

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE AGRONOMIA

**EFECTOS DE LA FERTILIZACION
NITROGENADA Y LA INTENSIDAD DE
PASTOREO SOBRE LOS COMPONENTES DE LA
PRODUCCIÓN DE FORRAJE DE *Stipa setigera* Presl.
EN CAMPO NATURAL**

por

Milton Alejandro GARCIA LATASA
Omar Alejandro GONZALEZ DIEZ
Federico QUEHEILLE RAMPOLDI

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

MONTEVIDEO
URUGUAY
2005

PAGINA DE APROBACIÓN

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Pablo Boggiano

Ing. Agr. Ramiro Zanoniani

Ing. Agr. Elbio Berreta

Ing. Agr. Ricardo Rodríguez Palma

Fecha:

Autores:

Milton Alejandro Garcia Latasa__

Omar Alejandro Gonzalez Diez _

Federico Queheille Rampoldi

1. INTRODUCCIÓN

Las pasturas naturales constituyen el principal recurso forrajero de la gran mayoría de la producción extensiva a nivel nacional, ocupando aproximadamente el 85 % del área forrajera total (DI.CO.SE.,1990).

El sistema ganadero extensivo que ocupa el 74% del país está constituido básicamente por 91% de pasturas naturales, en las cuales se aplican bajos niveles de insumos, ajustando su manejo lo más cercano posible a la entrega de forraje de las mismas.

Por consiguiente, resulta de gran interés conocer los rendimientos potenciales capaces de ser alcanzados por aquellas pasturas nativas que representan las principales regiones del país.

Si bien es cierto que existen algunas variables no controlables, en condiciones extensivas, como temperatura y humedad, que resultan ser de importancia primordial para definir el comportamiento de las pasturas naturales, también es cierto que existe otra variable como la mejora de la nutrición mineral la cual, mediante la aplicación de fertilizantes, se presenta como una alternativa más, al ofrecerse como un factor manejable sin dificultades por el productor.

El conocimiento de los efectos de la fertilización nitrogenada sobre los flujos de tejido foliar, así como en las variables morfogénicas que los determinan (TEF, TAF, entre otros), son una herramienta muy importante a la hora de la comprensión y elaboración de estrategias racionales de utilización de la fertilización nitrogenada para lograr incrementos en la producción forrajera. Integrando los principales componentes de los patrones de defoliación se

podría avanzar en la generación de modelos de sistemas de pastoreo. De esta manera, es posible aumentar la eficiencia de utilización del crecimiento de la pastura, minimizando las pérdidas potenciales por senescencia que se producirían en situaciones de subpastoreo; asignándole un tiempo apropiado de descanso entre defoliaciones y generando un buen equilibrio entre forraje consumido y forraje crecido.

El objetivo de la presente tesis es estudiar la respuesta morfogénica y la producción de forraje de *Stipa setigera* Presl. frente a diferentes dosis de fertilización nitrogenada y distintas ofertas de forraje.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1 INTRODUCCIÓN

La *Stipa setigera* Presl. es un pasto tierno a fino (Rosengurtt, 1979); hay formas glabrescentes y casi lisas, que pueden considerarse tiernas, mientras que otras, densamente vellosas y ásperas pueden considerarse ordinarias; es muy comido por lo general. Es la gramínea perenne invernada del tapiz más abundante, después de los *Piptochaetium* sp. Muestra alta resistencia a los factores climáticos, y desaparece sólo con pastoreos de exagerada intensidad. Se destaca esta especie por sus hojas largas y anchas. La floración es poco abundante en los potreros, a causa del corte que realizan los animales hasta la aparición de las panojas; se mantienen tiernas hasta la antesis. Resulta muy útil en las condiciones actuales de regeneración campestre, y el daño que realizan las flechillas es muy reducido por el castigo que los animales infligen en las plantas (Rosengurtt 1946). Presenta una alta capacidad de resiembra cuando se permite que semille, mostrando muy buena persistencia bajo condiciones de pastoreos controlados (Boggiano, 1990).

Demora en nacer unas tres semanas. El crecimiento inicial es brevemente débil, toma vigor desde mediados de invierno, y resiste bien la competencia de las arvenses gracias a la longitud de sus hojas jóvenes. El reposo estival es medianamente intenso, haciéndose total durante las secas muy prolongadas. Se observa gran variación en las dimensiones de los distintos órganos, en el porte, en la densidad de las matas, en la vellosidad; las formas de renuevos erectos tienen las hojas caídas por su falta de rigidez de las aristas y por la agresividad del callus. Este pasto sería muy útil si pudiera anularse el daño que ocasionan las flechillas, pero en las condiciones actuales no puede recomendarse su cultivo (Rosengurtt 1946).

2.2 EFECTO DEL NITRÓGENO

Dentro de los límites impuestos por clima, suelo y sistema de producción, el nitrógeno ejerce el mayor control en la producción de forraje y cultivos en el mundo. Es bien conocido que las plantas requieren más nitrógeno que cualquier otro nutriente del suelo. Las gramíneas y otras no leguminosas son casi totalmente dependientes del N mineral del suelo. Las gramíneas tienen tan altas demandas de N que la concentración del mineral en el suelo es habitualmente muy baja. Requieren nitrógeno mineral para producir proteína y clorofila, suficientes para macollaje, elongación de la hoja, rebrote después del pastoreo y reproducción. (Bemhaja, 1994)

Es bien conocida la deficiencia de algunos nutrientes minerales en los suelos del país, especialmente en nitrógeno y fósforo, lo cual afecta notablemente el crecimiento del campo natural. Al ser las gramíneas el componente predominante de estas pasturas, el nitrógeno se presenta como uno de los elementos de mayor significancia. No se debe descuidar el hecho de que el efecto de la fertilización nitrogenada en cada estación puede afectar el resultado de otra estación del año. Así, es bien conocido el efecto positivo de la fertilización otoñal para incrementar el macollaje de las especies activas en invierno y favorecer mayores rendimientos en primavera. Se debe destacar así mismo que la respuesta a la fertilización nitrogenada es muy variable entre años. Dichas variaciones referentes a disponibilidad y eficiencia del nitrógeno son menores en condiciones de aplicaciones suficientemente fraccionadas para minimizar las pérdidas (Ayala y Carámbula, 1994).

La fertilización nitrogenada otoño-invernal con 100 kg/ha, permitió incrementar la carga animal en un 87% a través de su efecto positivo sobre el

crecimiento de las gramíneas (125% de aumento) a fines de invierno-principios de primavera, y en el consumo de 142%, aumentando la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje en un 31% (Rodríguez Palma et al., 1998c).

Estudios realizados por Agnusdei et al. (2001) determinaron que las tasas de acumulación de forraje de los tratamientos fertilizados con dosis de 100 a 150 kg/ha de N, triplicaron a los no fertilizados, en aplicaciones invernales (fines de julio – principios de agosto), y permitieron anticipar la máxima acumulación de forraje de los verdeos entre 20 y 30 días (Mazzanti et al. 1997). Es esperable que la fertilización nitrogenada otoñal incremente el crecimiento de forraje en menor proporción que una dosis similar aplicada a fines de invierno, período en el cual la disponibilidad de formas asimilables de nitrógeno es extremadamente baja. En los tratamientos en los cuales se realizó fertilizaciones en otoño e invierno se produjo un incremento mayor en la acumulación de forraje invierno-primaveral en comparación con los tratamientos que recibieron una fertilización invernal o que no fueron fertilizados en ambas estaciones.

2.2.1 SOBRE LA DENSIDAD DE PLANTAS

Los resultados de la competencia pueden manifestarse a nivel de planta o a nivel de la población. La planta muestra efectos de la competencia reduciendo la tasa de crecimiento y el vigor, o en casos extremos muriendo. La respuesta de la comunidad de plantas a la competencia se muestra en la reducción de la densidad y ocurrencia de individuos de una especie o por cambios en los patrones de competencia entre dos especies (Holechek et al., 1989)

La tendencia a encontrar población de plantas mayores en los tratamientos con bajos niveles de N y OF podría responder a una baja capacidad de competencia inicial por parte de *S. setigera* en ambientes intensamente pastoreados, siendo mayor el estrés con el aumento de la fertilidad. Esas son condiciones donde progresan plantas de dispersión clonal como *Paspalum notatum* Flüge, que domina estas áreas, conformando una cobertura densa. En ambientes más pobres encontraría una vegetación menos densa y menos competitiva permitiendo la instalación de nuevas plantas, favorecida por el sistema de dispersión de flechillas. A bajos niveles de OF disminuye la densidad de plantas al incrementarse la dosis de N, en estas condiciones se favorece el macollaje. Al aumentar la OF y los niveles de N la densidad de plantas aumenta, dado que el nutriente no es limitante y la competencia se da mayormente entre especies cespitosas condición en que *S. setigera* compite bien gracias a sus hojas largas y macollos erectos. En estas condiciones el macollaje se reduce indicando que la planta está sufriendo cierto grado de competencia por luz debiendo priorizar el crecimiento en altura. A bajos niveles de nitrógeno la población aumenta posiblemente por reducción en las condiciones de competencia con las otras especies residentes de la pastura (Gonzalez et al., 2004).

Donaghy and Fulkerson (2002) a diferencia de González et al, no encontraron interacción entre el nivel de fertilización nitrogenada y la frecuencia de pastoreo. Pero justifican también la baja persistencia de plantas de *L. perenne* por pérdida en competencia ante especies tropicales, las cuales germinarían al empezar los calores, y se verían beneficiadas por la muerte de plantas de *L. perenne*, que dejarían nichos de crecimiento para aquellas; las fertilizaciones de primavera favorecerían ese crecimiento de las tropicales.

2.2.2 SOBRE LA DENSIDAD DE MACOLLOS.

Para especies de clima templado la dinámica de aparición de macollos se comporta con un aumento después del verano, registrándose un máximo en otoño, un descenso en invierno para nuevamente subir la producción en primavera hasta antes de comenzar la floración (Carámbula, 1977).

En las gramíneas, cada hoja tiene un meristema en su axila (excepto la hoja bandera), y si la disponibilidad de nutrientes es la adecuada y la competencia por nutrientes no es severa, la mayoría de estas yemas se desarrollaran en un macollo. Cuando falta el nitrógeno, el desarrollo de los macollos es inhibido, al incrementar el abastecimiento de N a las plantas que están creciendo en forma individual, incrementa el número de macollos por planta. Sin embargo, cuando las gramíneas están creciendo en una comunidad, muchos macollos tienen una vida corta por la competencia, y la fertilización nitrogenada generalmente tiene menos efectos en el número de macollos por unidad de área (Whitehead, 1995).

El efecto de la nutrición nitrogenada en la densidad de macollos depende del índice de área foliar (IAF) de la pastura. A bajos niveles de IAF el nitrógeno tiene un efecto positivo a través de la tasa de aparición de macollos mediante la maximización del llenado de sitios de crecimiento, efecto que no persiste al incrementarse el IAF llevando a altos niveles de extinción de luz con cambios asociados en la calidad de luz lo que inhibe el desarrollo de las yemas axilares en nuevos macollos. Períodos prolongados de sombreados llevan también a la muerte de los macollos más pequeños y jóvenes llevando a una reducción de la densidad de los macollos (Lemaire, 1997b).

Con *L. perenne* cortado a intervalos de 4-5 semanas, el número promedio de macollos fue incrementado en 660/m² por la fertilización con 100 kg/ha/año de N; con tasas de aplicación mayores de 200 Kg/ha, las respuestas fueron menores; y con mas de 500 kg/ha/año el número de macollos tendió a decaer. Al alargarse el período de cosecha a más de cinco semanas, la fertilización nitrogenada causó una reducción en el número de macollos a la menor dosis de aplicación que cuando la cosecha era entre 3-4 semanas, y la respuesta disminuyó progresivamente con el aumento en la tasa de aplicación a 3,1 macollos/m² por kg/ha de N por año a altas tasas de aplicación (comparando 500 con 400 kg/ha de N por año). La aplicación de 262,5 kg/ha N por año comparado con 0 kg/ha de N incrementó el número de macollos con intervalos entre cortes de 3 a 6 semanas, pero se redujo el número con intervalos de cortes de 10 semanas. Lo mismo pasó comparando 262,5 vs. 525 kg/ha de N. La aplicación de 500 kg/ha de N por año comparado con 0 kg/ha N incrementó el número de macollos en 67 % (Wilman and Wright, 1983; Whitehead, 1995).

Rodríguez Palma et al. (1998) coincide con lo expuesto anteriormente. En su trabajo, el máximo crecimiento neto, en un campo con predominancia de *Stipa setigera*, *Lolium multiflorum* y *Hordeum stenostachys*, se registró con 100 kg de N/ha, comparándolo con el testigo sin fertilizar. La fertilización nitrogenada otoño-invernal incrementó el crecimiento bruto y neto de las gramíneas por su efecto, principalmente, en la densidad de macollos, la cual aumentó un 40%.

En trabajos realizados con *Festuca arundinacea*, desfoliados continuamente, deficiencias de nitrógeno, provocaron una leve tendencia a

reducir la producción por hectárea de MS debido a la reducción causada en la densidad de macollos (Mazzanti et al., 1994)

Whitehead (1995) también propone que el efecto del nitrógeno sobre el macollaje, varía según la disponibilidad de agua. Bajo condiciones de estrés hídrico, hubo respuesta a menores cantidades de N (la mayor respuesta se logró con 125 kg/ha de N en comparación con 250 y 500 kg/ha de N). Cuando el agua no fue limitante la mayor respuesta se logró con 500 kg/ha de N, siendo la misma menor con las dosis de 125 y 250 kg/ha de N.

2.2.3 SOBRE EL TAMAÑO DE HOJA.

La fertilización nitrogenada influye en la producción vegetal mayormente a través de su efecto en el tamaño de hoja.

En ensayos con *D. glomerata*, al incrementar la concentración de nitratos de 15 a 150 mg de N/l, aumentó el área individual promedio de la hoja de 8,5 a 13,5 cm², mayormente a través del incremento en el largo de la hoja (Wilman and Wright (1983) citado por Whitehead (1995)). Los mismos autores, encontraron aumentos en el largo de la hoja de 2,2 cm (desde 13 cm) con la aplicación de 100 kg/ha/año de N, comparado con el tratamiento sin aplicación de N, pero la respuesta incremental, disminuyó con el aumento en la dosis de aplicación. El ancho de hoja, fue incrementado en 0,024 cm (desde 0,323 cm) por la aplicación de 100 kg/ha de N, comparado con el testigo sin aplicación, como en el largo la respuesta positiva, disminuyó con tasas más altas de aplicación. En términos de porcentaje, la aplicación de N tuvo su mayor efecto sobre el área de la hoja (86% de aumento por la aplicación de 500 kg/ha de N comparado con el sin aplicación), seguido por el peso por hoja (59%), largo

(52%) y ancho (23%), resultados que coinciden con los de Pearse and Wilman (1984) en los que se registraron aumentos en el largo de lámina verde por macollo del doble, con 22 kg/ha de N, y del triple, con 66 kg/ha de N frente al testigo, tanto para *Festuca arundinacea* como para *L. perenne*; y los de Lemaire and Agnusdei (1999), que para cespitosas del tipo de *F. arundinacea*, el tamaño final de hoja aumenta 3 o 4 veces al agregado de nitrógeno. El efecto que la dosis de N tiene sobre el tamaño de hoja, es influenciado por el intervalo entre sucesivas cosechas. El largo de hoja fue mayor con seis semanas de descanso, a todas las dosis de nitrógeno.

2.2.4 SOBRE EL NUMERO DE HOJAS.

En las gramíneas templadas el número máximo de hojas por macollo no supera las tres hojas siendo para *S. setigera* de 2,1 en otoño, 2,2 en invierno, 2,4 en primavera y 2,3 en verano. Una vez alcanzado el número máximo de hojas, las especies no acumularán en pie una mayor cantidad de material foliar vivo porque mientras aparece una nueva hoja, la mas vieja se estará muriendo (Agnusdei et al., 1998).

La fertilización nitrogenada tiene poco efecto en la tasa de producción de hojas por macollo, independientemente si las plantas están creciendo en forma individual o dentro de una comunidad vegetal (Wilman and Wright, 1983). Los mismos, publicaron que el número de hojas emergidas por semana, parece aumentar con la aplicación de N. Tomando un promedio de tres experimentos (con plantas de *Lolium perenne*), el número de hojas emergidas por semana aumentó de 0,46 a 0,53 por la aplicación de 500 kg de N/ha comparado con el testigo sin aplicación. El número de hojas muertas por macollo/semana también aumentó de 0,15 a 0,18 por la aplicación de 300 kg de N/ha comparado con 0 kg de N/ha por año.

O'Brien (1960), citado por Whitehead (1995), encontró que no hubo diferencia en el número de hojas por macollo producidas sin fertilización nitrogenada o con 135 kg/ha de N, por plantas de *L. perenne* y *Dactylis glomerata*.

2.2.5 SOBRE EL FILOCRÓN

El intervalo de aparición de hojas (expresado en unidades de tiempo o en unidades de tiempo térmico) es esperable, que en situaciones de carencia severas de nitrógeno, con la fertilización nitrogenada, disminuya; es decir se incremente la tasa de aparición de hojas en gramíneas forrajeras (Anslow, 1966 citado por Mazzanti et al., 1997). Para las condiciones ambientales del sudeste bonaerense, y con niveles iniciales de nitratos en el suelo menores a 5ppm (Marino, 1996 citado por Mazzanti et al., 1997), se pudo comprobar que, en cubiertas en estado vegetativo, la fertilización nitrogenada incremento la tasa de aparición de hojas para *Lolium multiflorum* en aproximadamente un 30%. La tasa de aparición de hojas durante fines de invierno y principios de primavera aumento en mayor medida en *L. multiflorum* que en *Avena sativa* frente a fertilizaciones de hasta 250 kg/ha en el rango de temperaturas de 6 °C a 16 °C (Mazzanti et al., 1997).

Se encontraron variaciones marcadas entre condiciones naturales y potenciales (condiciones aproximadamente no limitantes de nutrición mineral e hídrica) de crecimiento en *S. nessiana*, la cual presentó un fuerte aceleramiento en la producción de hojas en esta ultima situación. El intervalo de aparición de hojas varió de 303 a 185 °C día (GCD), poniendo de manifiesto, de alguna manera, la "plasticidad" que presenta la especie para esta variable, (Agnusdei et al., 1998).

La fertilización nitrogenada determinó diferencias significativas en la tasa de aparición foliar frente al tratamiento sin nitrógeno para *S. setigera*, siendo mayor la tasa de aparición en el tratamiento con nitrógeno (100 kg/ha de N). El filocrón obtenido fue 17,7% menor en el tratamiento con agregado de nitrógeno (434 GCD vs. 357 GCD), (Azanza et al., 2004).

Para *D. glomerata* el filocrón aumentó con el agregado de dosis de 150 kg/ha de N. El mismo se incrementó durante el experimento junto con el largo de vaina situación que fue magnificada al comparar el tratamiento sin nitrógeno con el fertilizado. En este caso, el comportamiento del filocrón estaría explicado por el aumento del largo de la vaina y la fertilización nitrogenada, ya que el recorrido a realizar por la hoja a través de la vaina sería mayor debido al aumento del largo de ésta (Duru et al., 1999).

2.2.6 SOBRE LA TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR.

La gran mayoría de los trabajos son coincidentes en el efecto positivo que ejerce la fertilización nitrogenada sobre la tasa de extensión foliar; y que ésta, es la que parece mayormente incrementada por la aplicación de N, cuando las temperaturas no son limitantes para el crecimiento de la planta.

El incremento del abastecimiento de N, parecería aumentar la tasa fotosintética por unidad de área de la hoja. Trabajando con *L. perenne* Wilman and Wright (1983), encontraron que, la tasa de extensión aumentó de 0,64 a 1,34 cm/día por la aplicación de 500 kg de N/ha por año, y había poca evidencia de una disminución en la respuesta por encima de este rango de fertilización. Para la misma especie, la tasa media de extensión foliar, durante un período de 6 semanas, aumentó de 4,8 a 14,3 mm/macollo/día por una aplicación de 132

kg/ha de N en el verano, pero el incremento fue menor durante la primavera y el otoño (Pearse and Wilman, 1984).

Para cespitosas del tipo de *F. arundinacea* la tasa de elongación foliar, aumentó, para un día determinado, 3 o 4 veces con el agregado de 160 kg. N/ha vs. el testigo con 0 kg. N/ha. Las tasas de crecimiento estuvieron entre 2 y 28 mm/macollo/día dependiendo del nivel de N aplicado y de la fecha de medición. (Gastal et al., 1992; Lemaire and Agnusdei, 1999). Mazzanti et al. (1994), encontraron diferencias significativas en la tasa de extensión foliar para esta misma especie, entre niveles bajos y altos de nitrógeno (40 kg/ha y 90 kg/ha N respectivamente), siendo entre un 15 y 28% mayor la tasa en los tratamientos con niveles altos, lo que se vió acentuado cuando se comparaban tratamientos con macollos pastoreados y protegidos del diente animal, con diferencias a favor de las plantas protegidas.

La tasa de elongación foliar para *Bromus auleticus*, bajo diferentes niveles de nitrógeno (0N vs. 100N), no mostró diferencias significativas. En cambio, en *Stipa setigera* hubo tendencia a aumentar la tasa de elongación (28%) con agregado de nitrógeno (Azanza et al. 2004).

La respuesta de la tasa de elongación foliar a la fertilización nitrogenada tiende a ser limitada cuando las temperaturas medias diarias del aire son menores a los 8°C, resultados que son coincidentes con los descriptos para especies forrajeras, como *L. perenne* (Wilman and Wright, 1983) y *F. arundinacea* (Mazzanti et al., 1994). Es posible inferir que la tasa de elongación foliar durante el período fines de otoño y principios de invierno, sería progresivamente limitada por la evolución decreciente que muestran las temperaturas. A partir de fines de julio, las temperaturas diarias aumentan, y en

dicha condición, *Lolium multiflorum* y *Avena sativa* muestran la capacidad de incrementar la tasa de elongación foliar en respuesta a la fertilización nitrogenada (Mazzanti et al., 1997).

2.2.7 SOBRE LA TASA DE SENESCENCIA

Si bien los cambios metabólicos involucrados en el proceso de senescencia foliar están controlados genéticamente, el tiempo de senescencia y su tasa de progreso están influidos entre otros factores por el suministro de nutrientes (Whitehead, 1995).

Pearse and Wilman (1984) coincidentemente con el trabajo de Wilman y Mares Martins (1977), encontraron que, para *L. perenne* y *F. arundinacea*, durante las 3 semanas posteriores a la aplicación del N, la tasa de senescencia tuvo un descenso claro, lo que se revertía posteriormente. Aparentemente la senescencia es mayor en aquellos tratamientos con deficiencias de N, al ser éste, traslocado desde las hojas más viejas, hacia las que se encuentran en desarrollo. Ante la disponibilidad del nutriente la tasa de actividad en la planta se vio incrementada, lo que se evidencia en el aumento en tamaño de lámina, ya que el nitrógeno estaría llegando también a las hojas en senescencia. A su vez tendió a disminuir el intervalo de aparición de hojas y eventualmente habría reducido la vida media foliar (reducción de hasta un 16% en promedio), lo que determinaría una mayor velocidad de recambio de hojas y por lo tanto un mayor riesgo potencial de pérdidas por senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

Según los estudios realizados por Rodríguez Palma (1998c) *Stipa setigera* sería la gramínea que recambiaría su crecimiento foliar mas

lentamente, en comparación con las otras especies estudiadas (*Lolium multiflorum* y *Hordeum stenostachys*).

2.2.8 SOBRE EL PESO ESPECIFICO.

Durante la primera semana del período de verano, la ganancia neta en peso de lámina verde por macollo se duplicó con 22 kg/ha N, y se triplicó al agregar 66 kg/ha de N al ser comparados con el testigo (0 kg/ha de N). En primavera la mayoría de los macollos estaban elongando por lo que la ganancia neta en el peso de las láminas se redujo debido mas bien a la producción de vaina y tallo que requería esta etapa. (Pearse and Wilman, 1984).

El peso de la nervadura central de la lámina aumenta proporcionalmente más que el peso de la lámina total. Por lo tanto así como la planta desarrolla hojas más grandes, un incremento proporcional de tejido estructural de la hoja es necesario para mantener la lámina en posición erecta, lo que lleva a las observadas reducciones en el área específica cm^2/g de la hoja. Pons et al. (1993) citado por Lemaire (1997a), encontraron que en *Carex acutiformis* y *Brachipodium pinnatum* el aumento en el peso específico de la hoja desde la punta hacia la base de la lámina estuvo principalmente asociado con incrementos proporcionales de tejidos foliares distintos al mesófilo tales como cutícula, vasos vasculares y esclerénquima. Así como las plantas acumulan sucesivas hojas de cada vez mayor tamaño, la acumulación de componentes estructurales en la biomasa de la planta es más rápida que la acumulación de componentes metabólicos asociados con el área foliar.

2.2.9 SOBRE LA PRODUCCIÓN DE MATERIA SECA

Todos los trabajos revisados coinciden en el efecto positivo de la fertilización nitrogenada sobre la producción de materia seca, y que éste es el nutriente que más afecta dicha variable.

Fernández Greco et al. (1995) cuantificaron el efecto de la fertilización nitrogenada sobre la concentración de N y el crecimiento de forraje invierno-primaveral, la pastura se hallaba dominado por *L. multiflorum*, *Bromus spp* y *Stipa spp*. Con 150 kg/ha de N se logró aproximadamente sextuplicar la acumulación de forraje del testigo, y no se diferenció significativamente de 200 y 250 kg/ha de N. Las tasas de crecimiento calculadas a partir de los máximos niveles de acumulación de forraje, expresaron el mismo patrón de significancia que la acumulación de materia seca. El modelo que permitió obtener la máxima tasa de crecimiento y acumulación invierno-primaveral de forraje de la pastura coincide con la mínima concentración de N, que se corresponde con la dosis de 150 kg/ha de N.

