0	-1,2	0,2
23	12,8		
24	5,9	-0,1	
25	9,2		
26	8,9	-2,4	
27	10,8		
28	12,3		8,4
29	16,7		
30	16,8		

	julio		
Día	Temperaturas media (°C)	Intensidad de heladas (°C)	Precipitaciones (mm)

1	169		22,1
2	16,7		0,2
3	7,2		
4	8,1		
5	9,7		
6	12,7		3,8
7	13,2		
8	11,6		0,5
9	8,3		
10	9,2	-0,1	0,2
11	10,2	-0,4	
12	11,1		
13	13,3		
14	16,3		
15	16,7		
16	12,2		
17	13,5		
18	19,1		0,5
19	16,5		47,7
20	8,8		
21	11,5		

22	8,6		0,3
23	10,4		
24	7,4	0,0	0,1
25	9,7		1,8
26	10,5		0,6
27	12,4		
28	11,0		0,3
29	13,2		
30	12,1		
31	8,6	-0,1	

	agosto		
Día	Temperaturas medias (°C)	Intensidad de heladas (°C)	Precipitaciones (mm)
1	7,1	-1,0	
2	6,5	-1,8	
3	6,4	-0,2	
4	11,5		
5	13,5		
6	10,6	-1,2	
7	14,3		0,5

8	9,0		0,7
9	10,0		
10	9,1	-1,3	
11	10,1		
12	12,9		
13	16,0		
14	15,9		
15	11,5		
16	14,0		
17	17,8		
18	21,1		
19	10,6		7,2
20	6,3	-1,8	
21	6,7	-4,3	
22	10,5	-0,1	
23	12,2		
24	11,1		
25	8,4	-0,8	
26	10,0	-1,2	1
27	10,7	-4,9	
28	15,6		

29	18,4		
30	19,0		28,1
31	10,7		2

	junio	julio	agosto
Temperatura máxima (°C)	15,9	15,9	17,5
Temperatura mínima (°C)	6,0	7,7	6,2
Temperatura promedio (°C)	10,9	11,8	11,8

Anexo No. 3. Descripción de las muestras de suelo en cada relevamiento

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 eutríco

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 eutríco

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 eutrico

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 eutrico 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 eutrico

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 eutrico

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. 4. Balance meteorológico decádico para suelo Litosol y Brunosol desde junio a septiembre 2018