Resultados similares se obtuvieron en los trabajos de Azanza et al. (2004) y Bemhaja, (1994). Los primeros, encontraron que tanto para *Bromus auleticus* como para *Stipa setigera* no existieron diferencias significativas en la tasa de crecimiento neto bajo diferentes niveles de fertilización nitrogenada, sin embargo esta tiende a ser mayor con el agregado de nitrógeno (N=100 kg/ha) respecto al tratamiento sin agregado. La tasa de crecimiento neto diario fue incrementada con la fertilización nitrogenada en 225 % y 135% para *Bromus* y *Stipa* respectivamente. Mientras que el segundo, trabajando en las Areniscas de Tacuarembó, determinó que la producción de forraje otoño- invernal de *B. auleticus*, responde al agregado de N. La biomasa aérea aumenta un 50% en el

nivel de 80 N frente al testigo (3000kg MS). La respuesta en forraje es mayor en el segundo año para todos los niveles de N incluido el testigo sin fertilizar y la producción de otoño es la que más responde al cambio en la disponibilidad del nutriente.

Estudiando el efecto de la producción de forraje con fertilización mineral NP se determinó que en los tratamientos sin fertilización existió una marcada estacionalidad en la producción de forraje del campo natural con una mayor producción en verano y una menor producción en invierno. Bajo condiciones de fertilización la estacionalidad en la producción de forraje se hace mas marcada, ascendiendo las diferencias entre ambas estaciones pero aumentando la producción total de forraje. Para el caso de los incrementos de MS por unidad de N agregado, se verificó que en otoño e invierno existió un efecto depresivo de la fertilización nitrogenada cuando se agregaba mas de 240 unidades de N, en la estación de primavera el efecto depresivo de la fertilización nitrogenada se manifestaba con dosis mayores de 160 unidades de N (Burgos de Anda, 1974).

Difiriendo con Burgos de Anda (1974), Castells (1974) comprobó, que la estación que mostró los máximos rendimientos de forraje, tanto en los tratamientos fertilizados como en los sin fertilizar, fue la primavera, que es la estación de mayor desarrollo de los tallos reproductivos. El verano si bien es la estación que tiene el rendimiento menor sin fertilizante, presenta un aumento importante en sus rendimientos con el agregado de NP. Las bajas producciones que se registraron en el invierno es posible suponer que sea debido a la baja productividad de las pasturas naturales, en este período. Las bajas temperaturas son también un elemento que disminuye la respuesta a la fertilización nitrogenada. Esto estaría indicando que la fertilización en el caso de ser rentable, seguramente sea más económica en aquellos suelos que tienen

mejores pasturas. Los niveles de producción variaron desde 2080 kg MS/ha/año hasta 5340 kg MS/ha/año con 320 unidades de N, agregados en tres veces en el año y 320 unidades de fósforo.

En cuanto a la cantidad de nitrógeno necesaria para producir una unidad de materia seca (g N/g MS), al incrementarse la masa de la pastura, se observa que se reduce el nitrógeno necesario, como consecuencia de un incremento en la proporción de material estructural al hacerse mas grande la planta, y como resultado también en el descenso del contenido de nitrógeno por unidad de área foliar por traslocación, al ser las hojas progresivamente sombreadas al desarrollarse el IAF de la pastura (Lemaire, 1997b).

2.3 EFECTO DE LA DEFOLIACION

Holmes (1980), señala que las deficiencias de N, enlentecen la expansión foliar, mas que la fotosíntesis, pero que, la luz y la temperatura, son quizás las variables más importantes que afectan el crecimiento de la hoja. Cuando hay falta de luz (por exceso de forraje por ejemplo), la mayoría de los productos de la fotosíntesis son retenidos por el macollo a expensas de la raíz, y las nuevas hojas producidas son mas delgadas (hojas de sombra), que aquellas producidas a plena luz (hojas de sol). Como resultado, el área de la hoja (la superficie de intercepción de luz de la planta) es maximizada, por unidad de peso de tejido de la planta, compensando hasta cierto punto, los efectos la reducción en la asimilación de carbono por unidad de área de esa hoja. Los efectos compensatorios solo se aplican en plantas creciendo con mucho espacio. Dentro de una comunidad vegetal cerrada, una mayor traslocación de recursos, hacia la producción de hojas más finas, podría incrementar la fracción cosechable de la pastura, a expensas de la raíz, pero no

puede incrementar la intercepción de luz y por lo tanto compensar los efectos de una deprimida tasa fotosintética en la producción total de materia seca.

Según Briske (1986), la resistencia de la planta a la defoliación se expresa a través de dos mecanismos: el de evasión y el de tolerancia. El primero reduce la probabilidad de defoliación mientras los de tolerancia facilitan el rebrote después de la defoliación. Pastoreos prolongados inducen mecanismos de evasión, resultando en plantas con un gran número de macollos de pequeño porte y con un número bajo de hojas. Otra forma es el crecimiento de tipo decumbente, que reduce el horizonte cosechable por el animal. La abundancia de la especie en el tapiz posterior a un pastoreo no es determinante del nivel de resistencia a la defoliación de las especies presentes, ya que esta está mayormente explicada por la preferencia del animal debido a la palatabilidad diferencial entre especies. De todos modos las más frecuentes tenderían a poseer mejores mecanismos de evasión de la defoliación. La tolerancia mencionada, expresada a través de la velocidad de crecimiento posterior al pastoreo, va de la mano del potencial de reemplazo de hojas de la especie, el cual depende mayormente del número, fuente y ubicación del tejido meristemático. El crecimiento será más rápido si se origina de meristemas intercalares, pero los meristemas axilares aseguran la formación de nuevos macollos y así la perennidad, y una mayor contribución a la producción de biomasa. A nivel de macollo, después de la defoliación, se comienza a importar fotoasimilados desde los macollos vecinos, debido a la reducción en la ganancia de carbono, hasta que se restablece el área fotosintética, lo que no sucede si son desfoliados todos los macollos de una planta.

La defoliación por pastoreo determina modificaciones estructurales y poblacionales en las cubiertas vegetales, que se expresan por la reducción de

la superficie foliar, y eventualmente, en el número de meristemas de crecimiento, afectando el suministro de asimilados que se requieren para sostener las funciones de crecimiento de órganos aéreos y subterráneos. La tasa de elongación, aparición de hojas y la vida media foliar, son las variables que determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo. La programación del régimen de cosecha bajo pastoreo en rotación debe fundamentarse en la dinámica de la producción y muerte de hojas de las especies dominantes de las pasturas, y a partir de ello controlar los intervalos estacionales de acumulación y de cosecha de forraje en función de la vida media de las especies.(Mazzanti et al., 1994). Boggiano et al (2000), agregan que, el efecto de intensidad de defoliación interactúa con los niveles de fertilidad y son dependientes de las condiciones estacionales, alterando las ya mencionadas características morfológicas y estructurales de la pastura natural, determinando modificaciones en la composición botánica y en la producción de forraje.

Lemaire (1997b) distingue dos claros tipos de respuesta a la defoliación a nivel de planta, una respuesta fisiológica vinculada a la reducción del carbono fijado resultante de la pérdida de aparato fotosintético; y una respuesta morfológica como resultado de los cambios en los patrones de deposición del carbono entre los distintos órganos. También la defoliación debería analizarse a nivel de la pastura ya que la remoción de tejido foliar de plantas vecinas también induce a modificaciones. En pasturas desfoliadas intermitentemente se dan grandes oscilaciones en el suministro de carbono debido esto a la distinta área foliar que tiene la planta desde que es desfoliada hasta que empieza a sombrearse. Esta oscilación es acompañada por una oscilación similar en la absorción de nitrógeno la cual podría ser compensada a nivel de la pastura debido a la posición jerárquica que pueden ocupar las distintas plantas en el

canopeo. Las reservas de nitrógeno y su removilización juegan un rol importante al momento del rebrote luego de la defoliación dependiendo este mas de las reservas de nitrógeno que de carbono. La intensidad y frecuencia de pastoreo determina la cantidad de nitrógeno presente en el sistema. Al considerar que al senescer la hoja trasloca un 75% del nitrógeno y un 25% vuelve al suelo, un incremento en la intensidad y frecuencia del pastoreo provocaría una disminución del nitrógeno disponible en el sistema. Sobre este tema, Rodríguez, et al. (1998), encontraron en su estudio que, en pasturas utilizadas a través de pastoreos rotativos con largos períodos de descanso, se observa que la flora esta constituida por un gran número de especies de baja velocidad de aparición de hojas, asociada con una larga duración de vida de estas hojas y con baja densidad de tallos.(Moraes et al., 1995). Por otro lado, bajo pastoreo controlado las plantas de algunas especies estudiadas presentaron mayor biomasa aérea, el pastoreo controlado favorece la captación de energía por parte de las especies de interés forrajero, particularmente en las especies que vegetan en la estación fría (*L. multiflorum* y *S. setigera*). La concentración de N y P en el tejido foliar de estas especies fue superior bajo pastoreo controlado. Las especies que vegetan en la estación cálida (*Paspalum dilatatum* y *Lotus tenuis*) no mostraron diferencias en los contenidos de estos nutrientes entre tratamientos. Esto permitiría suponer que la potencialidad en la transferencia de biomasa hacia el herbívoro durante la estación fría sería superior bajo pastoreo controlado.

2.3.1 SOBRE LA DENSIDAD DE PLANTAS

Motazedian y Sharrow (1986) trabajando en *L. perenne*, encontraron una menor densidad de plantas al final del experimento en las parcelas control (no desfoliadas), comparados con los tratamientos desfoliados. Esto sugiere que la

tasa de mortalidad más alta se da en plantas no desfoliadas que en las desfoliadas. La causa de esta mayor tasa de mortalidad de las plantas no desfoliadas, podría ser atribuida a una menor cantidad de N en el suelo de las parcelas control y/o a efectos de sombreado los cuales aún no están totalmente claros. El promedio del área basal de las plantas de *L. perenne* de las parcelas desfoliadas fue considerablemente mayor que la de las parcelas control. La supervivencia y expansión del área basal, de las plantas podrían haber sido reducidas en las parcelas control por falta de suficiente luz en la base de las mismas, para estimular la producción de nuevos macollos. La mayor densidad de plantas se alcanzó a intervalos de defoliación de 29 días. Similar a lo ocurrido en las parcelas control, la reducción en la densidad de plantas se hizo mayor a medida que se hacían descansos más largos de 29 días, lo que podría reflejar la inhibición del macollaje, debido a los bajos niveles de luz debajo del denso canopeo en estas parcelas. Una reducción en la densidad, en los tratamientos con descansos menores a 29 días, se cree que es producto de la incapacidad de las plantas desfoliadas frecuentemente de mantener una adecuada área foliar para acumular los carbohidratos de reserva necesarios, y sustentar un fuerte sistema radicular. La altura remanente, aparentemente no tuvo efecto en la sobrevivencia de las plantas, por lo tanto no se detectó una interacción entre los días de descanso y la altura del remanente. El área basal total, pl/m^2 , sin embargo, fue mayor para 21 días de Intervalo (DI) y 35 DI que para 17 DI o 49 DI. Esta diferencia refleja la gran densidad de plantas en los tratamientos con 21 DI y 35 DI. Igualmente las diferencias en densidad de plantas y área basal total por m^2 no se reflejaron en el porcentaje de cobertura del canopeo, debido a un efecto de compensación (mayor cobertura de canopeo por unidad de área basal). La relación parabólica entre persistencia de plantas y los DI podría explicarse por la persistencia operativa de todo el organismo básico (tanto raíces como macollos) con los DI impactando raíces y macollos por separado. Por lo tanto, la mortalidad de plantas de *L. perenne* es

afectada por el régimen de defoliación. La densidad de las plantas al final del experimento no fue afectada por los diferentes tratamientos de altura remanente. Los DI sin embargo, si afectaron tal densidad. La reducción en la densidad de plantas, presumiblemente reflejando el incremento en la mortalidad de plantas, bajo regímenes de desfoliación frecuente, fue asociada con un reducido sistema radicular. La mortalidad fue también muy alta en las parcelas desfoliadas infrecuentemente, presumiblemente debido a la falta de formación de nuevos macollos, evidenciada por una baja área basal de esas plantas. Evidentemente la defoliación juega un rol importante manteniendo una adecuada relación raíz/parte aérea. Los efectos reales del DI en el stand de plantas de *L. perenne* a través del tiempo, sin embargo, se cree que son pequeñas comparadas a los cambios inducidos por la falta de producción de semilla.

En plantas de *L. perenne* que se les aplicó tratamientos de pastoreo menos frecuente en primavera, en otoño presentaron un 73% mayor de número de plantas, pasando de 51 a 88 plantas/m². El número de plantas de *L. perenne* arrancadas por efecto del pastoreo fue mayor en el tratamiento más frecuente de pastoreo (7 vs. 2 plantas/m²). En otoño la densidad de macollos fue menor en el tratamiento que fue desfoliado más frecuentemente. Este decrecimiento, en esta variable, estaría explicada por la mayor pérdida de plantas aún con un leve aumento en la aparición de macollos por planta. También existiría una mayor muerte que iniciación de macollos en el verano (Donaghy and Fulkerson, 2002).

2.3.2 SOBRE LA DENSIDAD DE MACOLLOS

Diversos autores comunicaron una reducción en el macollaje cuando las pasturas se utilizaban manteniendo un índice foliar elevado. Esto sugirió la

necesidad de remover a intervalos regulares gran parte de la biomasa aérea con la finalidad de mantener condiciones lumínicas satisfactorias en las porciones basales de las plantas. Se observó un mayor ritmo de macollaje en las plantas irradiadas con luz roja que las testigo. Estos resultados sugieren que los cambios cualitativos que se producen al pasar la luz a través de un denso canopeo contribuyen a reducir el ritmo de macollaje de una pastura. La intercepción de la radiación por las hojas hace que la parte basal de las plantas esté iluminada no solamente con una intensidad menor sino que además la composición de la luz que reciben fue modificada por el filtrado que sucede al pasar a través de los estratos superiores. Resulta por ello interesante tener en cuenta la necesidad de iluminar periódicamente las bases de las plantas mediante cortes más drásticos en momentos en que las condiciones ambientales así lo permiten. Prácticas de este tipo tenderían a garantizar una adecuada regeneración vegetativa de pasturas y pastizales. (Deregibus et al., 1981; Lemaire and Agnusdei, 1999)

Los macollos usualmente surgen de la axila de la hoja ubicada justo debajo de la hoja completamente expandida más joven. El macollaje depende principalmente, de la tasa de aparición de hojas, la cual determina la tasa de formación de sitios potenciales de macollaje, (Davies 1974, citado por Skinner y Nelson, 1992) En su trabajo con *F. arundinacea*, Skinner y Nelson, encontraron que las pasturas no producen todos los macollos que podrían, teóricamente, y han desarrollado estrategias para regular la producción de los mismos. Estos sitios de macollaje potencial parecen ser muchos cuando el canopeo esta relativamente abierto, permitiendo a la *F. arundinacea* expandir rápidamente su área foliar y maximizar la intercepción de luz. Durante este período, el macollaje depende principalmente de la tasa de aparición de hojas, y la primer estrategia para reducir el macollaje parecería ser una reducción en ésta, por lo tanto, a

medida que se desarrollaba el canopy, el filocrón (tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas) aumentaba, disminuyendo la tasa de producción de macollos, en términos temporales, probablemente como respuesta a algún tipo de “sistema de advertencia” como por ejemplo el cambio en la calidad de la luz. Esto parecería actuar como ajuste a los patrones de crecimiento para evitar la competencia por los recursos. La segunda estrategia (reducir los sitios potenciales de macollaje), iniciaría mayormente después de que la disminución de los recursos, comenzara. La reducción del macollaje debido a la iniciación del desarrollo reproductivo, podría incluirse en esta segunda estrategia, ya que la demanda de la rápida elongación de los tallos y el desarrollo de las semillas estarían afectando la disponibilidad de recursos para la iniciación del macollaje. También, ocurre la muerte de muchos pequeños macollos recién emergidos, durante el cierre del canopeo, reduciendo consiguientemente el número de macollos marginales (secundarios). Es decir, durante el desarrollo “tardío”, el macollaje parece ser regulado por, filocrones más largos, tasas mas bajas de elongación de hojas y reducción del sitio potencial de macollaje.

Trabajos de Chapman et al. (1983), coinciden con lo expuesto anteriormente, ya que trabajando con *L. perenne*, encontraron que, el desarrollo de las yemas axilares (para la mayor parte del año), estuvo por debajo del máximo posible en pasturas densas debido al sombreado; con densidades de macollos de 29700 macollos/m² en pastoreo continuo y 20100 macollos/m² bajo un manejo rotacional. A lo largo del año la densidad de macollos fue superior bajo pastoreo continuo que con rotativo en un 17%, sin embargo en invierno las densidades fueron mayores en los tratamientos con pastoreo rotativo. Whitehead (1995), también resalta la importancia que tiene el manejo del pastoreo, y señala que una pastura de *L. perenne*, pastoreada continuamente por ovejas puede tener 40.000 macollo/m² (“pequeños y de

lento crecimiento”), con un pastoreo racional entre 10.000 y 15.000 macollos/m², y aquellas cosechadas por corte entre 4.000 y 7.000/m².

La morfología y la estructura de una pastura pueden cambiar rápidamente en respuesta a cambios en el manejo. Así es que existe normalmente una estrecha relación funcional entre la densidad de macollos y el tamaño individual, o lo que es lo mismo el peso de estos en la pastura, decreciendo éste al aumentar la densidad de los macollos y viceversa. En la pastura durante el rebrote, después del pastoreo, se ve un incremento inicial del número de macollos enseguida del pastoreo, para después disminuir aumentando el tamaño de estos. Pastoreos intensos reducen el tamaño de los macollos y a la vez estimulan el proceso de macollaje más que pastoreos leves. El pastoreo intenso disminuye el riesgo de mortalidad de macollos por competencia por luz y como resultado las poblaciones de macollos podrían variar desde 10000 macollos/m² en pastoreos leves a 60000 macollos/m² en pastoreos intensos. Sin embargo pastoreos muy severos podrían reducir la población de macollos, por una alta pérdida de estos sin la compensación en el incremento del tamaño de estos, lo que ocasionaría una reducción de la producción de materia seca (Hodgson, 1990).

2.3.3 SOBRE EL TAMAÑO Y PESO DE LA LÁMINA

La reducción en la intensidad de luz, generalmente genera hojas más grandes, más largas y más angostas. El espesor también disminuye, y por lo tanto en situaciones de sombreado (debajo de los árboles, por ejemplo), las hojas de las gramíneas tenderían a ser más grandes pero más livianas. En un experimento con *L. perenne*, el descenso de la energía luminosa a 20° C, causó un incremento en el tamaño de la hoja de 15 a 24 cm² pero una disminución en

el peso seco de la hoja de 73,3 a 55,4 mg. El peso específico del área de la hoja, es una variable muy sensible a la energía de la luz incidente, de ahí las diferencias entre hojas de sombra y de sol. Aparentemente, el mayor tamaño de hoja a intensidades mas bajas de luz, de alguna manera trata de compensar la reducida tasa de la red fotosintética por unidad de área, bajo estas condiciones. (Langer, 1972)

El largo promedio de lámina decrece desde marzo hasta septiembre, para después aumentar gradualmente, aunque el largo aquí no es el mismo que el que se encuentra en la estación otoño. Las láminas fueron mas largas en los pastoreos rotativos, entorno al 49% superior que con pastoreo continuo, para todos los períodos considerados (Chapman, et al. 1983).

2.3.4 SOBRE LA TASA DE APARICIÓN DE HOJAS

La tasa de aparición de hojas puede ser también modificada por el IAF de la pastura. El filocrón de especies perennes estivales como *Paspalum dilatatum* y *Cynodon dactylon* aumentó sustancialmente de pasturas mantenidas a bajo IAF a pasturas con alto IAF, para primavera tardía de 140 a 182 GCD y de 69 a 89 GCD para *Paspalum dilatatum* y *Cynodon dactylon* respectivamente. Estaría esto explicado por la calidad de luz (luz azul) incidente al modificarse el IAF, que modificaría la tasa de aparición de hojas. Sin embargo para anuales invernales como *L. multiflorum* no se registraron diferencias en el filocrón ante modificaciones en el IAF (Lemaire and Agnusdei, 1999). Los mismos resultados obtuvieron Chapman et al. (1983), donde la tasa de aparición de hojas para *Lolium perenne*, tampoco fue afectada, por el manejo del pastoreo.

En plantas de *F. arundinacea*, con primer macollo mutilado, se observaron mayores tasas de elongación y aparición de hojas después de 30 a 37 días de sembradas. Estas altas tasas de aparición de hojas llevaron a un incremento en el número de sitios potenciales de macollos por planta de 185 a 273%. La tasa de aparición de hojas depende del tiempo de elongación de la punta de la hoja a través de la vaina de la última hoja expandida y del tiempo de iniciación foliar a nivel del meristema apical. El intervalo de iniciación foliar se mantuvo constante hasta las primeras 7 –8 hojas del tallo principal, no siendo afectado por los cortes realizados en el macollo primario; la tasa de elongación foliar y el largo de la vaina aumentaron, y por ser el aumento del largo mayor que el de la tasa de elongación, el tiempo de aparición de la punta de la hoja se vió incrementado. El incremento del tiempo de elongación debido a lo anterior, llevó a un gradual aumento en el filocrón en una hoja. La duración de la elongación a través de la vaina y el intervalo entre la iniciación de dos hojas sucesivas entonces parecerían tener respuesta a cambios en el desarrollo del canopeo (Skinner and Nelson, 1994).

Para *D. glomerata* el filocrón se redujo al pasar de pastoreos aliviados a severos y más hacia continuos. Pero este comportamiento se revirtió al fertilizar con nitrógeno (150 kg N/ha). El comportamiento del filocrón estaría explicado por el aumento del largo de la vaina en respuesta a la fertilización nitrogenada, ya que el recorrido a realizar por la hoja a través de la vaina sería mayor debido al aumento del largo de esta (Duru et al., 1999).

2.3.5 SOBRE LA TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR

La tasa de extensión foliar fue mayor bajo pastoreos rotativos, en comparación con pastoreos continuos. Esto significaría entonces que por

unidad de área el crecimiento foliar sería similar bajo ambos tipos de pastoreo, por un efecto de compensación, aunque se detectó una leve tendencia a ser mayor en *L. perenne* con pastoreos rotativos. Altas densidades de macollos en condiciones de viento y humedad y restricciones de nitrógeno temprano en la estación, provocan que la extensión foliar no sea como tendría que ser en etapas de desarrollo reproductivo. Las tasas de extensión foliar bajo pastoreos rotativos fueron un 45% superior a las encontradas en pastoreos continuos, como resultado de una menor densidad de macollos y un mayor período entre defoliaciones de los mismos (Chapman et al. 1983).

2.3.6 SOBRE LA VIDA MEDIA FOLIAR

Dentro de las especies de los pastizales, *L. multiflorum* (bajo condiciones naturales) y *S. setigera* resultaron las especies con menor y mayor vida media foliar respectivamente. Durante la primavera mientras los macollos de *L. multiflorum* aparecen como los potencialmente más productivos, los mismos son, a su vez, los que pierden mas velozmente el tejido foliar producido. Esta menor capacidad de acumulación de forraje determina que la frecuencia de defoliación adecuada para realizar una cosecha eficiente del material sea alrededor de 1,5 veces más rápida que para *S. setigera*.

Durante el otoño las pérdidas de tejido foliar serían bajas o despreciables en especies del tipo *S. setigera*, se trata de especies que requieren bajas frecuencias de defoliación para favorecer la cosecha de su potencial de producción de forraje (Agnusdei et al., 1998).

2.3.7 SOBRE LA PRODUCCIÓN DE MATERIA SECA

Las altas densidades de macollos bajo pastoreo continuo parecerían compensar, en un grado considerable, el rápido crecimiento foliar de los macollos más grandes encontrados bajo pastoreo rotativo, lo que resultaría en tasas de acumulación de materia seca parecidas (Chapman et al. 1983). La importancia de la tasa de elongación como componente de la respuesta de la producción de materia seca al nitrógeno en *Festuca arundinacea*, se reduce en pastoreos continuos, siendo compensada en parte por la densidad de macollos (Mazzanti et al. 1994).

Lemaire (1997b) haciendo comparaciones entre pastoreos continuos e intermitentes y a similar IAF observo que la producción bruta de materia seca en los dos sistemas seria aproximadamente similar a pesar de las diferencias entre la fotosíntesis para crecimiento del canopeo esperado para cada sistema. Así la deposición de carbono hacia las raíces debería reducirse en el pastoreo continuo como consecuencia de una más frecuente defoliación que el pastoreo rotativo.

Para las tasas de acumulación de materia seca de otoño e invierno el efecto de la oferta (OF) surge con mayor nitidez que para verano y primavera. En el otoño el aumento de la tasa de acumulación de materia seca debido a la OF es casi el doble que para la respuesta por fertilización nitrogenada (N) (15 vs 7 % PV). La respuesta complementaria entre OF y N para primavera puede ser explicada por el alargamiento de los entrenudos de los tallos de los macollos de las especies templadas y las estivales inducidas a florecer, determinando una arquitectura más erecta de la pastura que resulta en una distribución menos densa de la masa de hojas en el perfil. Esto lleva a una

mayor penetración de la radiación a través del perfil que permite mantener un área foliar mayor sin aumentar el sombreado, y por tanto mantener una tasa líquida creciente con un aumento de la OF y N. Para aumentar la tasa de acumulación de materia seca en la estación de crecimiento activo de la pastura el uso de altos niveles de N exigen niveles mayores de utilización (OF menores). En las estaciones donde las condiciones ambientales definen ritmos más lentos de crecimiento tenemos que juntar a la fertilización nitrogenada, mayores IAF, por tanto mayores OF (Boggiano et al 2000).

De Battista y Costa (1997) trabajaron con la respuesta de *Bromus aluleticus* a diferentes alternativas de manejo, como frecuencia de defoliación y fertilización nitrogenada, (dos frecuencias de defoliación y tres niveles de fertilización nitrogenada). La distribución estacional de la producción de materia seca de *Bromus aluleticus* fue de 25, 13, 42 y 21% para otoño, invierno, primavera y verano respectivamente, confirmando datos anteriores que muestran que esta especie presenta una distribución más homogénea que otras gramíneas templadas adaptadas a la región como *F. arundinacea*. Datos similares obtuvieron Costa et al. (1995), trabajando en el área de vertisoles de Entre Ríos, con respecto a la mejor distribución anual de la producción de forraje del *B. aluleticus* en comparación con la *F. arundinacea*. Y además, destacan al *B. aluleticus*, por ser la especie más productiva en el periodo otoño-invierno, y por mantener una alta persistencia. Los rendimientos de forraje observados para esta especie son similares a los obtenidos por cultivares de *F. arundinacea* evaluados en el área y muestran un perfil de producción con una mejor distribución anual que esta última (cuyo pico de producción primaveral alcanza el 65-70% de la producción anual).

2.4 EFECTO DE LA TEMPERATURA

La temperatura afecta básicamente todas las variables que corresponden al desarrollo y/o forma de las hojas. Como regla general el efecto de la temperatura sobre la velocidad de elongación de las hojas es mas importante (respuesta exponencial) que sobre la velocidad de aparición (respuesta lineal). Esto resulta en que la longitud final de las hojas aumenta con la temperatura (Lemaire, 1985).

La temperatura afecta la tasa de aparición, así como la expansión de nuevas hojas. La temperatura también afecta el tamaño y la forma final de la hoja, y su tasa y duración de extensión. En general, las hojas producidas en situaciones de altas temperaturas se extienden mas rápidamente, por un periodo más corto y tienen un tamaño final mayor que las hojas producidas en situaciones de bajas temperaturas; las mismas tienden a ser mas largas en relación con su ancho, con menor espesor, y tienen proporcionalmente más lámina con relación a su vaina. La tasa de extensión de la hoja en crecimiento es muy sensible a los cambios de temperatura en determinados momentos, respondiendo a un cambio en minutos. El ancho de la hoja refleja la circunferencia basal del “ápice” del macollo en el momento donde la hoja estaba todavía en la etapa de primordio, y por lo tanto es mucho menos sensible a los cambios actuales de temperatura (Holmes, 1980).

En el período invernal se registran tasas de crecimiento de forraje en las pasturas al menos cinco veces inferiores a las de primavera – verano. Se establecieron así relaciones entre intervalo de aparición de hojas, tasa de crecimiento y tasa de crecimiento relativo con la temperatura media diaria en el rango de 5.5-18°C. Los resultados mostraron la existencia de diferencias inter

específicas a nivel de los procesos morfogenéticos que definen el desarrollo del área foliar en las especies, siendo *S. setigera* la especie que presentó la menor actividad durante el período invernal.(Agnusdei et al, 1997)

Para la mayoría de las plantas C3 la respuesta de la tasa de aparición de hojas a la temperatura es lineal con una temperatura mínima de respuesta aparente comprendida entre 3 y 5 °C. La existencia de una temperatura mínima de respuesta diferente de cero implica el uso de temperaturas bases de 4 °C para las C3, para expresar el filocrón en grados días. Para especies que tienen una temperatura mínima de respuesta muy bajo, como *F. arundinacea*, el valor de filocrón (base = 0 °C) se mantiene constante cualquiera sea el rango de temperaturas que experimente la planta. Así como esta temperatura mínima de respuesta de las especies se hace diferente de cero, un valor de filocrón expresado en base 0°C tendería a reducirse con el incremento de la temperatura media diaria. En el rango de temperaturas medias diarias de entre 5 y 17 °C para las especies C3, la respuesta de la tasa de elongación de hojas a la temperatura aparenta ser aproximadamente exponencial. Entre las especies C3 es posible distinguir la respuesta de *Stipa setigera*, que aparece como una especie con baja tasa de elongación a bajas temperaturas, y una alta capacidad de respuesta a incrementos de la temperatura al ser comparada con otras especies. El tiempo que permanece verde una porción nueva de hoja medido en grados días y con una temperatura base de 0°C mostró variaciones a través de las estaciones para algunas especies templadas de la pampa húmeda, y se atribuyó a la dificultad de determinar con precisión la senescencia foliar. Para *Stipa setigera* estos valores fueron de 745, 745 y 610 GCD no existiendo diferencias significativas entre estaciones para esta especie. El tamaño final de hoja tiende a disminuir de otoño a invierno relacionado al descenso de las temperaturas que se registran, al igual que la tasa de

elongación lo que lleva a que el flujo de producción de tejido siga el mismo patrón. Pero la tasa de senescencia no sigue inmediatamente la misma tendencia ya que esta está mas atada a la porción de tejido foliar formada anteriormente. En condiciones naturales cualquier evento que modifique la tasa de elongación foliar y el tamaño final de la hoja, como la temperatura o la fertilización nitrogenada aumentará la tasa de crecimiento de la pastura sin alterar la senescencia lo que cambiaría el flujo neto de tejido (Lemaire and Agnusdei, 1999).

Labreveux et al. (1997) cuantificaron las tasas de crecimiento foliar invernial y establecieron relaciones con la temperatura media del aire. Se observaron diferencias interespecíficas en la tasa de crecimiento promedio, siendo *B. unioloides* la especie que presentó mayor crecimiento foliar (entre 6 y 17 veces superior que el resto de las especies incluida *Stipa setigera*). Esta especie fue, a su vez, la que presentó el mayor incremento en crecimiento foliar por °C de incremento térmico. Las tasas de crecimiento sin corregir estarían explicadas por las diferencias interespecíficas en el peso inicial de macollos. Estas diferencias morfológicas podrían estar asociadas a estrategias diferenciales de las especies en cuanto a la asignación de recursos hacia la producción de macollos y/o la expansión de área foliar por individuo.

Gastal et al.(1992) para *F. arundinacea*, observaron que la tasa de extensión foliar estuvo estrechamente ligada a la temperatura cuando el N no fue limitante del crecimiento de la planta, y se encontraron dos tipos de relación entre las tasas de elongación y la temperatura, una para el crecimiento vegetativo y otra para el crecimiento reproductivo. Estas relaciones fueron exponenciales para temperaturas menores a 8°C y lineales por encima de esta temperatura. La influencia de la temperatura en la tasa de elongación se

apreció también en condiciones en la que el N era limitante. Existió respuesta a la temperatura en la tasa de elongación a todos los niveles de fertilización y en las dos estaciones en las que se hicieron las mediciones, primavera (6 a 13°C) y verano (17 a 23°C). Resultados similares se obtuvieron en trabajos de Mazzanti et al (1994), pero en ellos se redujo la tasa de extensión foliar a altas temperaturas, llegando a pasar de 30 a 10 mm/día en primavera. Esto estaría explicado, en pasturas desfoliadas en forma continua, a la progresiva muerte de los macollos reproductivos debido a la remoción de su ápice y la continua aparición de macollos vegetativos no vernalizados, al ser comparadas con pasturas no desfoliadas y con predominancia de macollos reproductivos.

En un experimento con trigo el área foliar (AF), se vió que aumentaba hasta temperaturas de 20 °C y después declinaba por encima de los 25 °C. El largo de la hoja muestra una respuesta similar, pero el ancho y el espesor decrecen a medida que la temperatura se eleva (Friend, 1966, citado por Langer, 1972). La temperatura óptima para el máximo largo en otras gramíneas, también parece ser mayor que para el máximo ancho. Esto significaría, que en general, las hojas tienden a ser mas cortas y anchas en condiciones frías y largas y angostas en condiciones cálidas. Esto se puede ver comparando las hojas de invierno con las de primavera (Langer, 1972)

El número máximo de hojas vivas por tallo es una constante genotípica relativamente independiente de la temperatura. Esto indica que el efecto simultáneo de la temperatura sobre la velocidad de aparición de hojas y sobre la duración de vida se efectúa en una relación relativamente constante: Toda aceleración de velocidad de aparición se acompaña de una disminución equivalente de su duración. En una situación de temperaturas crecientes como en primavera, el balance entre crecimiento y senescencia foliar es positivo por

la razón de que la senescencia afecta apenas a las hojas de tamaño más reducido (emitidas en temperaturas mas bajas) con respecto a aquellas que están siendo elaboradas. En una situación de temperatura decreciente como en otoño, la situación es inversa (Moraes et al., 1995).

Para *L. perenne*, el intervalo de aparición de hojas se incremento, de 10 días en marzo, a un máximo de 19 días a mediados de invierno, debido a las temperaturas más bajas. Para octubre el intervalo se redujo a 11 días, cuando la temperatura en los primeros 10 cm de suelo paso de 7 a 9°C, pero no se redujo mas entrado el verano a pesar de las altas temperaturas. La tasa de aparición de hojas se pudo ver afectada por los acentuados efectos de defoliación y sombreado que podrían ocurrir a altas temperaturas. Para *L. perenne* la tasa de aparición de hojas decrece rápidamente en primavera tardía-verano (Chapman et al., 1983).

Para los mismos autores, la tasa de macollaje se incrementó a fines de agosto cuando la temperatura de los primeros 10 cm de suelo paso de 6,5 a 7,5°C, y los valores mínimos coincidieron con los momentos de mayor densidad de macollos, demostrando que el sombreado restringe severamente el desarrollo de los sitios potenciales de macollaje.

En las gramíneas la iniciación floral indica no sólo la finalización del período útil del punto de crecimiento como productor de hojas para transformarse en una inflorescencia, sino que marca la iniciación de un período llamado de dominancia apical. En este período, la inflorescencia en desarrollo ejerce un efecto depresivo sobre el proceso de macollaje al inhibir la aparición de nuevas macollas (Carámbula, 1977).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 LOCALIZACIÓN

El experimento fue realizado en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni de la Facultad de Agronomía de la UDELAR, en el Km. 363 de la ruta General Artigas N° 3, en el departamento de Paysandú, Uruguay. Se ubica a 32° 20'9" de Latitud Sur y 58°2'2" de Longitud Oeste, con una altitud sobre el nivel del mar de 61 metros.

3.2 CLIMA Y SUELO

La región climatológica en la que se inserta Uruguay presenta un clima templado a subtropical, con promedios de precipitación anual de 1170 mm, siendo su distribución 30% en verano, 20% en otoño, 18% en invierno y 24% en primavera.

Las temperaturas medias anuales varían entre 16 ° C en el Sureste a 19 ° C en el Norte. Durante enero, el mes más cálido, las temperaturas varían entre 22° C y 27° C mientras que en el mes más frío, julio, la variación es de 11° C a 14° C respectivamente en cada región (Durán, 1985)

Los datos meteorológicos del período experimental fueron obtenidos de la estación meteorológica automática de la EEMAC y el balance hídrico se presenta en el Anexo 1.

El área experimental, esta ubicada sobre un Brunosol Eutrítico típico de la unidad San Manuel de la Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay

escala 1:1.000.000, formación Fray Bentos (Durán, 1985). Las características químicas del suelo se presentan en el Anexo 2.

3.3 HISTORIA DEL ÁREA

El área experimental es un Campo Virgen, destinada a la cría de ganado. La vegetación dominante está formada por un estrato alto dominado por renuevos pos-tala de *Acacia caven* (Espinillo) y *Prosopis algarrobilla* (algarrobo) y especies arbustivas y subarbustivas como *Achyrocline satureoides*, *Baccharis articulata*, *B.coridifolia*, *B. punctulata*, *B trimera*, *Eupatorium bunifolium* y *Eryngium horridum* entre otras. El estrato bajo está conformado por una vegetación de gramíneas estivales e invernales donde se destacan por su frecuencia y participación *Botriochloa laguroides*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*, *Setaria vaginata* como estivales y *Briza subaristata*, *Bromus auleticus*, *Bromus catharticus*, *Piptochaetium stipoides*, *Stipa hyalina*, *S. megapotamica*, *S. setigera*, de las invernales.

3.4 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL

En esta evaluación agronómica de pasturas, el experimento fue estructurado para estudiar los efectos de la oferta de forraje (OF) y fertilización nitrogenada (N), cada uno con 5 niveles, sobre la respuesta morfogénica y poblacional de *Stipa setigera* residente en la pastura natural.

Los niveles de cada factor estudiado son:

- a) Oferta de forraje (OF): 4,0; 5,5; 9,0; 12,5; 14,0 kg de Materia Seca (MS) cada 100 kg de peso vivo (PV) por día

b) Nitrógeno (N): 0; 44; 150; 256 y 300 kg de nitrógeno por ha. El nivel 0 de N se refiere al tratamiento que no tiene aplicación adicional de N. Las dosis de 44; 150; 256 y 300 kg./ha de N fueron divididas en cuatro aplicaciones iguales, y aplicadas el 06/05, 25/06, 04/08 y 25/09 de 2003.

Ante la falta de información respecto al efecto que estos tratamientos tienen específicamente sobre la especie, el delineamiento Central Compuesto (Box y Wilson, 1951) Rotacional de Precisión Uniforme, con dos bloques ortogonales, es una herramienta que permite hallar, en forma rápida, zonas de respuesta a cada factor, que posteriormente podrían ser evaluadas mediante otras líneas experimentales.

El número de tratamientos esta dado por la ecuación: $2^k + 2k + 1$, donde k es el número de los factores en estudio. En este experimento donde $k = 2$ tenemos $2^2 + 2 \times 2 + 1 = 9$ tratamientos. En este modelo experimental tenemos tres grupos de tratamientos:

2^k = tratamientos factoriales

$2k$ = tratamientos axiales

1= tratamiento central

El tratamiento central (OF = 9 % PV y N =150 kg/ha) es repetido seis veces, para permitir las estimativas de error experimental y satisfacer la condición de precisión uniforme (cinco puntos centrales) y ortogonalidad de los bloques. La precisión uniforme significa que la variación de la respuesta

estimada $\hat{Y}$ en el origen es igual a la varianza de $\hat{Y}$ a una distancia unitaria del origen (Riboldi & Nascimento 1994).

Por otro lado, para que el modelo central compuesto sea rotacional depende del valor de α escogido, que depende del número de puntos en la parte factorial del delineamiento, esto es, $\alpha = (F)^{1/4}$, siendo F el número de puntos en la parte factorial (2^k). Como en este experimento $F = 4$ entonces $\alpha = \pm 1,414$. Esta condición permite que la respuesta sea estimada con la misma precisión para puntos que están a una misma distancia del centro del modelo.

Una vez definido el valor de $\alpha = \pm 1,414$ y con los niveles extremos de factores, se definen los niveles correspondientes para α con la ecuación: $\varepsilon = (\chi - c) / \Delta i$, siendo ε el valor codificado del nivel χ del factor, χ el nivel del factor, c el nivel del factor en el punto central y Δi el intervalo de valores entre c y χ . Para nuestro trabajo tomamos $\varepsilon = \alpha = \pm 1,414$ y determinamos el intervalo Δi .

Con Δi se calcula el nivel del factor que corresponde a α .

Para el factor Oferta de Forraje:

$-1,414 = 4 - 9 / \Delta i \Rightarrow \Delta i = 3,5$ así los niveles de oferta de los puntos del factorial son $9 - 3,5 = 5,5$ y $9 + 3,5 = 12,5$.

Las combinaciones de tratamientos son dadas conforme Cochran & Cox (1957), para el modelo central compuesto rotacional con dos factores y cinco niveles de cada factor.

Los tratamientos fueron distribuidos en dos bloques en función de la composición florística del área, en forma ortogonal de manera que las estimativas de los parámetros del modelo de superficie de respuesta no fueran afectadas por el efecto de los bloques.

En un bloque fueron localizados los tratamientos correspondientes a los puntos factoriales con tres repeticiones del tratamiento central y en otro bloque fueron localizados los tratamientos correspondientes a los puntos axiales y las otras tres repeticiones restantes del tratamiento central.

Los tratamientos resultantes de la combinación de los niveles de factores y su distribución en los bloques son representados en el Cuadro N° 1.

Cuadro N° 1: Bloques (B), oferta de forraje (OF % PV) en kg. de MS/100 kg. de PV/día, niveles de nitrógeno (N) en kg./ha de N, tratamientos factoriales (F), axiales (A), central (C), coeficientes de los niveles de factores y área de los potreros en m².

Bloque	OF %PV	N kg./ha	Tratamiento	Coeficientes		Área (m ²)
				OF	N	
1	5.5	256	F	-1	1	1607
1	9	150	C	0	0	1125
1	9	300	A	0	1.414	1125
1	9	150	C	0	0	1129
1	12.5	44	F	1	-1	1120
1	4	150	A	-1.414	0	1038
2	9	150	C	0	0	1151
2	14	150	A	1.414	0	1212
2	9	150	C	0	0	1284
2	9	150	C	0	0	1427
2	9	150	C	0	0	1639
2	9	0	A	0	-1.414	1497
2	12.5	256	F	1	1	1477
2	5.5	44	F	-1	-1	2219

La figura 1 representa la configuración geométrica del delineamiento, y la localización de los diferentes tratamientos.

3.5 DISTRIBUCION DEL AREA EXPERIMENTAL

Después de definir los tratamientos, fue estimada el área de los potreros tal que mantuvieran por lo menos 400 kg. de PV/día, durante al menos 3 días de pastoreo. Fueron obtenidos tamaños de potreros que variaban desde 1038 hasta 2219 m², que en conjunto ocupaban un área de 2,13 ha.

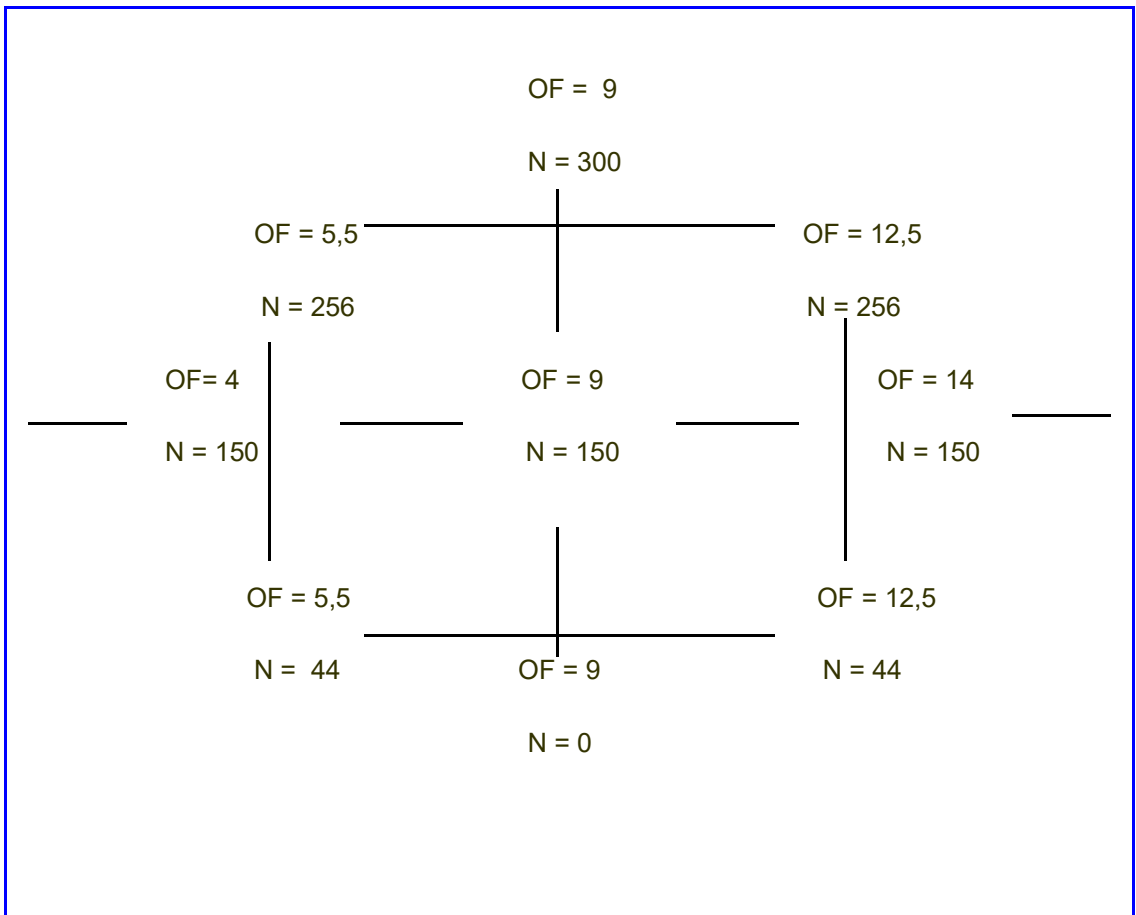


Figura 1. Configuración geométrica del delineamiento central compuesto, utilizado en el experimento.

3.6 PERIODO EXPERIMENTAL

El experimento fue evaluado desde el 12/05/03 hasta el 11/12/03 en forma alternada, dividiéndose las mediciones en tres períodos tratando de realizar una medición por estación (otoño, invierno y primavera). Los períodos evaluados fueron desde el 12/05 al 4/06 para otoño, del 8/08 al 29/08 para invierno y desde el 12/11 al 11/12 para primavera. Dentro de cada estación se realizaban mediciones semanales totalizando cuatro mediciones por estación.

3.7 CONDUCCIÓN DEL EXPERIMENTO

3.7.1 FERTILIZACIÓN

Las dosis de nitrógeno fueron divididas en cuatro aplicaciones (06/05, 25/06, 14/08 y 29/09) iguales en forma de urea, corrigiendo con fertilización fosfatada de 40 kg/ha de P_2O_5 de manera de no limitar la respuesta al nitrógeno. Las aplicaciones fueron realizadas al voleo en cobertura por la mañana o a última hora de la tarde, procurando evitar las horas de mayor temperatura a fin de reducir las pérdidas de nitrógeno por volatilización.

3.7.2 PASTOREOS

Los ciclos de pastoreos variaron de 35 días en primavera - verano a 50 días en otoño – invierno; con períodos de descanso de 30 y 45 días y con períodos de pastoreo de 3 a 5 días dependiendo del forraje disponible en el momento de ingresar los animales.

3.8 MEDICIONES EN LA PASTURA

3.8.1 MEDICIONES EN MACOLLOS MARCADOS

Para los estudios de flujo de tejidos y dinámica del macollaje de *Stipa setigera*, fue aplicada la técnica de macollos marcados (Hodgson, 1966; Mazzanti and Lemaire 1994).

En cada tratamiento fueron marcados 24 macollos con cable de color azul y distribuidos en cuatro transectas. En cada macollo se midió el número de hojas en expansión, número de hojas expandidas (aquellas que presentaban lígula visible), longitud de lámina verde en cada hoja, altura de la vaina, y aparición de nuevos macollos. Las lecturas fueron realizadas con una frecuencia semanal por un período de cuatro semanas posteriores al pastoreo, durante los meses de Mayo-Junio, Agosto y Noviembre-Diciembre del 2003.

A partir de estas mediciones se calcularon las siguientes variables.

3.8.1.1 NÚMERO DE HOJAS EXPANDIDAS

Es considerada una hoja como expandida cuando presenta la región ligular visible. El número de hojas expandidas fue obtenido por la sumatoria de todas las hojas expandidas por macollo, con indicios de senescencia o no, desfoliadas o enteras.

3.8.1.2 LONGITUD MEDIA DE LÁMINA

Esta variable representa la longitud media de las láminas verdes (mm) de todas las hojas presentes en los macollos (defoliadas, senescentes y enteras). La longitud media de las láminas fue obtenida por el cociente entre la longitud de láminas verdes por macollo (mm) y el número de hojas vivas por macollo. Esta expresado en mm por hoja.

3.8.1.3 LONGITUD FINAL DE LÁMINA

Longitud final de láminas (mm), es el valor medio por macollo de la extensión final de las láminas de las hojas sin senescencia y sin desfoliar. Representa el tamaño medio final de la lámina entera bajo el efecto de los tratamientos.

3.8.1.4 TASA DE APARICIÓN DE HOJAS (TAH)

La TAH representa el tiempo térmico en grados días (GCD) entre la aparición de dos hojas sucesivas. A partir de ésta, se calculó el filocrón como la inversa del coeficiente de regresión entre el número acumulado de hojas y la suma térmica, para el que se tomó 0° C como temperatura base.

3.8.1.5 TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR POR MACOLLO

En base a la diferencia de la longitud de láminas verdes de hojas en elongación entre dos mediciones sucesivas, se obtuvo la tasa de extensión foliar en mm/GCD, para cada intervalo de días de observación. La tasa de extensión por macollo fue obtenida a través de dicha sumatoria de las tasas de extensión de todas las hojas en extensión.

3.8.1.6 TASA DE SENESCENCIA FOLIAR POR MACOLLO

La tasa de senescencia foliar, en mm/GCD, fue obtenida por la diferencia entre mediciones sucesivas de longitud de lámina verde de las hojas en senescencia. La tasa de senescencia foliar por macollo fue calculada a través de la sumatoria de las tasas de senescencia de todas las hojas senescentes.

3.8.1.7 ALTURA DE VAINA

Esta medida fue tomada mediante la perpendicular desde el piso hasta la inserción de la lámina con la vaina de la primer hoja expandida. Para esto se utilizó una regla milimetrada ubicada siempre en el mismo lugar.

3.8.2 MUESTREO DEMOGRAFICO

3.8.2.1 DENSIDAD Y PESO DE MACOLLOS

Fue realizado un conteo a campo del número de plantas de *Stipa setigera* para cada período de medición. Fueron analizadas 15 muestras de forma circular de 0,2 m de diámetro por tratamiento, distribuidos en tres transectas, que suman 0,47 m²/tratamiento.

Para el conteo y el cálculo del peso de los macollos se realizó el corte de todas las plantas de *Stipa setigera* presentes en cada círculo. En el laboratorio se procedió al fraccionamiento de los macollos en hojas expandidas íntegras, hojas en expansión, pseudotallo y las hojas desfoliadas y senescentes. Posteriormente a secados en estufa hasta peso constante y pesado en balanza de precisión, fue calculado el peso seco de los macollos por sumatoria del peso

de las fracciones. Entonces el peso por macollo (mg/macollo), fue estimado dividiendo el peso seco total de los macollos sobre el número de macollos presentes en la muestra.

3.8.2.2 ANCHO DE LÁMINA Y PESO ESPECIFICO.

A su vez, dentro de las categorías hoja expandida y en expansión, se seleccionaron cien láminas de cada una, a las cuales le fueron realizadas medidas de largo y ancho, mediante regla milimetrada, para posteriormente ser secadas y pesadas, para el calculo del peso especifico (mg/mm).

3.8.2.3 PRODUCCIÓN NETA DE LÁMINAS EN KG DE MS / HA/ GCD

Con las tasas de elongación y senescencia que se obtuvo de los macollos marcados, se calculó la extensión neta, que se multiplicó por el peso específico (obtenido en las mediciones de laboratorio). A su vez este valor se multiplicó nuevamente por la densidad de macollos (obtenida de los muestreos con círculo), y luego el dato de producción resultante, fue llevado a kg/ha.

3.8.3 MUESTREO DE DINAMICA POBLACIONAL

Para el estudio de la dinámica poblacional de plantas y macollos de *Stipa setigera*, a través de las estaciones, se utilizaron 2 cuadros fijos de 0.2 x 0.5 m, dentro de cada parcela. En estos cuadros se realizaron en cada período conteos del número de plantas y de macollos.

3.9 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para estimar las respuestas, cada variable fue analizada aplicando la técnica de superficie de respuesta, ajustándose la ecuación de regresión polinomial cuadrática de tipo:

$$\hat{Y} = b_0 + b_1 OF + b_2 N + b_{11} OF^2 + b_{22} N^2 + b_{12} OF * N + b_3 B$$

donde :

$\hat{Y}$ = estimador de respuesta de cada variable

OF= Oferta de forraje

N= Nitrógeno

b_0 = constante

b_{1i} = coeficiente de regresión linear (i =1,2)

b_{11} = coeficiente de regresión cuadrática (i =1,2)

b_{12} = coeficiente de regresión de interacción linear de los dos factores

b_3 = coeficiente de los bloques

Para el análisis de varianza fue evaluada la significancia de las regresiones, correspondientes a las variables del modelo y a los desvíos de la regresión.

Cuadro N° 2: Esquema del análisis de varianza

Causa de variación	GL	CM	F
Covariable (bloque)	1		
Efecto lineal	2		
Efecto cuadrático	2		
Interacción	1		
Regresión total	6		
Desvios regresión	3		
Total	7		
Parámetros de ecuación de regresión			
Intercepto	1		
N	1		
OF	1		
N*N	1		
OF*OF	1		
N*OF	1		
Bloque	1		
Efecto medio de los factores			
N	3		
OF	3		

Las ecuaciones de regresión servirán como base para la elaboración de las gráficas de superficie de respuesta, que ayudan a la visualización de los efectos de los tratamientos sobre las variables de respuesta.

A partir de la ecuación de regresión ajustada, se procedió a analizar según Davies (1954), que consiste en:

1) Localización del punto estacionario de respuesta (PE), que es el centro de respuesta del sistema. El PE es un punto donde la respuesta es estacionaria, lo

que quiere decir que, es el punto donde las derivadas parciales $\frac{\delta \hat{Y}}{\delta N}$ y $\frac{\delta \hat{Y}}{\delta OF}$ son ambas iguales a cero.

Con la ecuación de regresión cuadrática ajustada $\hat{Y} = b_0 + b_1 OF + b_2 N + b_{11} OF^2 + b_{22} N^2 + b_{12} OF * N + b_3 B$, se resolvieron las derivadas parciales igualándose a cero:

$$\frac{\delta \hat{Y}}{\delta OF} = b_1 + 2b_{11} OF + b_{12} N = 0$$

$$\frac{\delta \hat{Y}}{\delta N} = b_2 + 2b_{22} N + b_{12} OF = 0$$

Por lo tanto se obtuvo, el sistema de ecuaciones que se presenta a continuación, el cual resuelto, nos brinda las coordenadas OF y N del PE.

$$\begin{cases} 2b_{11} OF + b_{12} N = -b_1 \\ b_{12} OF + 2b_{22} N = -b_2 \end{cases}$$

2) La estimativa de respuesta de $\hat{Y}_s$ del PE es dada por:

$$\hat{Y}_s = b_0 + 0,5 b_1 OF_s + 0,5 b_2 N_s$$

3) Determinación de la naturaleza del PE.

Para verificar la naturaleza del PE, se determinan las raíces características de λ_1 y λ_2 , obtenidas a través de la resolución de la ecuación determinante.

$$\begin{vmatrix} b_{11} - \lambda & \frac{1}{2} b_{12} \\ \frac{1}{2} b_{12} & b_{22} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

O sea por la resolución de la ecuación de 2º grado

$\lambda^2 - (b_{11} + b_{22})\lambda + (b_{11} b_{22} - \frac{1}{4} b_{12}^2) = 0$ se obtuvieron las raíces λ_1 y λ_2 .

Si λ_1 y λ_2 son negativos, PE es el punto de máxima respuesta.

Si λ_1 y λ_2 son positivos, PE es el punto de mínima respuesta.

Si un λ es positivo y otro λ es negativo, el PE es un punto de silla (de mínimas), la silla es un punto de respuesta máxima para el factor con λ de signo negativo, y el punto de mínima respuesta para el factor con λ de signo positivo.

Se considera λ_1 como la raíz característica asociada a la OF y λ_2 asociada al N.

En los casos en que los puntos estacionarios estaban fuera de la amplitud estudiada de los factores, la respuesta fue un sistema de "silla" o "cumbre" y el estudio fue complementado por el método ERM (Estimated Ridge of Maximum Response) (Myers, 1971; Riboldi e Nascimento, 1994) con base en los puntos centrales del delineamiento.

También con algunas variables, fue estudiado el grado de asociación entre ellas, por medio de t-test para el análisis de correlación entre los residuos calculados con los modelos de superficie de respuesta de las variables. O sea que se correlacionan las respuestas independientemente del efecto de los tratamientos y de los bloques.

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando los procedimientos pertinentes del SAS aplicado (1996).

Si mediante el modelo de superficie de respuesta no se detectaban efectos significativos, se procedió a realizar un análisis de regresión lineal de la variable en estudio. Para el mismo se tomaron del bloque axial los tratamientos extremos para un factor y los tratamientos centrales. Al realizar el análisis del comportamiento de la variable frente a la fertilización nitrogenada, se consideraron los tratamientos extremos (0 y 300 N kg/ha) y los tres tratamientos centrales pertenecientes al bloque axial (150 N kg/ha), para los que OF se mantenía constante en 9 % PV. Para el análisis por oferta de forraje los tratamientos extremos utilizados fueron de 4 y 14 % PV mas los tres tratamientos centrales de este bloque con 9 % PV, en los cuales la dosis de nitrógeno se mantenía constante en 150 kg/ha de N.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 VARIABLES ESTRUCTURALES

4.1.1 MUESTREO DEMOGRAFICO

4.1.1.1 DENSIDAD DE PLANTAS

La densidad de plantas (plantas / m²), presentó respuesta diferente para OF y N y se ajusta al modelo de superficie de respuesta en invierno y primavera. El modelo de respuesta no ajusta para esta variable en otoño.

4.1.1.1.1 Otoño

Para otoño la densidad oscila entre 45 y 138 plantas/m² con un promedio de 92,3 +/- 25,1 plantas/m², siendo su CV = 27,2%.

Al analizar el comportamiento de la densidad de plantas a una misma oferta (OF = 9% PV), se observó que al incrementarse las dosis de N esta descendía (Figura 2), comportamiento que se repite en las otras estaciones.

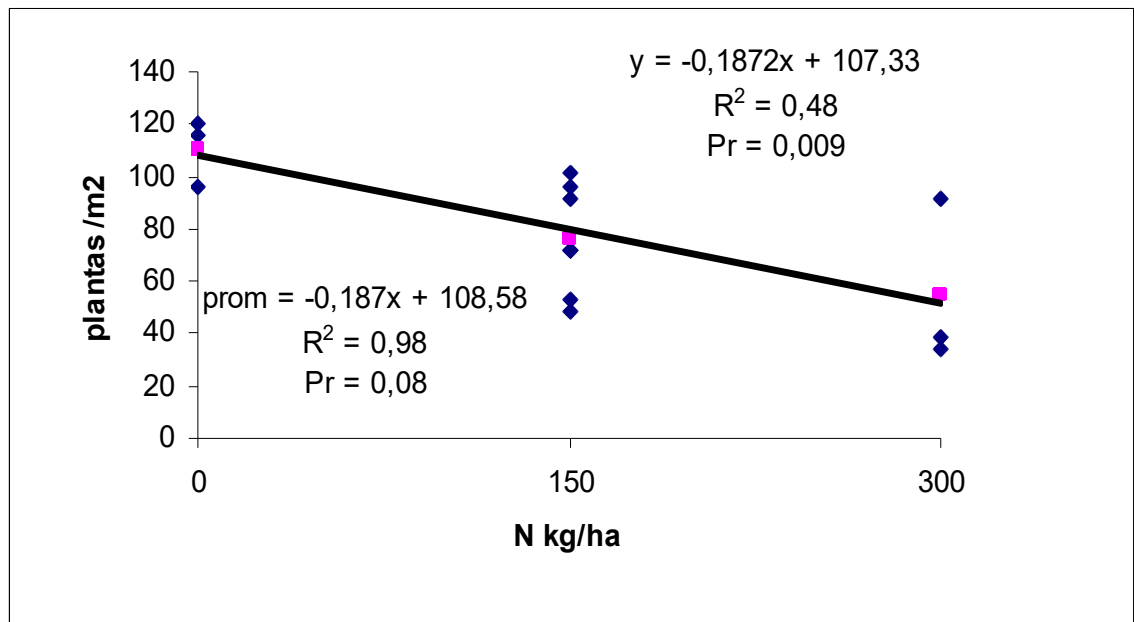


Figura 2. Respuesta otoñal de la densidad de plantas (plantas / m²) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV, analizada con promedios por parcela (prom) y por transectas.

4.1.1.1.2 Invierno

Para invierno ajustó el modelo de superficie de respuesta siendo significativos los efectos de la interacción N*OF y el efecto cuadrático para N.

Generándose el siguiente modelo ajustado:

$$\hat{y} = 230 - 9,8 \text{ OF} - 0,94 \text{ N} - 5 \cdot 10^{-2} \text{ OF}^2 + 4 \cdot 10^{-2} \text{ N} \cdot \text{OF} + 1 \cdot 10^{-3} \text{ N}^2 - 6,3 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,84$ ($Pr = 0,02$).

El punto estacionario (PE) se encuentra en la zona de estudio con una respuesta estimada $\hat{Y}_s = 74,2$ plantas/m², para OF = 7 % PV y N = 260 kg N/ha.

Las raíces de la respuesta en el punto estacionario son: $\lambda_1 = 35,14$ y $\lambda_2 = -7,54$, resultando en este, un punto de silla, con un mínimo para nitrógeno y un máximo para oferta.

A bajos niveles de oferta y al incrementarse la dosis de nitrógeno, disminuye la densidad de plantas debido a la competencia ejercida por especies de dispersión de tipo clonal, como el *Paspalum notatum*, que entran el tapiz, dificultando la instalación de plántulas de *S. setigera* (González et al, 2004). La interacción N*OF detectada por el modelo, indica que al disminuir la intensidad de pastoreo (aumento de la OF) a altos niveles de nitrógeno, la densidad de plantas aumenta, dado que el nutriente no limita la aparición de nuevas plantas, y la competencia se daría entre especies cespitosas, condición en la que *S. setigera* se beneficiaría, gracias a la longitud de sus hojas jóvenes y macollos erectos Rosengurt, (1946). La situación inversa (descenso de la densidad de plantas) se da a bajos niveles de nitrógeno, ya que la aparición de nuevas plantas es limitada por la competencia resultante por este nutriente (Holechek et al., 1989).

La técnica de análisis de la máxima pendiente (ERMR) indica que partiendo del centro de la superficie, la densidad de plantas aumenta de la forma más notoria al reducir la OF y el N, cuestión que estaría mostrando una posible zona de tratamientos óptima de la especie donde tendría ciertas ventajas ante otras especies como ya fue mencionado. El valor máximo de densidad de plantas estimado fue de 162 plantas / m², con OF = 6,5 % PV y N = 3 kg /ha (Figura 3).

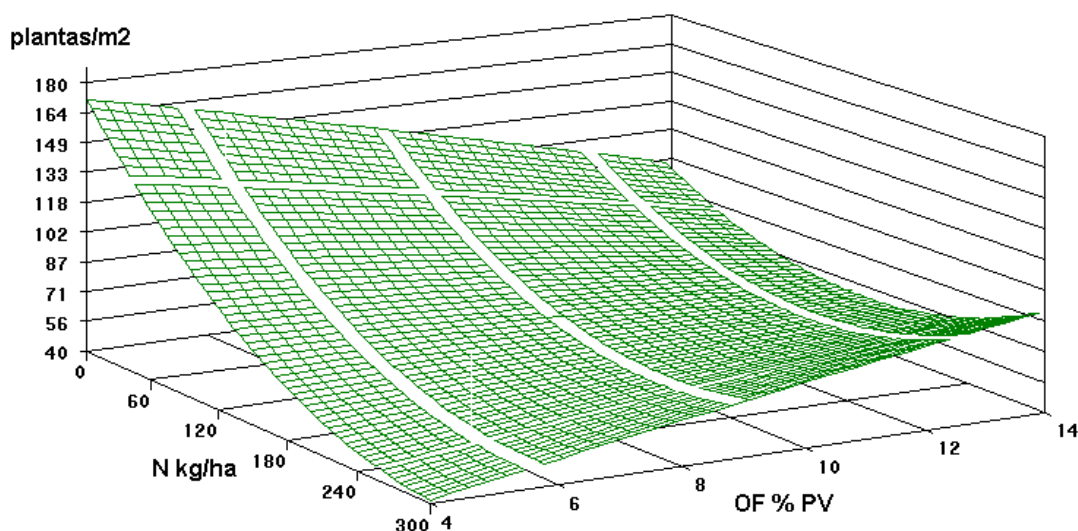


Figura 3: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas / m²) de *Stipa setigera* en invierno.

4.1.1.1.3 Primavera

En primavera los efectos significativos detectados por el modelo, fueron el lineal para OF y el cuadrático para dosis de N, estimándose la siguiente ecuación:

$$\hat{y} = 285 - 21,8 \text{ OF} - 0,7 \text{ N} + 0,7 \text{ OF}^2 + 3 \cdot 10^{-2} \text{ N} \cdot \text{OF} + 1 \cdot 10^{-3} \text{ N}^2 - 20,4 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,82$ (Pr = 0,02).

El PE está situado dentro de la región de estudio con un valor estimado de $\hat{Y}_s = 97$ plantas /m², y coordenadas OF = 13 % PV y N = 133 kg N/ha.

Dadas las raíces $\lambda_1 = 36,35$ y $\lambda_2 = 12,42$, indican que la respuesta en el punto estacionario presenta un mínimo.

La densidad de plantas aumenta a bajos niveles de nitrógeno al incrementarse la presión de pastoreo, tendencia que se mantiene, pero en menor grado, al aumentar la dosis de nitrógeno, o sea a altos niveles de nitrógeno el incremento en la densidad de plantas es menos importante a medida que se incrementa la presión de pastoreo (Figura 4).

Analizando la superficie de respuesta a través del ERM, se aprecia nuevamente, al igual que en invierno, que la densidad de plantas aumenta en mayor medida al disminuir ambas variables, registrándose un máximo estimado, para el rango en estudio, de 196 plantas /m² para OF = 4,7 %PV y N = 3 kg N /ha. Se confirma aquí la ventaja que tendría esta especie frente a otras del tapiz en estas condiciones, principalmente ante las de ciclo estival, tal como lo encuentran para *L. perenne* Donaghy and Fulkerson (2002). La inducción floral más temprana que las especies de ciclo estival, llevaría a la *S. setigera* a ganar en porte frente a otras especies más rastreras en los tratamientos de menor disponibilidad de nitrógeno donde no se verían beneficiadas las especies estivales.

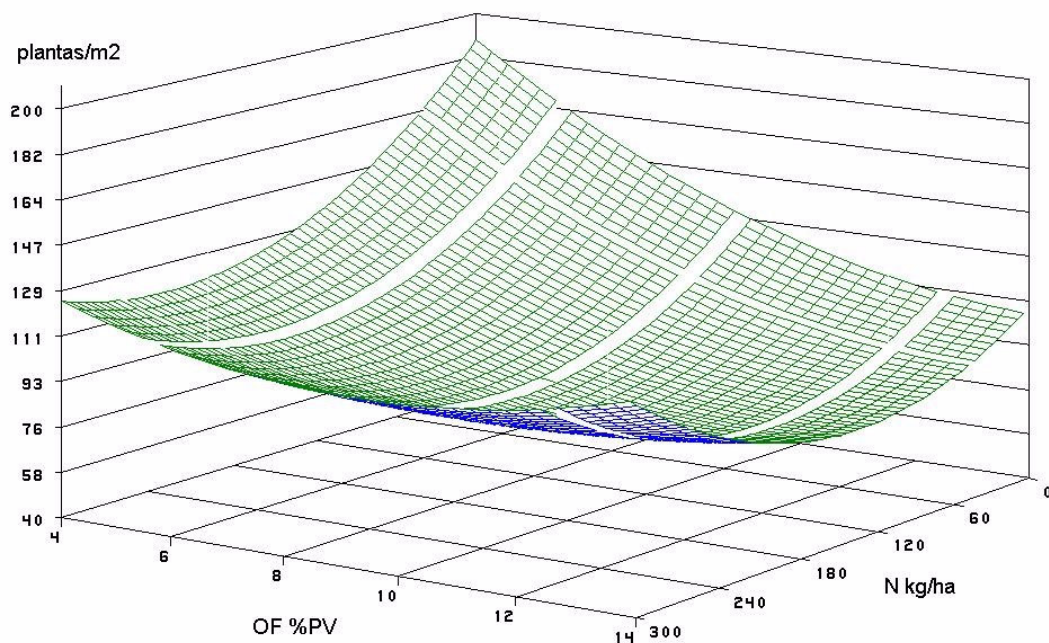


Figura 4: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m²) de *Stipa setigera*, en primavera.

4.1.1.2. DENSIDAD DE MACOLLOS

La densidad de macollos de *Stipa setigera* varió con los niveles de oferta de forraje (OF % PV) y dosis de nitrógeno aplicado (N kg/ha), ajustando al modelo de superficie de respuesta en las tres estaciones estudiadas.

4.1.1.2.1. Otoño

El modelo de superficie de respuesta presentó efectos significativos de la interacción (N*OF) para esta estación. También es significativo el efecto cuadrático de la OF.

La densidad de macollas para dicha estación ajusta al modelo:

$$\hat{y} = 1665 - 271 \text{ OF} + 3,2 \text{ N} + 18,4 \text{ OF}^2 - 0,44 \text{ N*OF} + 2*10^{-3} \text{ N}^2 + 46,1 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,71$ (Pr= 0,09).

El punto estacionario está fuera de la región experimental para los muestreos de otoño, siendo sus coordenadas $\text{OF} = 7 \text{ \% PV}$ y $\text{N} = -39 \text{ kg/ha}$, con respuesta estimada $\hat{Y} = 667,4 \text{ macollos /m}^2$. Las raíces características de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 518,5$ y $\lambda_2 = -10,60$, indicando que la respuesta en el PE es de tipo mini-max, o punto de silla, o sea que presenta un mínimo para N y un máximo para OF.

El efecto significativo de la interacción OF*N se refleja en cambios diferenciales en la densidad de macollas frente a variaciones de la OF según los niveles de N. Con altos niveles de fertilización nitrogenada la densidad de macollas aumenta al reducir la OF, debido a que el incremento de la intensidad de pastoreo, que mejora la calidad de la luz incidente en la base de las plantas, es acompañado por una alta disponibilidad de nitrógeno para la planta, que permite reconstruir el área foliar de una mejor manera, respecto a bajos niveles de nitrógeno, favoreciéndose el macollaje, concordando con los resultados obtenidos por Mazzanti et al (1994). El efecto de sombreado (Deregibus y Sánchez., 1981) se visualiza en la reducción de la densidad de macollas al incrementar la OF. Con altas dosis de N; la rápida reposición del área foliar determina períodos más prolongados de sombreado de los estratos inferiores. Esto determina una reducción en la calidad de la luz que induce a menor macollaje y alargamiento del pseudotallo, que compite por fotosintatos, resultando en un decremento del número de macollos (Figura 5).

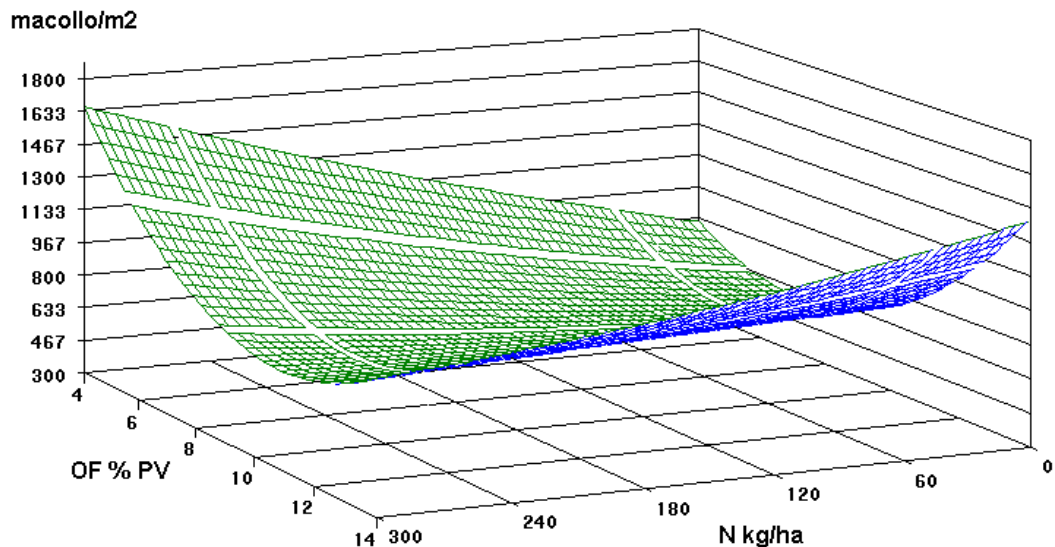


Figura 5: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y fertilización nitrogenada (N kg/ha) sobre la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* en otoño.

Al analizar la superficie de respuesta mediante el ERM, se visualiza un aumento en la población de macollas más rápido al reducirse OF y aumentar N frente a la alternativa de reducción en los niveles de N y aumento de OF. Esto es expresado por una mayor pendiente del plano de la superficie de respuesta, que indicaría una mayor tasa de aumento en la población de macollas. La máxima densidad de macollos obtenida con las combinaciones de N y OF, que definen la máxima pendiente, fue de $\hat{Y} = 1193,4$ macollos /m² con OF = 4,2 % PV y N = 196 kg/ ha.

4.1.1.2.2. Invierno

En invierno los efectos que tuvieron significancia fueron los de interacción (N*OF) y los efectos cuadráticos para OF y N. El modelo de superficie de respuesta ajustado para esta variable fue:

$$\hat{y} = -1163,5 + 379,5 \text{ OF} + 16,4 \text{ N} - 15,6 \text{ OF}^2 - 1,0 \text{ N*OF} - 2*10^{-2} \text{ N}^2 - 135,1 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,78$ ($\text{Pr} = 0,044$).

El PE esta situado fuera de los limites establecidos por el experimento, siendo su respuesta estimada $\hat{Y} = 1838,5$ macollos/m², para $\text{OF} = 1,3 \%$ PV y $\text{N} = 334$ kg/ha. De este modelo se desprenden las raíces $\lambda_1 = -66,33$ y $\lambda_2 = -833,41$, lo que significa que nos encontramos frente a un máximo.

La interacción OF*N queda evidente al ver que 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, por lo tanto, una baja relación radiación rojo/ rojo lejano en la base del ápice (Deregibus y Sánchez, 1981). En cambio con altas intensidades de pastoreo existe una mayor remoción del forraje generado por el aumento de las dosis de nitrógeno lo que lleva a una mayor iluminación de los estratos inferiores, incrementándose el macollaje (Figura 6).

A bajos niveles de fertilización nitrogenada el macollaje se vio favorecido al realizarse pastoreos mas aliviados, mayor OF, por permanecer una mayor área foliar remanente con respecto a las bajas OF. Con menor disponibilidad de nitrógeno, la reposición del área fotosinteticamente activa es más lenta, por lo que es necesaria una mayor área foliar remanente, para mantener similar ritmo de acumulación de forraje en el proceso de rebrote. A partir de una determinada oferta de forraje este efecto se revierte, registrándose una tendencia a descender el número de macollos. Este descenso puede ser consecuencia del sombreado o ser limitante la disponibilidad de nitrógeno para sostener incrementos en la población. Al no ser limitante este factor, el número de

macollos se incrementa al aumentar la presión de pastoreo, evidenciando el efecto de interacción existente entre los factores (Boggiano, et al. 2000).

Analizando el camino de máxima respuesta se puede visualizar que al incrementarse las dosis de nitrógeno y disminuir la oferta de forraje la respuesta en número de macollos aumenta, registrándose, en las coordenadas, OF = 4,2 % PV y N = 260 kg/ha un máximo de 1800 macollos/ m²,.

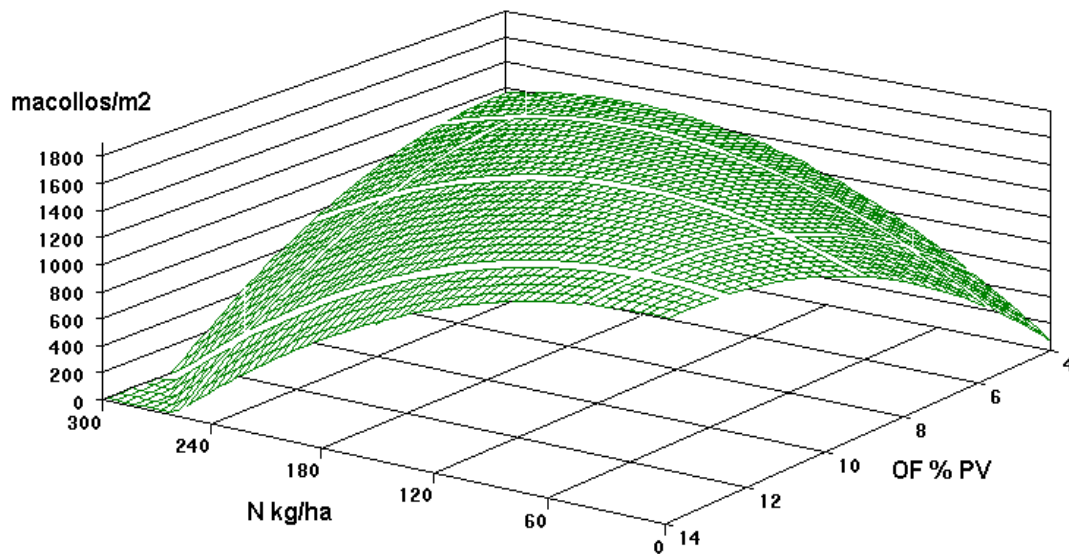


Figura 6: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* en invierno.

4.1.1.2.3. Primavera

Analizando el modelo de superficie de respuesta para primavera se verificaron los efectos, lineal de OF, y de bloque. Del mismo se desprende la siguiente ecuación:

$$\hat{y} = 3122 - 304,4 \text{ OF} - 3,1 \text{ N} + 12,7 \text{ OF}^2 + 1 \cdot 10^{-3} \text{ N} \cdot \text{OF} + 8 \cdot 10^{-3} \text{ N}^2 - 215,4 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,76$ ($\text{Pr} = 0,05$).

El punto estacionario se encuentra dentro de la región experimental, con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 1028,6$ macollos/m², y coordenadas OF = 12 % PV y N = 181 kg/ha. La ecuación de regresión muestra las siguientes raíces: $\lambda_1 = 318,6$ y $\lambda_2 = 188,4$, lo que indica que la respuesta en el punto estacionario presenta un mínimo, por lo que cualquier desplazamiento desde el punto estacionario determina aumentos de la variable macollos/ m².

En la Figura 7, se puede apreciar como en general, aumentos en OF, independientemente de la dosis de N, llevan a un descenso en la densidad de macollos, por un mayor sombreado, dada las mayores tasas de crecimiento alcanzadas en esta estación como consecuencia de mayores temperaturas. A su vez en esta estación el macollo pasa a estado reproductivo, por lo que la partición de nutrientes da prioridad al proceso de floración (Carámbula, 1996).

Al observar la variable mediante el ERM, ésta aumenta al disminuir tanto la oferta como los niveles de nitrógeno. El máximo valor estimado por el modelo fue de 1844 macollos/ m², para OF = 4 % PV y N = 131 kg/ ha.

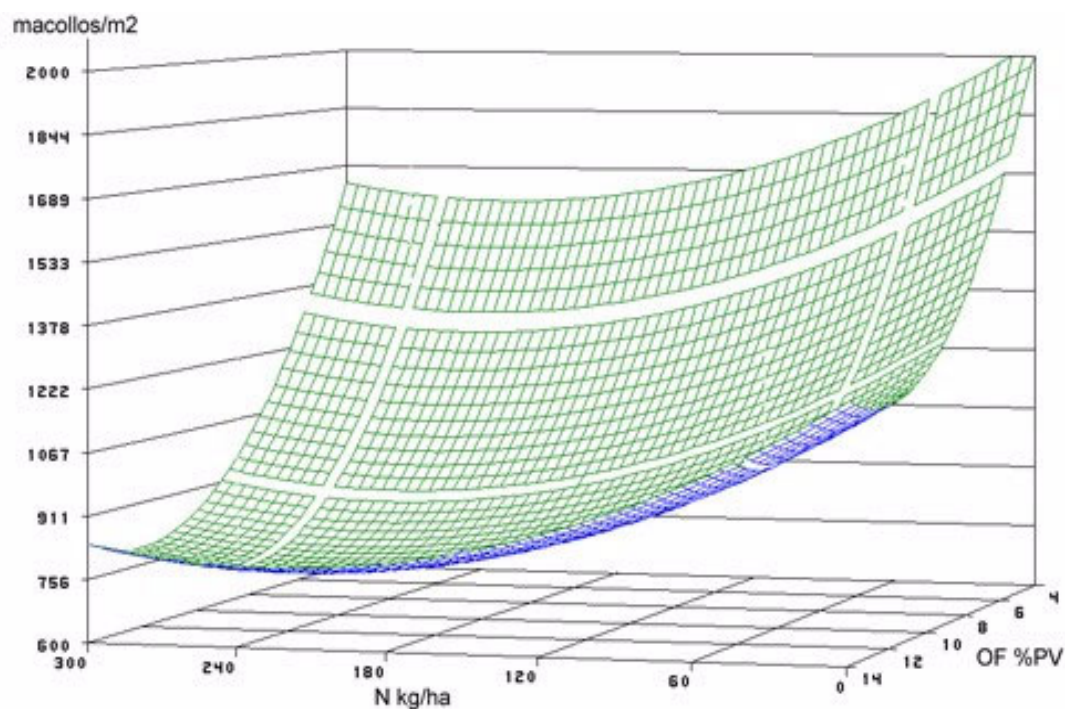


Figura 7: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* en primavera.

Para esta variable, en esta estación se detectó una correlación positiva entre el número de plantas y el número de macollos por planta de $R = 0,86$, con una significancia de 0,0001, lo cual indica que al aumentar las plantas por unidad de superficie también lo hacen los macollos por unidad de superficie.

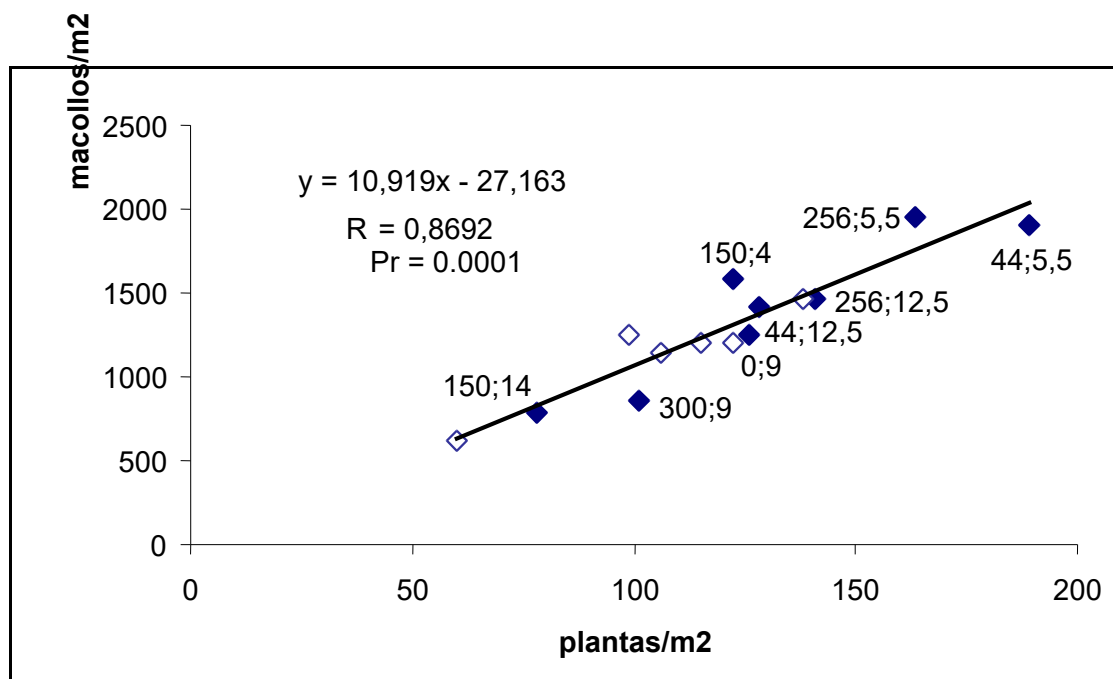


Figura 8: Relación entre la densidad de plantas (nº plantas/m²) y la densidad de macollos (nº macollos/m²) de *Stipa setigera* para las combinaciones de los niveles de OF y de N en primavera. Los pares de números representan el nivel de fertilización nitrogenada y la OF % PV. Los puntos sin valores (sin color) corresponden a los tratamientos de los puntos centrales con OF = 9,0 % PV y N = 150 kg/ha.

4.1.1.3 MACOLLOS POR PLANTA

Para esta variable el modelo de superficie de respuesta no detectó efectos significativos para las estaciones de otoño y primavera. Se presentan en el cuadro N° 3 los valores medios y de dispersión para estas estaciones.

Cuadro N° 3: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para el número de macollos por plantas para otoño y primavera

Parametros	Otoño	Primavera
media	9	10,6
desvio	2,5	1,2
CV (%)	28,1	11,4
max	14,5	12,9
min	5,2	8,5

4.1.1.3.1 Invierno

En esta estación se registraron efectos significativos para la interacción (N*OF) para el modelo de superficie de respuesta. Fueron también significativos los efectos cuadráticos y lineales para N.

Se generó para esta variable entonces el siguiente modelo ajustado:

$$\hat{y} = -14,66 + 2,96 \text{ OF} + 0,23 \text{ N} - 0,064 \text{ OF}^2 - 0,013 \text{ N*OF} - 3,1 \cdot 10^{-4} \text{ N}^2 - 0,71 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,73$ (Pr = 0,08).

El PE esta situado fuera de los limites establecidos por el experimento, siendo su respuesta estimada $\hat{Y} = 16,5$ macollos / plantas, para OF = 13,3 % PV y N = 99 kg/ha. De este modelo se desprenden las raíces $\lambda_1 = 1,19$ y $\lambda_2 = -9,88$, lo que significa que nos encontramos frente a un mini-máx.

A altos niveles de N y en el sentido de bajos valores de OF, el número de macollos por planta aumenta, dado esto, por la mayor fertilidad y la mejor calidad de radiación incidente (Deregibus y Sánchez, 1981). La situación

registrada a bajos niveles de N, y con el aumento en OF, muestra como aumentan los macollos por planta, debido a la mayor área foliar y disponibilidad de N en planta, la que se destinaría a la producción de macollos, posterior al pastoreo (González et al. 2004).

El máximo número de macollos por plantas obtenido con las combinaciones de N y OF, que define la máxima pendiente en la superficie de respuesta, fue de $\hat{Y} = 21,7$ macollos / planta con OF = 4,1 % PV y N = 254 kg N/ha (Figura 9).

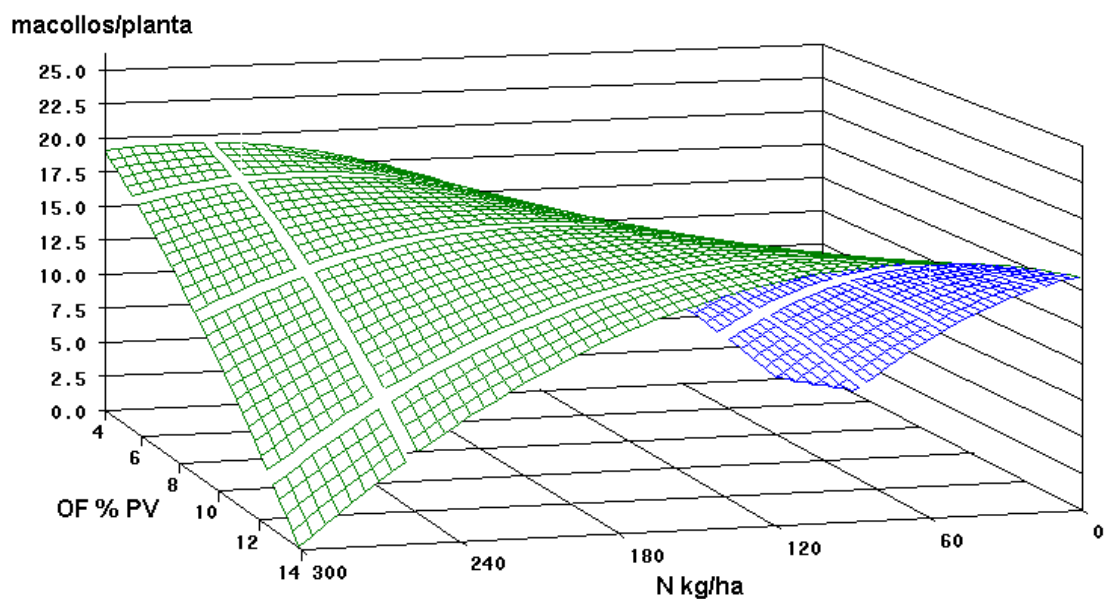


Figura 9: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en el número de macollos por plantas (macollos / plantas) de *Stipa setigera* en invierno.

4.1.1.4 PESO DE LOS MACOLLOS

No se detectaron efectos significativos de los tratamientos al evaluar esta variable mediante el modelo de superficie de respuesta. Se presentan entonces a continuación en el cuadro N° 4 los valores medios detectados por el modelo y sus desvíos correspondientes.

Cuadro N° 4: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para el peso de los macollos para otoño, invierno y primavera

Parametros	Otoño	Invierno	Primavera
media (mg)	11,7	11,8	24,1
desvio (mg)	1,9	1,5	5,8
CV (%)	16,7	13	24,2
max (mg)	15,4	13,8	35,8
min (mg)	9,4	8,7	14,9

4.1.1.4.1 Otoño

Se realizó a continuación el estudio de regresión lineal para la estación de otoño y se evaluó la respuesta de la variable a la dosis de N a OF constante (9 % PV).

Se observa como al incrementarse las dosis de N, el peso de los macollos se incrementa en $2,0 \times 10^{-3}$ gramos por cada unidad de N agregada.

Macollos de mayor tamaño, explicaron en trabajos de Chapman et al (1983) y Mazzanti et al. (1994), que la producción de materia seca se mantuviera constante al cambiar la densidad de macollos. Lo que no ocurre en este caso, debido a que la densidad de macollos para esta estación, a niveles de OF como el considerado aquí, no tendría grandes variaciones a distintos niveles de N, y el comportamiento observado para la variable peso de macollos, llevaría a un aumento en la producción de materia seca, cosa que se confirma

al observar la Figura 10, donde a niveles medios de OF se observa un incremento en la producción de materia seca a aumentos de las dosis de N.

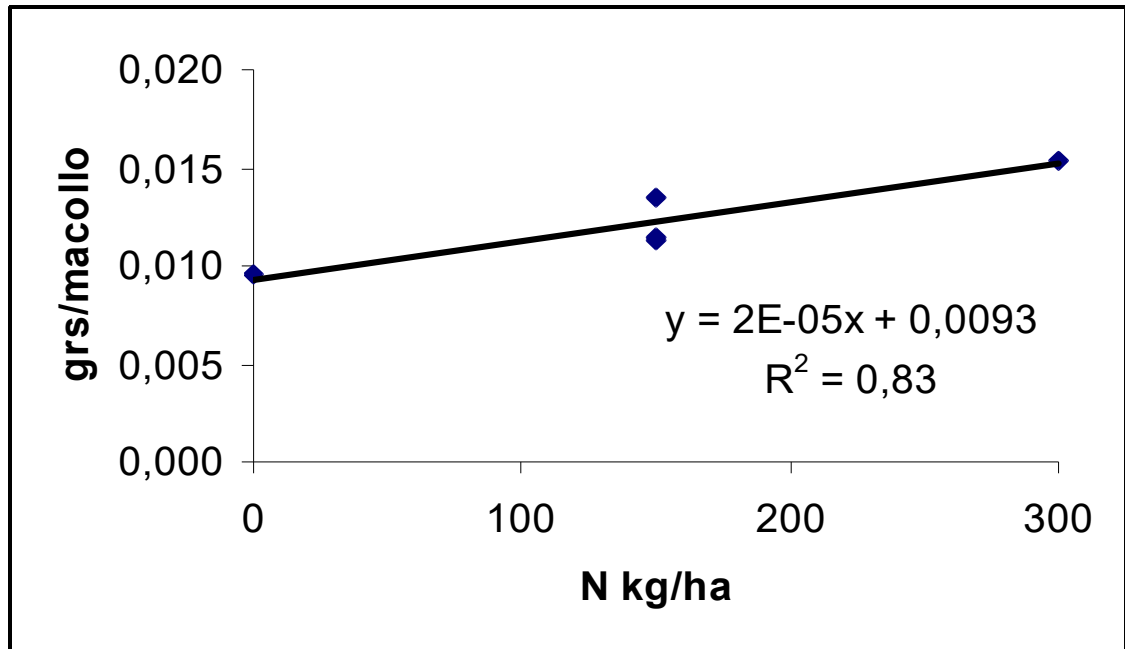


Figura 10: Respuesta otoñal del peso de macollos(gramos / macollo) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV.

4.1.1.4.2 Invierno

En invierno se confirma la misma tendencia al agregado de N, pero algo más leve. La reducción en la densidad de macollos se vió en parte compensada por esta tendencia mostrada por el peso de los macollos (Hodgson, 1990), pero no evita la disminución de la producción de materia seca (Figura 28).

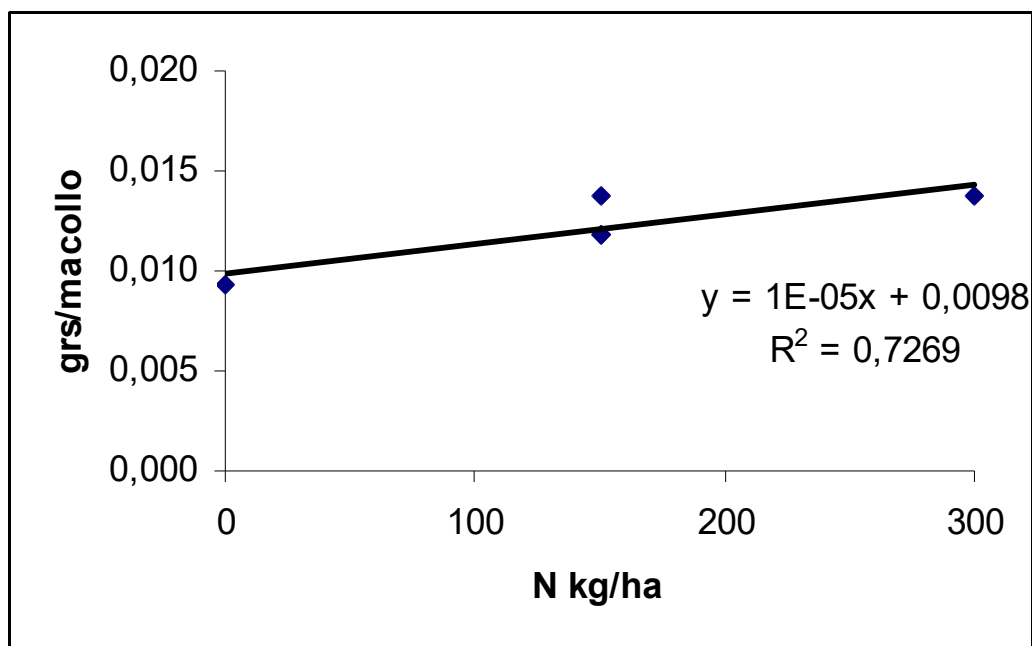


Figura 11: Respuesta invernal del peso de macollos(gramos / macollo) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV.

4.1.1.4.3 Primavera

En esta estación el estudio de regresión lineal dio significativo para el efecto de OF, sobre el peso de los macollos, para una dosis de N constante de 150 kg/ha. El efecto de la fertilización nitrogenada habría sido minimizado por las altas temperaturas registradas en esta estación, que aceleran los procesos de mineralización, haciendo disponible fuentes de nitrógeno que reducirían las diferencias de disponibilidad de nitrógeno para las plantas entre tratamientos. La disminución de la densidad de macollos observada por el incremento de la OF se ve compensada por el tamaño de los macollos tal como lo menciona Hodgson (1990), por lo que sería esperable, encontrar menores densidades de macollos (Figura 7) hacia altos niveles de OF, pero con individuos más grandes.

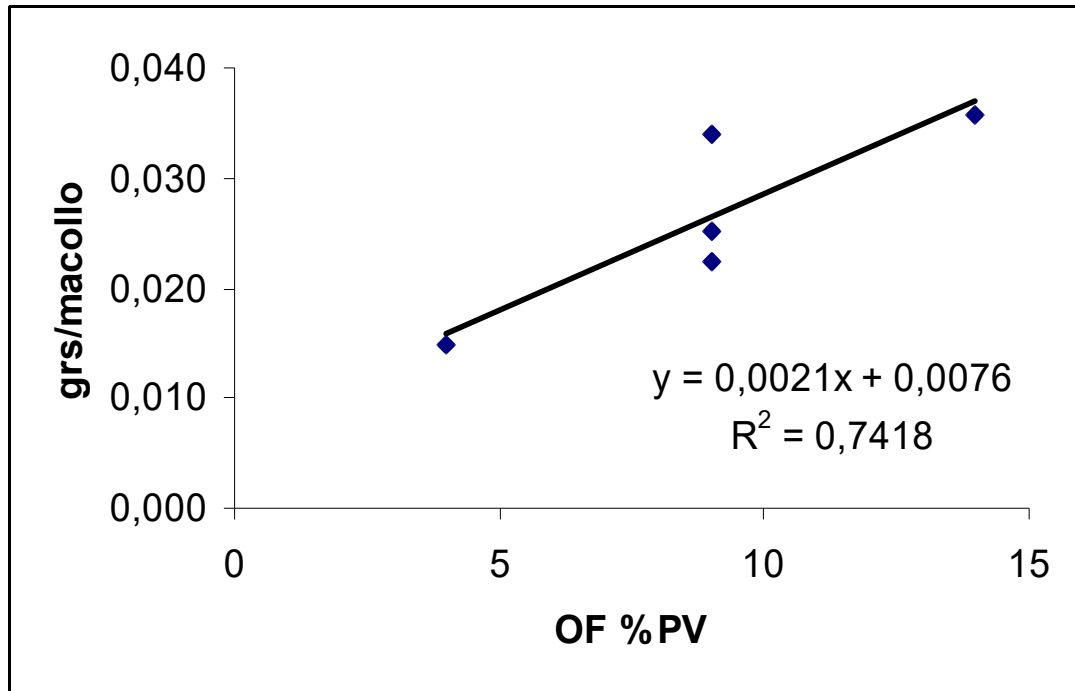


Figura 12: Respuesta primaveral del peso de macollos(gramos / macollo) a distintos niveles de oferta de forraje (OF % PV) para una dosis de N constante de 150 kg/ha.

4.1.2 MUESTREO DE DINAMICA POBLACIONAL

A través de los cuadrados fijos podemos realizar un estudio de la dinámica de plantas y macollos a lo largo del año (otoño, invierno y primavera), monitoreando la evolución en una misma superficie, o sea de las mismas plantas.

4.1.2.1.DENSIDAD DE PLANTAS

La densidad de plantas de *S. setigera* puede ser adecuadamente predicha por el modelo utilizado, para las tres estaciones estudiadas. Este

análisis, al coincidir con los muestreos realizados con los círculos nos dicen que el área seleccionada para el muestreo fue representativa de las parcelas

4.1.2.1.1. Otoño

En los muestreos de otoño ajustó el componente de interacción entre los factores estudiados N*OF así como también el efecto cuadrático para nitrógeno, y de bloque.

El modelo de superficie de respuesta que ajusta para esta variable en otoño es el siguiente::

$$\hat{y} = 58,5 + 3,1OF + 1,4N + 1,6OF^2 - 0,25N*OF + 2*10^{-3}N^2 - 22B$$

con $R^2 = 0,88$ (Pr= 0.06)

El punto estacionario se encuentra dentro de la región de estudio con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 151$ plantas/m² y coordenadas OF = 8 % PV y N = 112 kg/ha. Las raíces de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 140,5$ y $\lambda_2 = -47,1$, indicando una respuesta de tipo punto de silla con un mínimo en la dosis de nitrógeno y un máximo en oferta de forraje.

Al analizar el ERMR se puede observar que la máxima pendiente de la respuesta se encuentra en $\hat{Y}_s = 399$ plantas/m² con coordenadas OF = 4,3 % PV y N = 285 kg/ha.

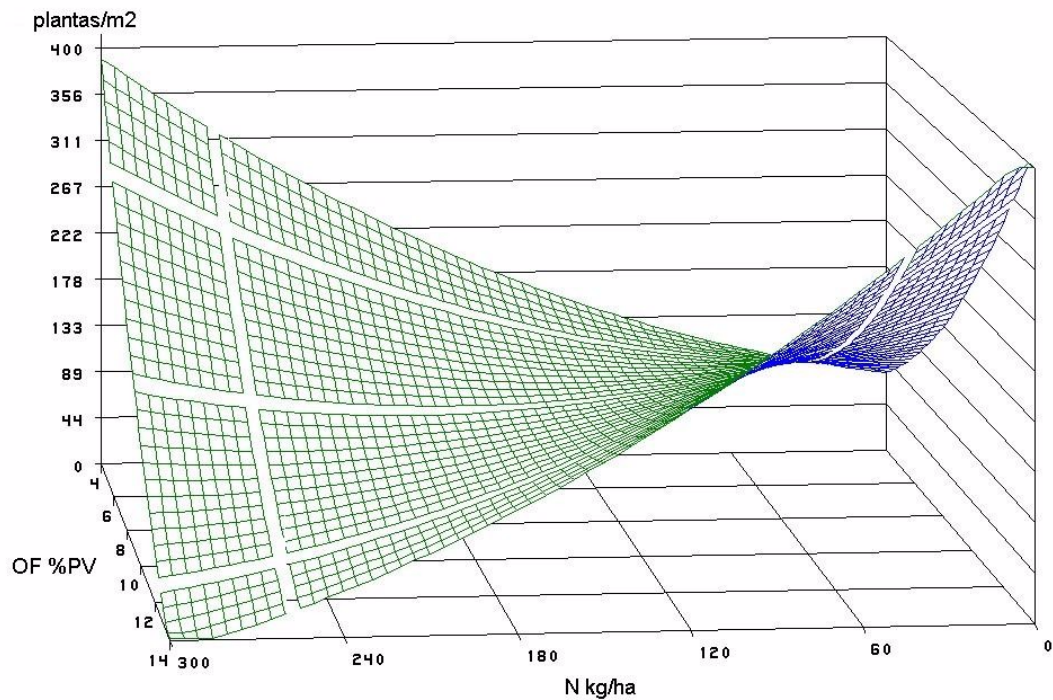


Figura 13: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m²) de *Stipa setigera* en otoño medido a través de cuadrado fijo.

4.1.2.1.2. Invierno

Para la estación de invierno el modelo de superficie de respuesta ajusta con efectos significativos de interacción, de forma cuadrática para N, como también el efecto bloque, derivando del mismo la siguiente ecuación polinomial:

$$\hat{y} = 198,5 - 1,9OF - 0,13N + 1,1OF^2 - 0,14N*OF + 3*10^{-3}N^2 - 12,6B$$

con $R^2 = 0,91$ (Pr=0.021)

El PE predicho esta fuera de la zona estudiada, con un valor estimado de

$\hat{Y}_s = 220$. plantas/m², para valores de OF = -10,3 % PV y N = -180 kg/ha. El

punto de silla registrado en el PE esta marcado por las raíces $\lambda_1 = 112,33$ y $\lambda_2 = -3,9$, las que indican un mínimo para nitrógeno y un máximo para oferta de forraje.

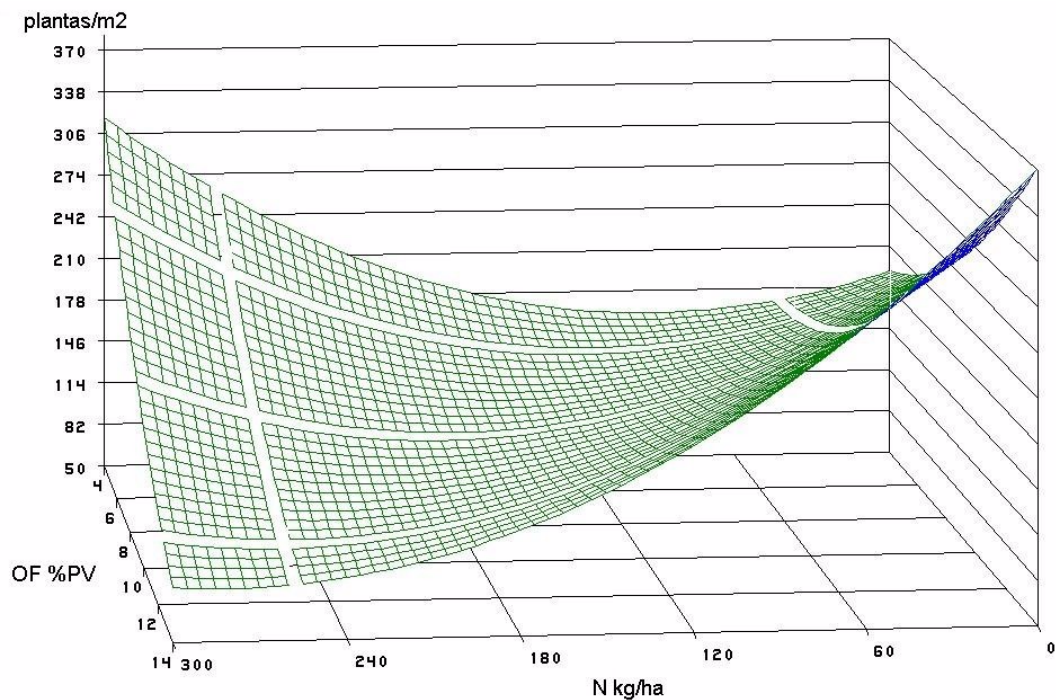


Figura 14: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m²) de *Stipa setigera* en invierno medido a través del cuadrado fijo.

Mediante la técnica del camino de máxima respuesta se observa que la variable responde de manera creciente a descensos en las dosis de nitrógeno y aumentos en la oferta forrajera, registrándose un máximo de 319,7 plantas/m² con OF = 11,3 % PV y N = 0 kg/ha.

4.1.2.1.3. Primavera

Para primavera la superficie de respuesta ajustó de forma similar a las estaciones anteriores, detectándose efectos de interacción y bloque así como también del componente cuadrático para N; ubicándose, el nivel de significancia, en el límite de lo estipulado para este último.

A continuación se presenta el modelo ajustado:

$$\hat{y} = 171 - 6,5OF + 0,27N + 1,6OF^2 - 0,13N*OF + 1*10^{-3}N^2 - 20,5B$$

con $R^2 = 0,83$ ($Pr=0.02$)

El PE para los muestreos de primavera no se sitúa en la región en estudio, ya que la respuesta estimada de $\hat{Y}_s = 164$ plantas/m², se da para valores de $N = 4,5$ kg/ha, pero de $OF = 2.2$ % PV, el cual se encuentra fuera de los rangos manejados para el experimento. La respuesta en el PE es de tipo mini-max, con máximo para oferta y mínimo para nitrógeno, y sus raíces son $\lambda_1 = 88,84$ y $\lambda_2 = -7,21$.

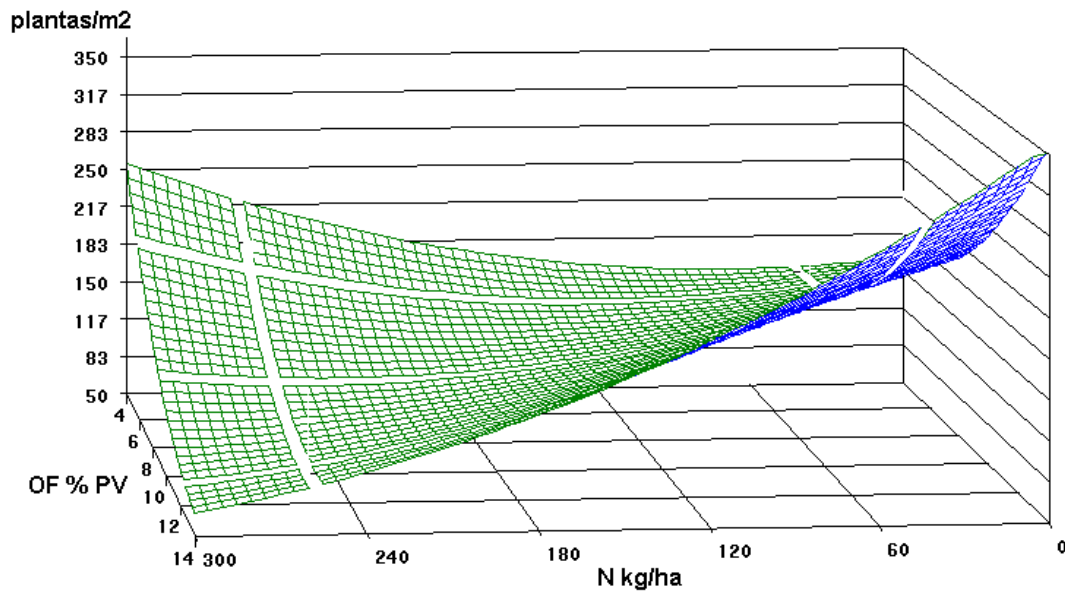


Figura 15: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m²) de *Stipa setigera* en primavera, medido a través del cuadrado fijo.

El ERMR indica que la máxima respuesta estimada aquí fue de 332 plantas/m², para niveles de oferta de 13 % PV y nitrógeno de 11 kg/ha. Este valor máximo se alcanzaría mediante el descenso de las dosis de N con leves aumentos de OF, a partir del centro del delineamiento.

4.1.2.2 DENSIDAD DE MACOLLOS

La superficie de respuesta obtenida para la densidad de macollos de *Stipa setigera* en función de la dosis de N y la OF ajustó en otoño e invierno; no así en primavera.

4.1.2.2.1. Otoño

En esta estación ajustó de manera adecuada la interacción entre los factores (N*OF), los componentes cuadráticos del modelo, para dosis de N y OF, y además el efecto del bloque.

Se obtuvo la siguiente ecuación ajustada para los muestreos de otoño:

$$\hat{y} = 258 + 10,4OF + 27 N + 24OF^2 - 3,6N*OF + 2*10^{-2}N^2 - 372,5B$$

con $R^2 = 0,95$ (Pr= 0.0004)

El punto estacionario para esta estación se encuentra dentro de los límites establecidos por el experimento. Respuesta estimada de $\hat{Y}_s = 1883$ macollos/m², y coordenadas OF = 8.7 % PV y N = 117 kg/ha. Las raíces $\lambda_1 = 1889,2$ y $\lambda_2 = -884,2$, indican que la respuesta en el punto estacionario para este muestreo es un mínimax, con un mínimo para dosis de nitrógeno y un máximo para oferta de forraje,

Se puede ver en la Figura 16, que por encima de 60 kg/ha de N, aumenta la densidad de macollos al aumentar la presión de pastoreo (bajar la OF), tendencia que se revierte por debajo de esta dosis de nitrógeno, reflejo del fuerte efecto de interacción.

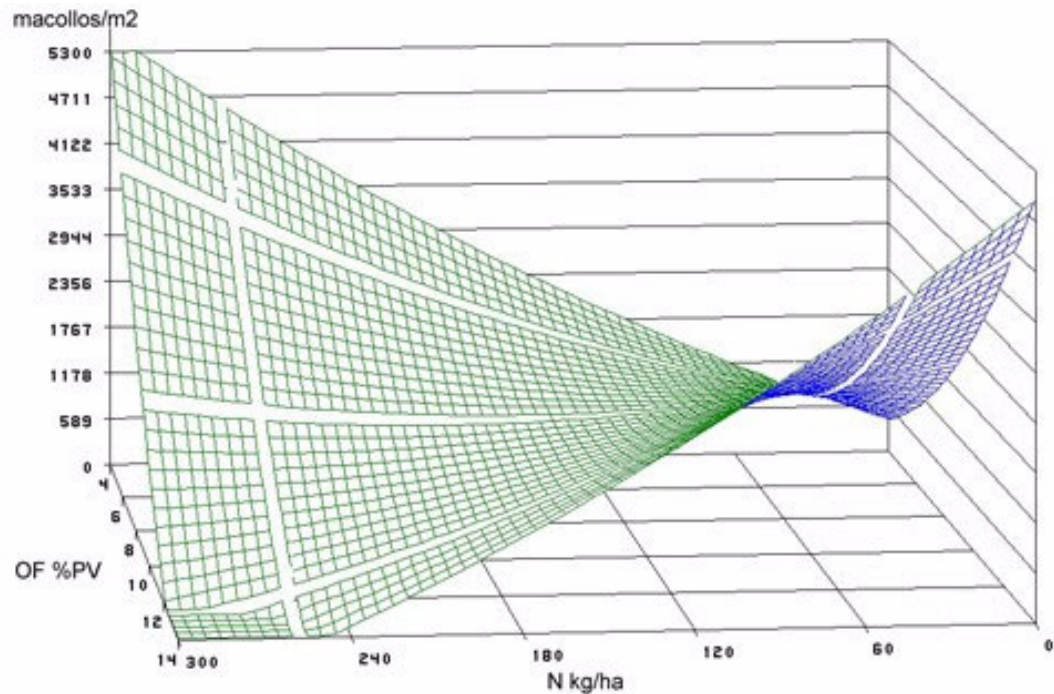


Figura 16: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* en otoño medido a través de cuadrado fijo.

Si se analiza la superficie de respuesta a través del ERM, se puede ver que para otoño la máxima respuesta fue de 5584 macollos/m², con coordenadas para OF = 4 % PV y N = 277 kg/ha, siendo la tendencia de la densidad de macollos a incrementar la respuesta al aumentar la dosis de nitrógeno y bajar la oferta.

4.1.2.2.2. Invierno

Para los muestreos de invierno, se detectaron efectos de interacción entre los factores estudiados y también cuadráticos para ambos.

A partir de la superficie de respuesta obtenida, se generó el siguiente modelo ajustado:

$$\hat{y} = 2942 - 255,8OF + 15,8N + 32,4OF^2 - 3,2N*OF + 4*10^{-2}N^2 - 185,3B$$

con $R^2 = 0.84$, ($Pr = 0.014$)

El punto estacionario se encuentra dentro de los límites establecidos por el experimento con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 2503$ macollos/m² y coordenadas $OF = 6$ % PV y $N = 41$ kg/ha. Las raíces $\lambda_1 = 2041.67$ y $\lambda_2 = -349.84$, muestran que el punto estacionario también es de mini-max, con similar comportamiento para dosis de nitrógeno y oferta de forraje, que en la estación anterior.

Similar comportamiento que para la estación de otoño se observa en la Figura 17 para esta estación, pero con un efecto de interacción entre las variables oferta de forraje y dosis de nitrógeno, no tan marcada.

Al observar la zona de máxima respuesta (ERMR), se observa que el máximo valor estimado es de 6217 macollos/m², para las coordenadas $OF = 4$ % PV y $N = 276$ kg/ha. El comportamiento de la variable en esta zona de respuesta fue similar que en otoño a los cambios en OF y N.

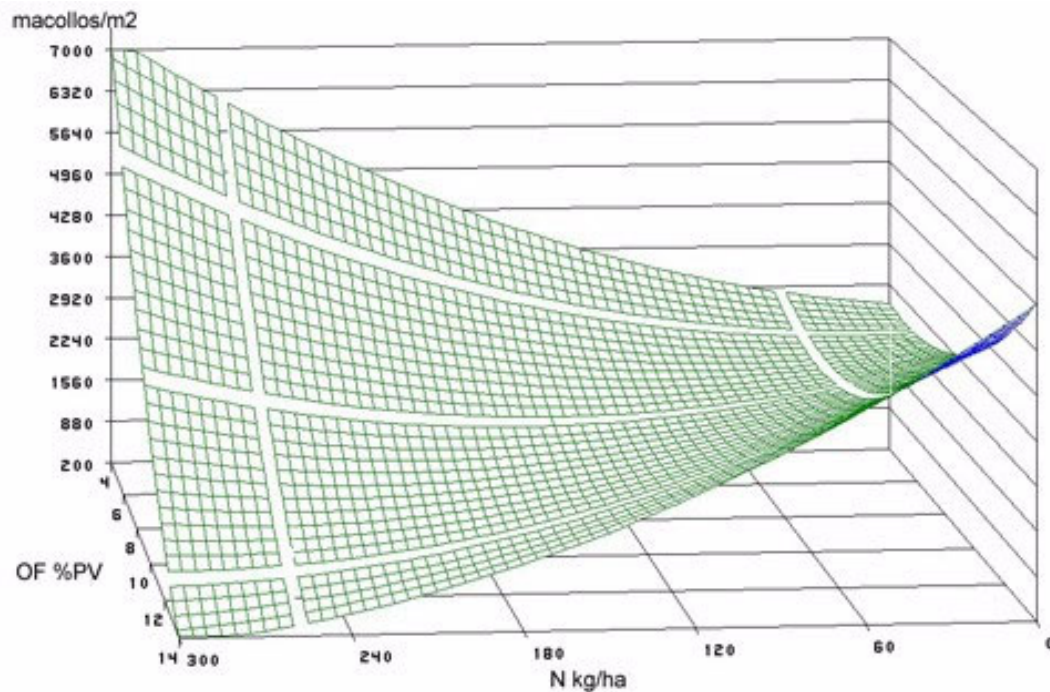


Figura 17: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* en invierno medido a través de cuadrado fijo.

4.1.2.2.3. Primavera:

El modelo de superficie de respuesta no ajusta, por lo que se presenta el promedio, el cual fue de 2170,7 +/- 465,7 macollos/m², siendo su CV= 21,45%, con un valor máximo de 2875 macollos/m² y un mínimo de 1190 macollos/m².

4.1.2.3 EVOLUCIÓN DEL NÚMERO DE MACOLLOS DE OTOÑO A PRIMAVERA

Al monitorear una misma área a través de estas dos estaciones, la variable número de macollos presentó efectos significativos detectados por el

modelo de superficie de respuesta para la interacción (OF*N). También fue significativo el efecto lineal para N.

El modelo de superficie de respuesta se ajusta a la siguiente ecuación:

$$\hat{y} = 43,4 + 0,95 \text{ OF} + 0,92 \text{ N} + 0,48 \text{ OF}^2 - 0,11 \text{ N*OF} + 3,3 \cdot 10^{-4} \text{ N}^2 - 4,48 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,88$ (Pr= 0.0063).

El punto estacionario se encuentra dentro del rango de valores estudiados en el experimento, con un valor estimado $\hat{Y}_s = 91$ macollos/m² con coordenadas OF = 9 % PV y N = 93 kg/ha. Las raíces características de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 49,4$ y $\lambda_2 = -30$, indicando que la respuesta en el PE es de tipo mini-max, o punto de silla, presentando un mínimo para N y un máximo para OF.

Se puede notar aquí que el comportamiento de la densidad de macollos a través de las estaciones sigue el patrón mostrado en las estaciones de otoño e invierno, mostrando la interacción entre N y OF. A través de las estaciones, la variable muestra como los tratamientos de bajas asignaciones y alta fertilización aumentan las densidades de macollos (Mazzanti et al,1994). La dinámica impuesta por la tasa de macollaje (Carámbula, 1977; Belanger et al,1992), que se habría manifestado exclusivamente durante otoño, habría llevado los valores promedios de densidad a su máximo en invierno decreciendo nuevamente en primavera, lo que resultaría en las menores densidades detectadas en este cálculo de diferencias entre estas dos estaciones para primavera.

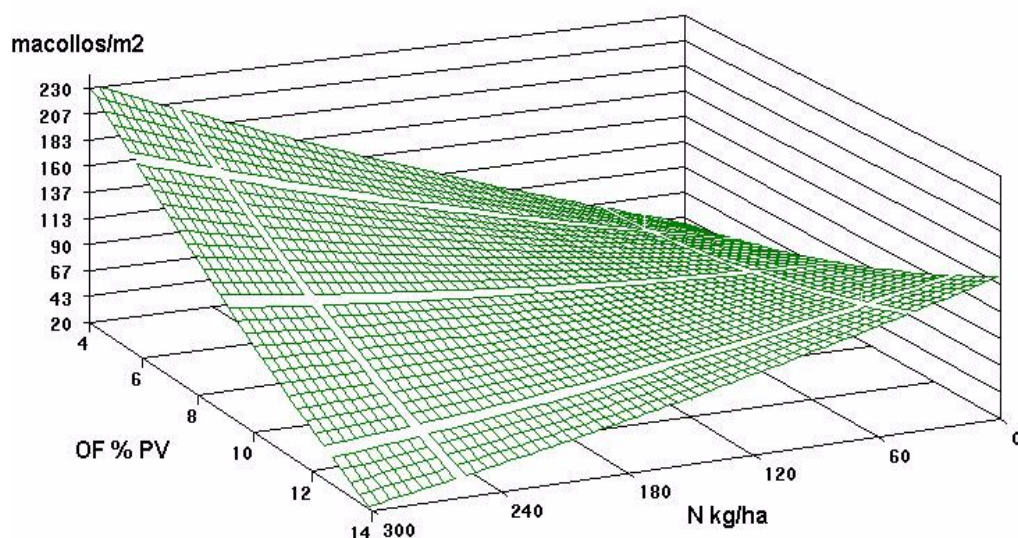


Figura 18: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la evolución de la densidad de macollos (macollos/m²) de *Stipa setigera* de otoño a primavera, medido a través de cuadrado fijo.

Al observar la zona de máxima repuesta (ERM_R), se observa que el máximo valor estimado es de 217 macollos/m², para las coordenadas OF = 4 % PV y N = 275 kg/ha. El comportamiento de la variable en esta zona de respuesta fue similar que en todas las estaciones a los cambios en OF y N

4.2 VARIABLES MORFOGÉNICAS

4.2.1 ANCHO DE HOJA EN EXPANSIÓN

Para esta variable el modelo de superficie de respuesta no fue significativo para invierno y primavera ajustando solamente para otoño.

4.2.1.1 OTOÑO

Para esta estación se identificaron efectos de interacción N*OF, cuadráticos para la OF, y lineales para la OF como también para el N.

El modelo de superficie de respuesta es el siguiente:

$$\hat{y} = 2,29 - 0,186OF + 0,007N + 0,015OF^2 - 0,0007N*F - 4,73 \times 10^{-7}N^2 + 0,035B$$

con $R^2 = 0.78$ (Pr = 0,042)

El punto estacionario para el muestreo de otoño se encuentra dentro de la región de estudio con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 1,90$ mm y coordenadas OF = 9,2 % PV y N = 133,7 kg/ha. Las raíces de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 0,53$ y $\lambda_2 = -0,153$, indicando una respuesta de tipo punto de silla con un mínimo en la dosis de nitrógeno y un máximo en oferta de forraje.

Al analizar el gráfico que se presenta a continuación se observa que a bajas dosis de nitrógeno y al incrementarse la OF ocurre un aumento del ancho de las hojas, debido probablemente, a que estamos frente a una situación donde el menor macollaje, genera precisamente, que estos macollos sean más

grandes (Hodgson, 1990) y por lo tanto las hojas sean más anchas. Estudios realizados por Carámbula M. en 1996 indican resultados similares a los descritos anteriormente en donde el ancho aumenta continuamente en las hojas sucesivas de una macolla, y esta relacionado fundamentalmente con la circunferencia del tallo. Por otra parte, aumenta también el ancho de la hoja con la aplicación de nitrógeno, lo que sería visualizado a bajas asignaciones (Wilman and Wright, 1983).

Al analizar el ERMR se puede observar que la máxima respuesta se encuentra en $\hat{Y}_s = 2,64$ mm con coordenadas OF = 4.07 % PV y N = 223,01 kg/ha.

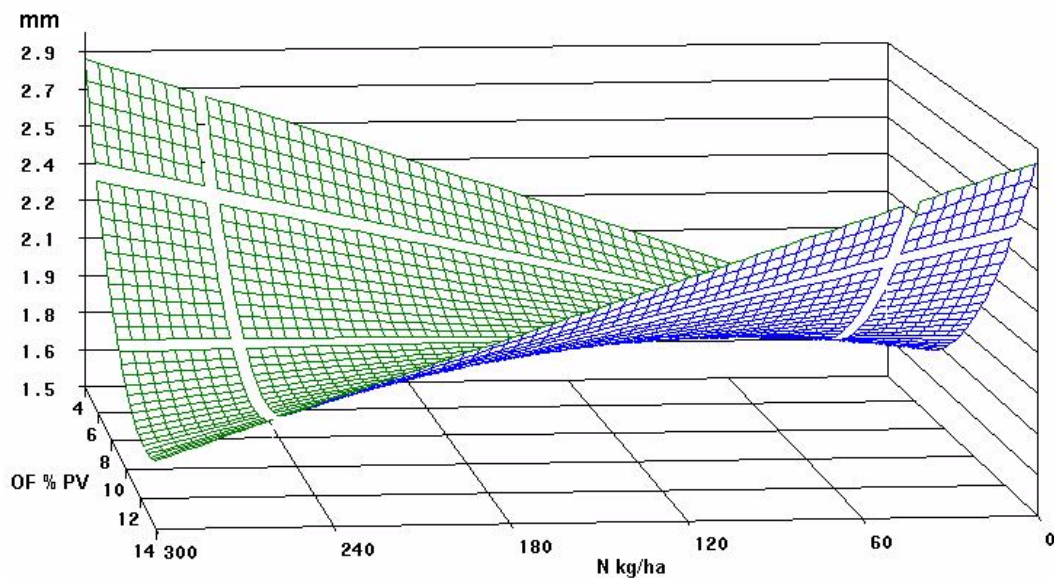


Figura 19: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el ancho de lámina (mm) de *Stipa setigera* en otoño.

4.2.1.2 INVIERNO

El ancho promedio es de 2,41 $\pm$ 0,30mm con un CV = 12,93%; a su vez se registró un valor máximo de 2,8mm y un mínimo de 1,9mm.

4.2.1.3 PRIMAVERA

El ancho de las hojas en expansión oscila entre 1,9 y 2,3 mm con un promedio de 2,08 $\pm$ 0,12mm, siendo su CV = 5,65%.

En comparación con el promedio de invierno se aprecia que el ancho en esta estación es menor, esto puede deberse a que en general, las hojas de altas temperaturas, presentan una mayor tasa de elongación foliar, por un periodo menor de tiempo y tienden a ser mas largas y angostas (Holmes, 1980).

4.2.2 ANCHO DE HOJA COMPLETAMENTE EXPANDIDA

Para esta variable el modelo de superficie de respuesta no fue significativo para otoño y primavera ajustando solamente para invierno.

4.2.2.1 OTOÑO

El modelo de superficie de respuesta no ajusta. La variable presenta en promedio 2,16 $\pm$ 0,21 mm, siendo su CV= 9,81%, determinándose un valor máximo de 2,6 mm y un mínimo de 1,8 mm.

4.2.2.2 INVIERNO

Para esta estación se identificaron efectos significativos de interacción N*OF, además efectos lineales para la OF y el N como así también para el bloque.

El modelo de superficie de respuesta es el siguiente:

$$\hat{y} = 0,48 + 0,25OF + 0,01N - 0,008OF^2 - 7,4 \times 10^{-4} N^2 - 1,2 \times 10^{-5} N^2 - 0,13B$$

con $R^2 = 0,69$ (Pr= 0,11)

El punto estacionario no se encuentra dentro de la región de estudio, presentando una respuesta estimada $\hat{Y}_s = 2,33$ mm y coordenadas OF = 16,4 % PV y N = -42,6 kg/ha. Las raíces de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 0,036$ y $\lambda_2 = -0,52$, indicando una respuesta de tipo punto de silla.

Analizando la gráfica que se presenta a continuación, podemos ver que al disminuir la dosis de N, manteniendo altas OF (14% PV), se produce un aumento en el ancho de las hojas, este mismo comportamiento se repite en la situación inversa en donde manteniendo la dosis de N en 300 kg/ha y aumentando la presión de pastoreo, el ancho también aumenta.

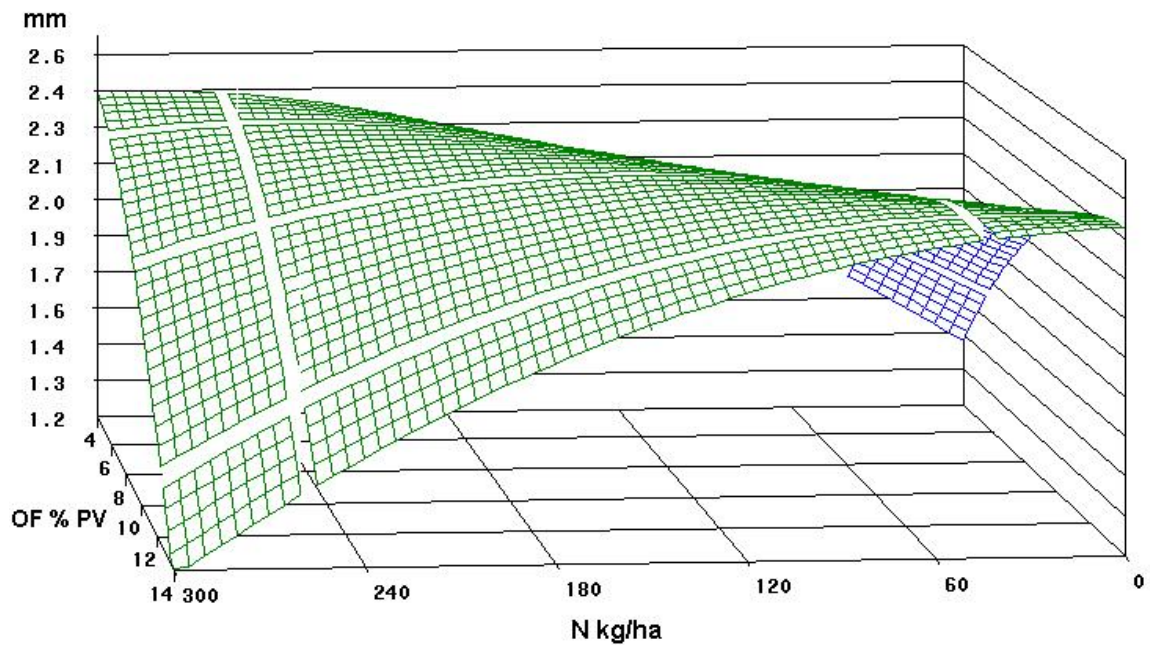


Figura 20: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el ancho de lámina de hoja completamente expandida (mm) de *Stipa setigera* en invierno.

Al analizar el ERMN se puede observar que la variable responde de manera creciente frente a aumentos de la fertilización N y descensos en la OF, presentando una máxima respuesta de $\hat{Y}_s = 2,73$ mm con coordenadas OF = 3,98 % PV y N = 296 kg/ha.

4.2.2.3 PRIMAVERA

El modelo determinó que la variable en estudio oscila entre 1,9 y 2,3 mm con un promedio de $2,11 \pm 0,10$ mm, siendo su CV = 4,78%. Al comparar las estaciones de otoño y primavera notamos que no existen diferencias

4.2.3 NUMERO DE HOJAS

Para esta variable el modelo de superficie de respuesta utilizado no detecta efectos significativos en ninguna de las tres estaciones. Lo cual es lógico y coincidente con la bibliografía internacional acerca del tema, habiéndose reportado que el número de hojas vivas por macollo permanece constante ante el agregado de nitrógeno (Whitehead, 1994), y que esta variable es una constante genotípica (Moraes et al., 1995). Para *S. setigera* Agnusdei et al. (1998), registraron 2,1; 2,2; 2,4 y 2,3 hojas para otoño, invierno, primavera y verano respectivamente; por otra parte, Azanza et al.(2004), registraron valores de 3,1 hojas por macollo para primavera.

A continuación se presentan los parámetros estadísticos para las tres estaciones evaluadas.

Cuadro N° 5: Parámetros estimados por el modelo para el número de hojas totales por macollo para otoño, invierno y primavera.

Parametros	Otoño	Invierno	Primavera
media (nº hojas)	3,1	3,0	2,7
desvio (nº hojas)	0,1	0,1	0,1
CV %	4,3	4,9	3,6
max. (nº hojas)	3,3	3,2	3,0
min. (nº hojas)	2,8	2,8	2,5

4.2.3.1 OTOÑO

Para esta estación, se realizó un análisis de regresión lineal manteniendo la OF constante en 9 %PV, y variando los niveles de N entre 0 y 300 (kg/ha). Determinándose los siguientes coeficientes:

Cuadro N° 6: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del número de hojas totales por macollo, según la dosis de N, para otoño.

	<i>Coeficiente</i>	<i>Desvio Estándar</i>	<i>Probabilidad</i>
Intercepto	2,9	0,03	3,25298E-06
Nitrógeno	0,001	0,0002	0,015
R ²	0,9		
R ² ajustado	0,9		
Desvio Estándar	0,04		

La información indica, que por cada aumento de una unidad de N habría un aumento de 0.001 hoja. Esta variación tan pequeña coincide con la mayoría de la información acerca del comportamiento de esta variable (Wilman and Wright, 1983)

4.2.3.2 INVIERNO

A través del análisis de regresión lineal, (manteniendo el N constante en 150 kg N/ha y variando los niveles de OF), se determinaron los coeficientes que se presentan en el cuadro N° 7

El cuadro indica que por cada aumento de una unidad en la OF, aumenta el numero de hojas, en 0.02 unidades. De nuevo nos encontramos con variaciones muy pequeñas para esta característica, que corroboran su carácter de “poco modificable”.

Cuadro N° 7: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del numero de hojas totales por macollo a diferentes Ofertas de forraje para invierno.

	Coeficientes	Desvio Estándar	Probabilidad
Intercepto	2,7	0,05	$1,25 \times 10^{-05}$
OF	0,02	0,005	0,02
R ²	0,9		
R ² ajustado	0,8		
Desvio Estándar	0,04		

4.2.4 LARGO DE LÁMINA DE HOJA COMPLETAMENTE EXPANDIDA.

El modelo de superficie de respuesta no detectó efectos significativos para ninguna de las tres estaciones.

En el cuadro N° 8 se presentan los coeficientes estimados por el modelo para las tres estaciones.

En los valores promedio del cuadro N° 8, se observa una clara tendencia a disminuir el largo de lámina desde otoño al invierno para después aumentar hacia la primavera, mostrando un claro efecto de la temperatura. Estos resultados, coinciden con los obtenidos por Chapman et al. en 1983 en donde el largo promedio de lámina decrece desde marzo hasta septiembre, para después aumentar gradualmente.

Parametro	Otoño	Invierno	Primavera
media (mm)	105,2	91,5	133,7
desvio (mm)	14,7	10,9	14,1
CV (%)	13,9	11,9	10,5
max (mm)	136,5	106,4	154,1
min (mm)	88,8	74,0	96,5

Cuadro N° 8: Coeficientes estimados por el modelo para el largo de hoja completamente expandida para otoño, invierno y primavera.

4.2.4.1 PRIMAVERA

Al analizar la regresión lineal se observó que manteniendo la OF constante en 9%, existe una tendencia a incrementar el largo de hoja, en 0.1 mm, por cada unidad de N aplicada. Esta información coincide con la gran mayoría de las publicaciones revisadas, acerca de la respuesta de esta característica, al agregado de nitrógeno (Wilman and Wright , 1983; Pearse and Wilman, 1984; Lemaire and Agnusdei, 1999)

Cuadro N° 9: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de largo de hoja completamente expandida a la dosis de N para primavera

<i>Parametro</i>	<i>Coeficientes</i>	<i>Desvio Estándar</i>	<i>Probabilidad</i>
Intercepto	106,5	10,3	0,002
Nitrógeno	0,1	0,06	0,1
R ²	0,6		
R ² ajustado	0,5		
Desvio Estándar	12,3		

4.2.5 LONGITUD MEDIA DE LÁMINA

Esta variable, se calcula, a partir del numero total de hojas vivas, del macollo, y el largo verde (LV) de las mismas, estén integras, desfoliadas o senescentes.

La longitud media de lámina ajustó para el modelo de superficie de respuesta para primavera, no así para otoño e invierno.

Cuadro N° 10: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la longitud media de lámina para otoño e invierno.

Parametros	Otoño	Invierno
media (mm)	64,9	55,5
desvio(mm)	9,1	5,8
CV(%)	14,1	10,5
max(mm)	82,6	64,3
min(mm)	45	43,8

4.2.5.1 OTOÑO

Para esta estación se realizo un análisis de regresión, para la dosis de 150 kg /ha de N y variando la oferta de forraje entre 4 y 14 % PV (Cuadro N° 11). En el mismo se observa que, por cada aumento de una unidad en la OF, aumenta el tamaño medio de lámina en 0,8 mm.

Trabajos de Chapman, et al. (1983) y Lemaire (1997b), reportan una disminución del tamaño de la hoja, por la disminución de la presión de pastoreo. Ello podría contribuir a explicar el comportamiento de esta variable, la cual aumenta al disminuir la presión de pastoreo (aumenta la OF).

Cuadro N° 11: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta en la longitud media de lámina, a diferentes presiones de pastoreo para la estación de otoño.

	Coeficientes	D. Estándar	Probabilidad
Intercepto	61.9	2.2	0.00010
OF	0.8	0.2	0.046
R ²	0.8		
R ² ajustado	0.7		
Desvío Estándar	1.6		

4.2.5.2 PRIMAVERA

Para esta estación se obtuvo el siguiente modelo de superficie de respuesta ajustado:

$$\hat{y} = 57,9 + 4 \cdot 10^{-2}N + 0,24OF + 3,7 \cdot 10^{-4}N^2 - 2,1 \cdot 10^{-2}N \cdot OF + 0,33OF^2 - 0,57B$$

con R² = 0,73 (Pr= 0,082)

En donde, si bien, no se pudo verificar ningún efecto de los parámetros, para el nivel de significancia estipulado, la interacción N*OF se encuentra en el límite del mismo. Dentro de este efecto de interacción, es la variación en la OF la que explicaría en mayor grado las variaciones en la longitud media de lámina, como ocurre en otoño. El punto estacionario se encuentra fuera de la región experimental, con respuesta estimada, $\hat{Y}_s = 41.5$ mm, y coordenadasOF = -20.5 % PV y N = -635-5 kg/ha. La ecuación de regresión muestra las

siguientes raíces, $\lambda_1 = 16$ y $\lambda_2 = 0.46$ lo que indica que la respuesta en el punto estacionario es un mínimo.

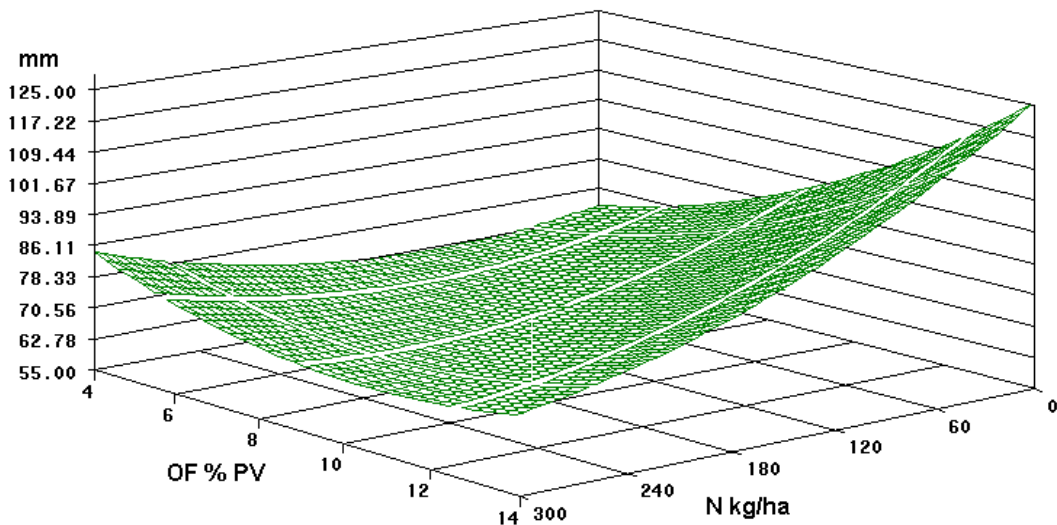


Figura N° 21: Efecto de la fertilización nitrogenada (N kg/ha) y la OF de forraje (OF % PV) sobre la longitud media de lámina (mm) para primavera.

Analizando la superficie de respuesta a través del ERM, se ve que la longitud media de lámina aumenta al disminuir el N y aumentar la OF, registrándose un máximo estimado, para el rango en estudio, de 114,1 mm para OF = 13,8 %PV y N = 42 kg/ha.

4.2.6 ALTURA INICIAL DE LA VAINA

4.2.6.1 OTOÑO

La altura de la vaina en esta estación no mostró efectos significativos detectados a través del modelo de superficie de respuesta. El valor medio de

esta variable fue de 11,4 mm +/- 1,8mm (CV = 16,01%), y los valores estuvieron en el rango de 9 a 14mm.

Al analizar el comportamiento de la variable a una misma oferta se ve que al aumentar la dosis de N, aumenta la altura de la vaina 0,0125 mm por cada unidad de N agregada (Cuadro N° 12). Duru et al. (1999) encontraron que en pastoreos rotativos de distinta intensidad (aliviados y severos) y continuos el largo de la vaina de *Dactylis glomerata* aumentaba al pasar de dosis de N de 0 a 150 kg N/ha.

Cuadro N° 12: Parámetros de la regresión de la respuesta de altura de vaina a dosis de nitrógeno para otoño

Parametro	Coeficientes	D. Estandar	Probabilidad
Intercepto	9.8	0.8426	0.0014
N	0.0125	0.0047	0.0781
R ²	0.70		
R ² ajustado	0.60		
Error típico	1.01		

4.2.6.2 INVIERNO

Para esta estación el modelo de superficie de respuesta no ajusta para la altura inicial de la vaina. Los valores estuvieron en el rango de 9,5 a 13,3 mm con un valor promedio de 11,5 mm $\pm$ 1,1 mm (CV = 9,87%).

4.2.6.3 PRIMAVERA

El modelo de superficie de respuesta no ajustó en esta estación para esta variable, para la que se obtuvo un valor medio de 21,2 mm $\pm$ 2,82 (CV = 13,3%), en un rango que varió desde 12,9 mm a 25,7 mm.

Cuadro N° 13: Parámetros de la regresión lineal de respuesta de la altura de vaina a diferentes dosis de nitrógeno, para primavera.

<i>Parametro</i>	<i>Coeficientes</i>	<i>D. Estandar</i>	<i>Probabilidad</i>
Intercepto	15.2	2.11	0.005
N	0.032	0.012	0.075
R ²	0.71		
R ² ajustado	0.61		
Error típico	2.52		

Cuando se evaluó el comportamiento de la variable a una OF constante, se observó que la altura de la vaina se incrementaba al aumentar las dosis de N. En el cuadro N° 13 se presentan las características de esta relación. La respuesta en esta estación fue más que el doble (0,032 mm/kg N/ha) que la registrada en otoño en lo que refiere a la repuesta en mm de altura al agregado de N, lo que estaría explicado básicamente por el aumento de las temperaturas medias que llevaron a mayores tasas de crecimiento.

4.2.7 ALTURA FINAL DE VAINA

4.2.7.1 OTOÑO

El modelo de superficie de respuesta no detectó efectos significativos sobre la altura de vaina medida al final del período de medición. El valor medio registrado para esta variable fue de 12,3 mm +/- 1,47 mm (CV = 11,9%), con un valor mínimo de 10,4 mm y un máximo de 14,8 mm.

4.2.7.2 INVIERNO

La superficie de respuesta ajustó en esta estación con efecto cuadrático significativo para la dosis de nitrógeno y para el efecto bloque, siendo el modelo estimado el siguiente:

$$\hat{y} = 9,8 + 0,48 \text{ OF} + 0,0004 \text{ N} - 0,008 \text{ OF}^2 - 0,002 \text{ OF} \cdot \text{N} + 0,00006 \text{ N}^2 + 0,91 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,76$ (Pr = 0,052).

El punto estacionario se encuentra en la región experimental siendo sus coordenadas OF = 9,1 % PV y N = 160 kg/ha y respuesta estimada $\hat{y} = 12$ mm.

Las raíces características de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 1,69$ y $\lambda_2 = -0,54$, indicando la existencia de un punto de silla en el punto estacionario.

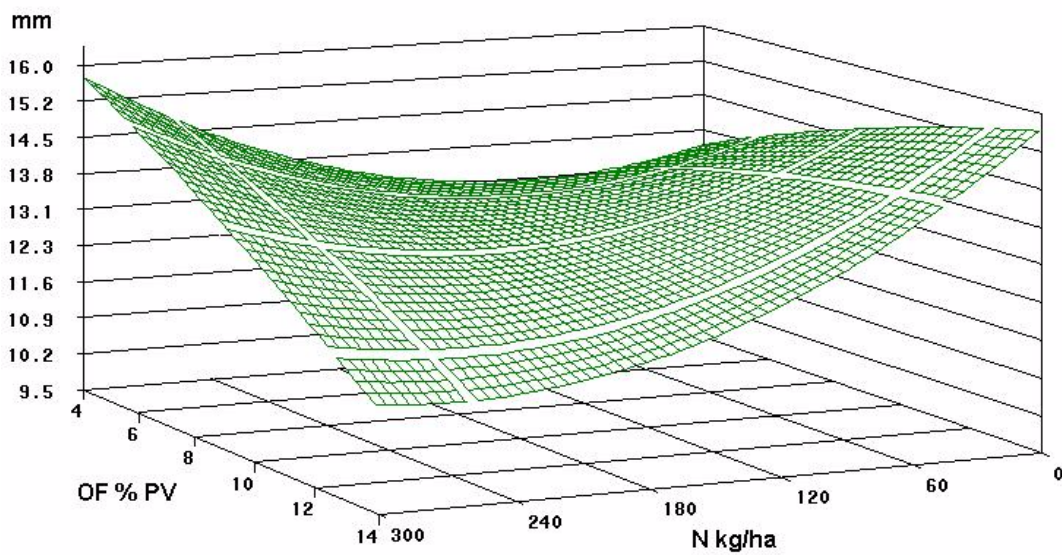


Figura 22: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la altura de la vaina al fin del período de medición de *Stipa setigera* para invierno.

Al analizar el ERMN se puede visualizar que a valores decrecientes de N y constantes de OF la altura final de la vaina aumenta encontrándose el máximo valor de 13,9 mm con OF = 11 % PV y N = 12 Kg/ha. En esta zona de máxima respuesta no se puede visualizar claramente el efecto del nitrógeno detectado por Duru et al. (1999), pero este efecto inverso visto aquí estaría mas vinculado a la zona de la gráfica, de altos niveles de OF. Así mismo, el método de medición de la altura, no detectaba las inclinaciones que se podrían dar en los macollos, al inclinarse estos, lo que podría esconder crecimientos en longitud de la vaina que no serían detectados por esta metodología.

4.2.7.3 PRIMAVERA

El modelo de superficie de respuesta no ajusta en esta estación, registrándose un valor medio 18,2 mm $\pm$ 3,26 mm (CV = 17,9%), con un valor mínimo de 12 mm y un máximo de 24,5 mm.

Al comparar estos valores medios con los valores iniciales de altura de vaina se ve el descenso que se habría registrado en esta variable durante el periodo de medición en esta estación. Esto podría estar explicado por el criterio de elección de los macollos a marcar, el cual descartaba los macollos que aparentaban estar inducidos a florecer. En esta estación fue grande el número de macollos sustituidos, lo que llevó a registros de altura variables.

4.2.8 APARICIÓN DE MACOLLOS

4.2.8.1 OTOÑO

Para otoño el modelo de superficie de respuesta no detectó efectos significativos de los tratamientos siendo el valor medio de aparición para el periodo de medición de 0,51 macollos nuevos $\pm$ 0,16 macollos (CV = 31,75%), siendo el rango en el que se movió la variable de entre 0,13 y 0,79 macollos nuevos.

Esta variable mostró cierta coherencia con lo expuesto por Carámbula (1977), que escribe que la máxima producción de macollos en especies de clima templado se da en otoño. Belanger et al.(1992) encontraron para *Festuca arundinacea* que la tasa de macollaje relativa fue mayor también durante el rebrote de otoño que en el resto de las estaciones.

4.2.8.2 INVIERNO

El modelo de superficie tampoco detectó efectos significativos en esta estación, siendo el valor medio de esta variable $0,15 \pm 0,06$ macollos (CV = 38,9%). Los valores oscilaron en el rango de 0.08 a 0.25 macollos nuevos.

4.2.8.3 PRIMAVERA

Aquí tampoco se detectaron efectos por parte del modelo de superficie de repuesta, registrándose valores medios de 0,05 macollos, pero que registraron una altísima variabilidad evidenciada con el CV = 125,4%. El valor máximo registrado fue de 0,17 macollos y el mínimo de 0.

Esta variable mostró registros durante otoño solamente, siendo mínimo el número de registros para las otras estaciones evaluadas. Carámbula (1977), constata un comportamiento, aparte del otoñal, que tiene un pico de producción en primavera antes de la floración, siendo nula la actividad en invierno. Para el caso de primavera más específicamente, en la fecha en que se realizaron los muestreos las plantas se encontraban en su gran mayoría en floración, por lo que el pico mencionado no habría sido detectado por haberse dado antes y estar en ese momento bajo efecto de dominancia apical las yemas axilares.

4.2.9 FILOCRÓN

4.2.9.1 OTOÑO

En esta estación el modelo de superficie de respuesta no ajustó a esta variable, oscilando los valores entre 312,5 y 357.1 GCD, con un promedio de 338,6 GCD $\pm$ 12,35 GCD (CV = 3,64%).

4.2.9.2 INVIERNO

La superficie de respuesta ajustó en esta estación con efecto cuadrático significativo para la dosis de nitrógeno y para el efecto bloque, siendo el modelo estimado el siguiente:

$$\hat{y} = 273,01 - 5,98 \text{ OF} - 0,32 \text{ N} + 0,35 \text{ OF}^2 + 0,0061 \text{ OF} \cdot \text{N} + 0,0006 \text{ N}^2 - 7,89 \text{ B}$$

con $R^2 = 0,83$ (Pr = 0,018).

El punto estacionario se encuentra en la región experimental siendo sus coordenadas OF = 6,6 % PV y N = 220,6 kg/ha y respuesta estimada $\hat{y} = 217,8$ GCD. Las raíces características de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 15,1$ y $\lambda_2 = 7,86$, indicando la existencia de un mínimo en el punto estacionario.

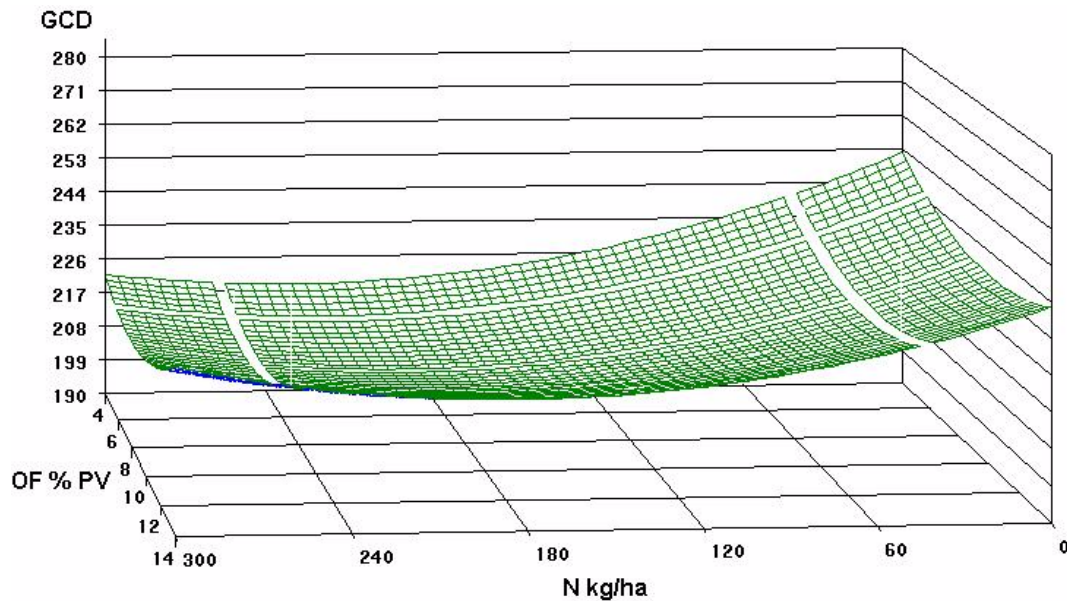


Figura 23. Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el filocrón de *Stipa setigera* en invierno.

Al analizar el ERMN se puede visualizar que a valores decrecientes de N y constantes de OF el filocrón aumenta encontrándose el máximo valor de 247,4 GCD con OF = 9,3 % PV y N = 0 Kg/ha. Comportamiento descrito este, por varios autores, en cuyos trabajos el filocrón disminuía ante el agregado de nitrógeno, es decir, aumentaba la tasa de aparición de hojas (Mazzanti et al., 1997; Azanza et al. 2004). Agnusdei et al. (1998) encontraron para *S. setigera* que en un ambiente no limitante el filocrón se reducía evidenciando una cierta plasticidad morfogénica de la especie frente a variaciones del ambiente. Por otro lado en trabajos realizados por Duru et al. (1999), el aumento de la dosis de N de 0 a 150 kg/ha llevó a incrementos en el largo de la vaina que determinaron un aumento del filocrón en *Dactylis glomerata*.

4.2.9.3 PRIMAVERA

Para esta estación, el modelo de superficie de respuesta no ajustó, registrándose un valor medio de filocrón de 420° días con un desvío estándar de 41,6 GCD (CV = 9,9%), los valores oscilaron en el rango de 344,8 a 500 GCD.

Al comparar los valores promedios de cada estación queda de manifiesto una diferencia en el valor del filocrón que podría estar siendo explicada por los incrementos en la longitud de la vaina, la que fue mayor en primavera que en las otras estaciones respondiendo a la mayor temperatura. Sería entonces mayor el recorrido que tendría que hacer la punta de la hoja para emerger de la vaina y así el lapso de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas aumentaría, aun existiendo un incremento de la tasa de extensión foliar, que no sería de igual proporción que el incremento de la longitud de la vaina (Skinner and Nelson, 1994; Duru et al., 1999)

La metodología empleada para el cálculo de esta variable podría estar distorsionando los valores entre estaciones, dado el bajo porcentaje de macollos que emitieron en realidad hojas en las estaciones de otoño e invierno, al compararse con primavera.

4.2.10 TASA DE ELONGACIÓN FOLIAR

Esta variable no ajustó al modelo de superficie de respuesta para ninguna de las estaciones evaluadas.

En el cuadro siguiente se presentan los parámetros estadísticos estimados por el modelo para las tres estaciones.

Cuadro N° 14: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de elongación foliar para otoño, invierno y primavera

Parametro	Otoño	Invierno	Primavera
media(mm/°d)	0,737	0,696	1,032
desvio(mm/°d)	0,139	0,102	0,046
CV(%)	18,9	14,7	14,1
max(mm/°d)	0,996	0,94	1,14
min(mm/°d)	0,499	0,471	0,568

A pesar de que el modelo utilizado no detectó diferencias significativas, se visualiza una clara tendencia a aumentar la tasa de elongación con el aumento de la temperatura. Como marca la mayoría de la información disponible acerca del tema, la tasa de extensión foliar estuvo estrechamente ligada a la temperatura (Lemaire, 1985; Holmes, 1980; Agnusdei et al. 1997; Labreveux, et al. 1997; Gastal et al.1992). Además es importante destacar la magnitud de la respuesta para esta característica entre el otoño-invierno y la primavera (70% mayor), como ha sido reportado en el trabajo de Lemaire and Agnusdei (1999).

4.2.10.1. OTOÑO

Para otoño se evaluó el comportamiento de la tasa de elongación frente a distintas dosis de N manteniendo OF constante. Se presentan en el cuadro N° 15 los coeficientes obtenidos a partir de esta regresión, y se desprende del

análisis de regresión lineal que la tasa de elongación se incrementa al aumentar la dosis de N.

Al agregar una unidad de N, la tasa de elongación foliar se incrementa 0,001 mm/GCD, lo que concuerda con los datos encontrados por Mazzanti et al. (1994) y Gastal et al. (1992) para *Festuca arundinacea*, que registraron incrementos del 15 y 28% al pasar de niveles de 40 a 90 kg/ha y de 3 a 4 veces mayor cuando se pasaba de 0 a 160 kg/ha. Pearse and Wilman (1984) registraron para *L. perenne* aumentos de 4,2 a 12,1 mm/macollo/día al pasar de 0 a 132 kg/ha. Las temperaturas registradas en esta estación ayudarían a magnificar esta tendencia a aumentar la tasa de elongación, por las características descritas por Lemaire and Agnusdei (1999) para *S. setigera* en cuanto su respuesta a la temperatura.

Cuadro Nº 15: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la tasa de elongación a la dosis de N (N kg/ha) para la estación de otoño.

	Coeficientes	D. Estandar	Probabilidad
Intercepto	0,6	0,06	$3,63 \cdot 10^{-9}$
Nitrógeno	0,001	$3,2 \cdot 10^{-4}$	$5,1 \cdot 10^{-3}$
R ²	0,36		
R ² ajustado	0,33		
Desvio Estándar	0,13		

4.2.11 TASA DE SENESCENCIA FOLIAR

El modelo de superficie de repuesta no detectó efectos significativos para los tratamientos de N y OF considerados sobre esta variable. En el cuadro Nº 16 se resumen los parámetros estadísticos obtenidos para la tasa de senescencia foliar.

Cuadro N° 16. Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de senescencia foliar para otoño, invierno y primavera

Parametro	Otoño	Invierno	Primavera
media (mm/°d)	0,22	0,18	0,18
desvio(mm/°d)	0,07	0,04	0,04
CV(%)	32,4	22,5	22,3
max(mm/°d)	0,36	0,32	0,27
min(mm/°d)	0,13	0,09	0,01

Como se aprecia, no se detectaron grandes diferencias para esta variable, tan sólo una pequeña tendencia de esta, a ser mayor en otoño. Lo cual, no estaría en desacuerdo con estudios realizados por Lemaire y Agnusdei (1999), que concluyen que, cualquier evento que aumente la tasa de elongación foliar y el largo final de hoja, tales como aumento en la temperatura o aplicaciones de nitrógeno, aumentarán la tasa de crecimiento de la pastura sin alterar la senescencia, siempre y cuando no nos encontremos ante restricciones hídricas y/o nutricionales importantes.

Se desprende del cuadro N° 16, la menor tasa de senescencia detectada en primavera respecto a la de otoño. Moraes et al.(1995) encontró en una situación de temperaturas crecientes como en primavera, que el balance entre crecimiento y senescencia foliar es positivo dado que la senescencia afecta apenas a las hojas de tamaño más reducido, emitidas en temperaturas mas bajas y no a aquellas que están siendo elaboradas. En una situación de temperatura decreciente como en otoño, la situación es inversa. Es de tener en cuenta el hecho de que la tasa de senescencia no sigue inmediatamente la misma tendencia que la tasa de elongación o el tamaño de hoja (Lemaire and Agnusdei, 1999), ya que esta está más asociada a la porción de tejido foliar formada anteriormente.

4.2.12 EXTENSION NETA.

Esta variable morfogénica, representa la diferencia entre el promedio de extensión y senescencia de las hojas por macollo. La misma, no ajusta al modelo de superficie de respuesta para otoño e invierno. Si ajustó para la estación de primavera.

Cuadro N° 17. Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de extensión neta foliar para otoño e invierno.

Parametro	Otoño	Invierno
Media (mm/GCD)	0,51	0,52
Desvio (mm/GCD)	0,16	0,09
CV (%)	31,27	18,1
Max (mm/GCD)	0,79	0,74
Min (mm/GCD)	0,24	0,32

4.2.12.1 OTOÑO

Para este periodo el modelo de superficie de respuesta muestra que la variable oscila entre 0,235 y 0,786 mm/ GCD con un promedio de 0,513 +/- 0,160 GCD, siendo su CV = 31,27%.

Al analizar el comportamiento de la extensión neta a oferta constante (OF = 9% PV) y variando la dosis de N (kg/ha), se observó que al incrementarse esta última en una unidad, existe una tendencia a aumentar la extensión neta en 0.02 mm/GCD; lo que indicaría un mayor crecimiento de la hoja en comparación con su senescencia.

Cuadro N° 18: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la extensión neta (mm/GCD) a la dosis de N (kg/ha) manteniendo la OF constante (OF 9 % PV) para otoño.

Parametro	Coeficientes	Desvio estandar	Probabilidad
Intercepto	0,32	0,11	0,08
Nitrógeno	0,02	0,0006	0,09
R ²	0,7		
R ² ajustado	0,5		
Desvio Estandar	0,1		

El efecto positivo de la aplicación de nitrógeno en la tasa de elongación foliar, ha sido comprobado por varios trabajos (Wilman y Wright, 1983; Pearse and Wilman, 1984; Azanza et al. 2004), y en este caso también, seguramente influido por temperaturas no limitantes para el crecimiento en esta estación. En definitiva, la disponibilidad del nutriente, incrementó la tasa de actividad en la planta, lo que se evidencia en el aumento en tamaño de lámina verde.

4.2.12.2 INVIERNO

Para invierno el modelo de superficie de respuesta muestra que la variable oscila entre 0,322 y 0,738 mm/ GCD con un promedio de 0,516 +/- 0,093 mm/°d, siendo su CV = 18,10%.

Al analizar la regresión lineal para esta estación se observó el mismo comportamiento que para el otoño, aumenta $1,3 \cdot 10^{-3}$ mm/GCD por cada incremento de una unidad en la dosis de N, manteniéndose constante la OF. Es lógico que la magnitud de este incremento sea menor que en la estación anterior, por las menores temperaturas. Inclusive, se reporta en algunos casos un aumento en la senescencia, por el agregado de nitrógeno, pero después de la tercera semana post aplicación (Pearse y Wilman, 1984; Wilman y Mares Martins, 1977). Durante el período comprendido por esas tres semanas después de la fertilización, las tasas de senescencia pueden descender. Situación que se puede haber dado en nuestro caso por la proximidad de las medidas con la fertilización invernal.

Cuadro N° 19: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la extensión neta (mm/GCD) a la dosis de N (N kg/ha) manteniendo la OF constante (OF 9 % PV) para invierno.

	Coeficiente	D. Estándar	Probabilidad
Intercepto	0,3	0,06	0,014
Nitrógeno	0,0013	0,0003	0,03
R ²	0,8		
R ² ajustado	0,8		
Desvio Estándar	0,07		

4.2.12.3 PRIMAVERA

La extensión neta ajustó al modelo de superficie de respuesta:

$$\hat{y} = 0,475 + 0,005F + 0,0046N + 0,0032OF^2 - 0,0004 N*OF - 3 \times 10^{-6} N^2 - 0,082 B$$

con $R^2 = 0,68$ ($Pr = 0,12$).

Presentando efectos significativos, la interacción N*OF, el efecto lineal del N y también el efecto bloque. El punto estacionario, con coordenadas $OF = 8,7 \%$ PV y $N = 152,5$ kg/ha, se encuentra dentro de la región experimental, con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 0,851$ mm/GCD. Las raíces características de la ecuación de regresión son: $\lambda_1 = 0,172$ y $\lambda_2 = -0,172$, indicando que la respuesta en el punto estacionario es de tipo mini-max o punto de silla, con un mínimo para OF y un máximo para N.

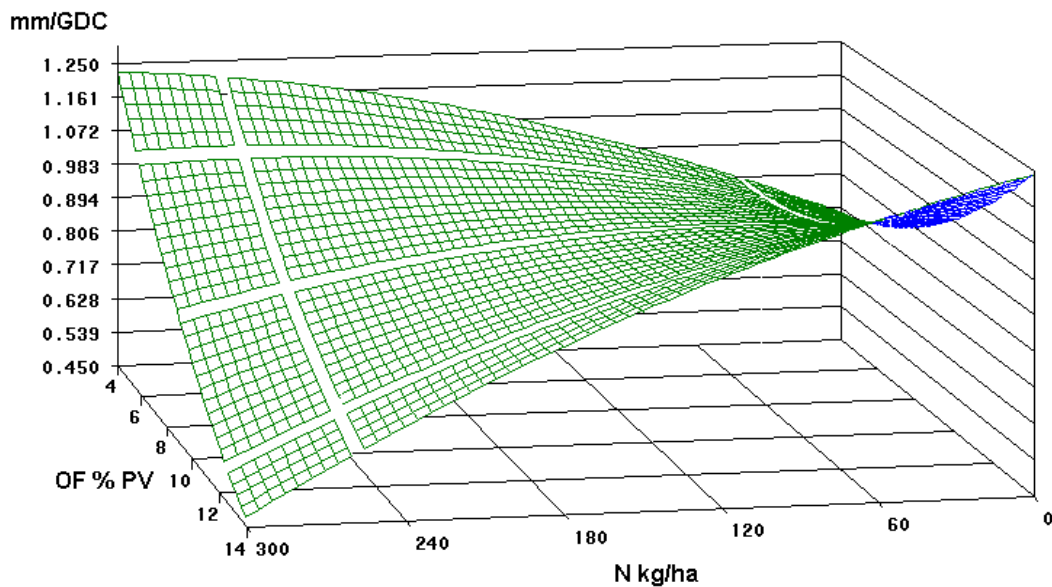


Figura 24: extensión neta (mm/GCD) según los niveles de N (kg/ha) y oferta de forraje (OF % PV) para los muestreos de primavera

Del análisis de la superficie de respuesta a través del ERM, para la amplitud de valores considerados para ambos factores en estudio, podemos observar que, la extensión neta aumenta al disminuir el N y aumentar la OF, registrándose un máximo estimado, para el rango en estudio, de 1,12 mm/GCD para OF= 14 %PV y N = 57 kg/ha.

Observando la gráfica se aprecia que existen dos extremos donde la extensión neta es positiva y de alta magnitud. Uno correspondería a valores altos de nitrógeno y bajos para OF, lo cual aparece como lógico si consideramos que varios estudios, coinciden en el aumento del flujo neto de tejido, a raíz de la fertilización nitrogenada y temperaturas optimas para el crecimiento, (Lemaire and Agnusdei, 1999; Gastal et al. 1992). Al aumentar la OF, comienza a disminuir la relación de las tasas de elongación y senescencia, precisamente por un aumento en esta ultima (Boggiano et al 2000). El otro

extremo, con altas tasas para esta variable, probablemente sea explicado por la necesidad de la planta de mantener una mayor cantidad de área foliar remanente, para lograr altas tasas de crecimiento, ante los bajos o nulos niveles de fertilización nitrogenada (Chapman et al. 1983).

4.2.13 PESO ESPECÍFICO

La variable en estudio ajustó para las estaciones de otoño e invierno, sin embargo esto no ocurrió en primavera.

4.2.13.1 OTOÑO

El modelo de superficie de respuesta en otoño ajusta de forma cuadrática para oferta y dosis de N, a su vez se encontró significancia al efecto lineal de la oferta, ajustándose el siguiente modelo:

$$\hat{y} = 0,097 - 7*10^{-3}OF + 1,2*10^{-4}N + 4,6*10^{-4}OF^2 - 8,76*10^{-6}N*F - 3,05*10^{-7}N^2 - 2,3*10^{-3}B;$$

con $R^2 = 0,8$ ($Pr = 0,028$)

El punto estacionario para el muestreo de otoño se encuentra dentro de la región de estudio con respuesta estimada $\hat{Y}_s = 0,072$ mg/mm y coordenadas $OF = 8,3$ % PV y $N = 71,49$ kg/ha. Las raíces de la ecuación de regresión son $\lambda_1 = 0,012$ y $\lambda_2 = -0,007$, indicando una respuesta de tipo punto de silla.

En la Figura 25 se observa una clara tendencia de disminución del peso específico al aumentar la fertilización nitrogenada independientemente de la OF, esto es debido principalmente a la variación de la composición tisular que presentan las plantas ante el agregado de este nutriente. En la situación de altas disponibilidades de nitrógeno las plantas son más voluminosas, con mayores contenidos de agua, con una mayor proporción de epidermis, parénquima esponjoso y clorenquima clorofiliano, siendo estos dos últimos, tejidos con un alto contenido de espacios intercelulares. De este modo son plantas de menor peso específico en comparación con situaciones de déficit de nitrógeno en donde existe una mayor compactación de los tejidos, con menores espacios intercelulares generando un mayor peso por milímetro de lámina. A su vez Lemaire (1997b) determinó que cuando la planta desarrolla hojas más grandes, un incremento proporcional de tejido estructural de la planta es necesario para mantener las láminas en posición erecta, lo que lleva a las observadas reducciones en el área específica (cm^2/gr) de la punta de la hoja hacia la base de esta.

Al analizar el ERMN se puede observar que la máxima respuesta se encuentra en $\hat{Y}_s = 0,086 \text{ mg/mm}$ con coordenadas $\text{OF} = 14,2 \text{ \% PV}$ y $\text{N} = 92,99 \text{ kg/ha}$.

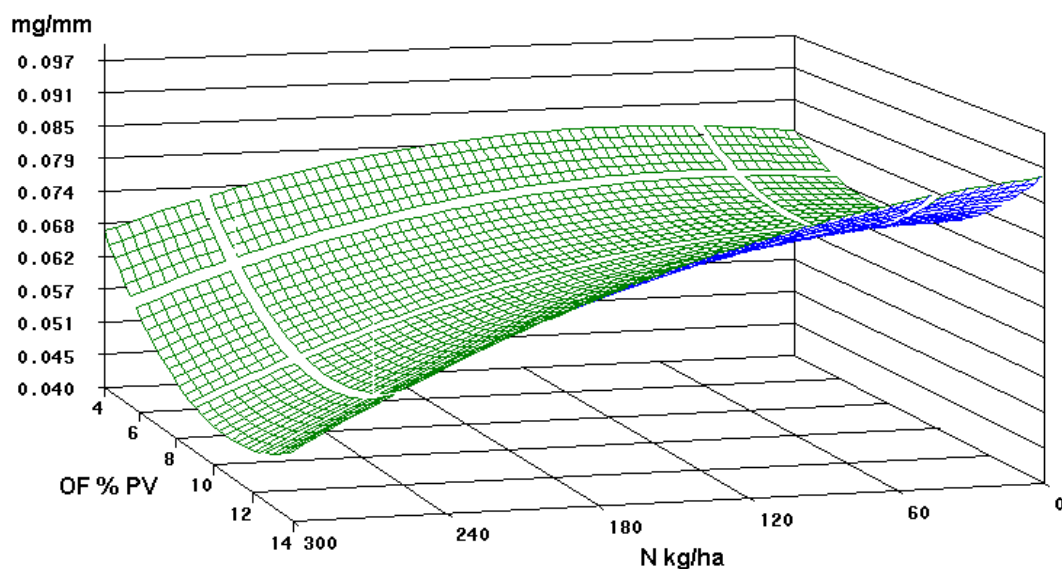


Figura 25: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el peso específico (mg/mm) de *Stipa setigera* en otoño.

4.2.13.2 INVIERNO

El modelo de superficie de respuesta ajusta de forma cuadrática para OF y también de forma lineal para este mismo factor, también se encontraron efectos significativos de bloque, siendo su ecuación la siguiente:

$$\hat{y} = 0,05 + 0,011OF + 1,9 \cdot 10^{-4}N - 7 \cdot 10^{-4}OF^2 - 8,1 \cdot 10^{-6}N \cdot F - 3,8 \cdot 10^{-7}N^2 - 0,005B$$

con $R^2 = 0,73$ (Pr= 0,073)

En esta estación el PE se encuentra dentro del rango de estudio, determinándose un valor estimado de $\hat{Y}_s = 0,10$ mg /mm, para valores de OF = 6,9% PV y N = -174,7 kg/ha. El punto de silla registrado en el PE esta marcado por las raíces $\lambda_1 = -0,007$ y $\lambda_2 = -0,018$.

La Figura 26 muestra que al aumentar la OF independientemente de la dosis de nitrógeno disminuye el peso específico. Resultados similares publicó Langer (1972), comparando los pesos específicos de hojas creciendo a diferentes intensidades de luz (hojas de sol vs. hojas de sombra). En situaciones de sombreado, las hojas de las gramíneas tenderían a ser más grandes pero más livianas.

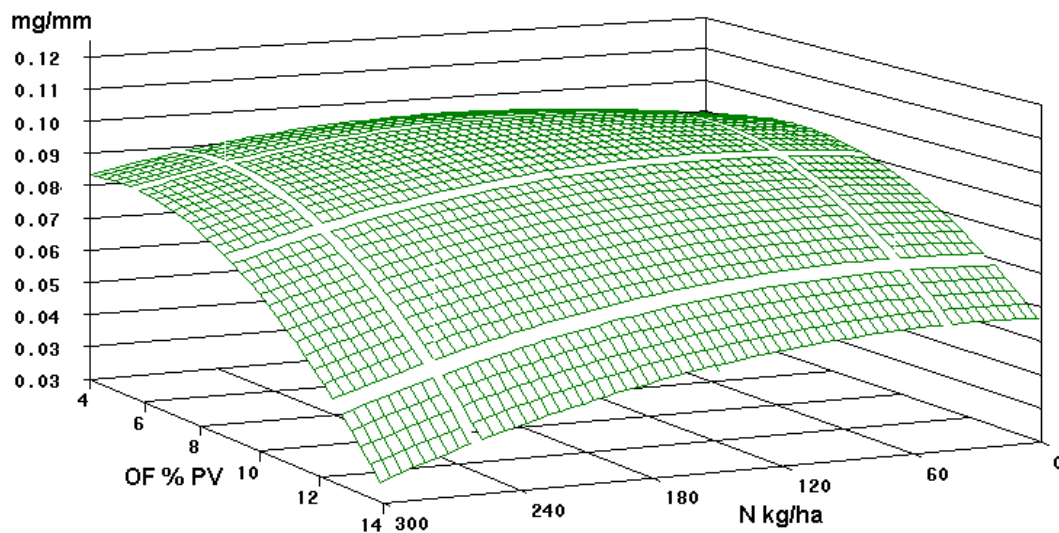


Figura 26: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el peso específico (mg/mm) de *Stipa setigera* en invierno.

Mediante la técnica del camino de máxima respuesta se observa que la variable responde de manera creciente a descensos en la OF y aumentos en las dosis de N, registrándose un máximo de 0,095 mg/mm con OF = 4,7 % PV y N = 296,3 kg/ha.

4.2.13.3 PRIMAVERA

El modelo determinó que la variable en estudio oscila entre 0,08 y 0,10 mg/mm con un promedio de 0,087 +/- 0,005 mg/mm, siendo su CV = 5,99%.

Al analizar la regresión lineal del peso específico en esta estación se observa un descenso del mismo al aumentar la dosis de N manteniendo constante la OF en 9%. Se presentan a continuación los coeficientes obtenidos a partir de esta regresión:

Cuadro N° 20: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del peso específico a la dosis de N para primavera

<i>Parametro</i>	<i>Coeficientes</i>	<i>D. Estándar</i>	<i>Probabilidad</i>
Intercepto	0,1	0,003	$6,61 \cdot 10^{-5}$
Nitrógeno	$-6,97 \cdot 10^{-5}$	1,72E-05	0,03
R ²	0,8		
R ² ajustado	0,8		
Desvio Estándar	0,004		

Por cada unidad de nitrógeno agregada, el peso específico disminuye $7 \cdot 10^{-5}$ mg/mm.

4.2.14 PRODUCCIÓN NETA DE LÁMINAS EN KG DE MS / HA/GCD

La superficie de respuesta para la producción de materia seca de láminas ajusto para las estaciones de otoño e invierno.

4.2.14.1. OTOÑO

Para esta estación el modelo detectó efectos de interacción entre los factores (N*OF), lineales para el nitrógeno y cuadráticos para OF,

El modelo estimado para la estación de otoño es el siguiente:

$$\hat{y} = 0,47 - 0,12OF + 0,004N + 0,009OF^2 - 3,2 \times 10^{-4}N*F - 4,0 \times 10^{-6}N^2 - 0,019B$$

con $R^2 = 0,76$ (Pr= 0.05)

Para otoño el punto estacionario se encuentra en la región estudiada, con respuesta estimada de $\hat{Y}_s = 0,252$ kgMs/ha/gd, para valores de OF = 9.22 %PV y N = 150,8 kg/ha. Se registra un punto de silla en el punto estacionario, con un mínimo para nitrógeno y un máximo para oferta, siendo sus raíces $\lambda_1 = 0,27$ y $\lambda_2 = -0,13$.

Al observar la Figura 27 se puede de ver que el comportamiento de producción de materia seca acompaña la respuesta que tiene la densidad de macollos en los tratamientos, evidenciando la importancia de este componente en la producción de materia seca. De este modo al aumentar la fertilización nitrogenada a bajas OF la producción de materia seca aumenta al igual que el numero de macollos (Figura 4). Estos resultados coinciden con los expuestos por Bemhaja (1994) en donde la producción de otoño es la que más responde al cambio en la disponibilidad del nutriente.

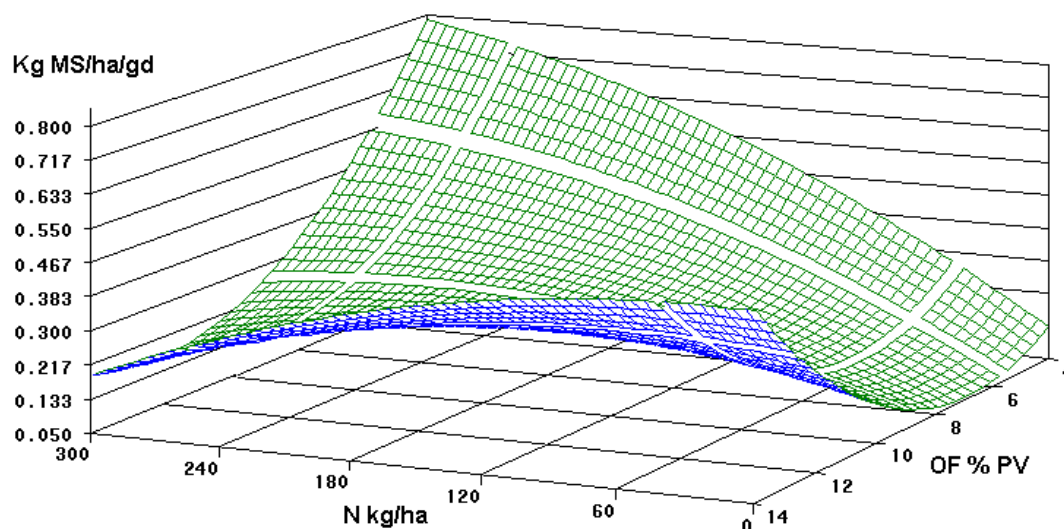


Figura 27: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la producción de materia seca de láminas por hectárea y por grado día de *Stipa setigera* en otoño.

Al analizar la técnica de máxima respuesta, se puede ver que aumentos en la dosis de nitrógeno y en la presión de pastoreo llevan al mayor aumento de la producción de materia seca, siendo el valor máximo estimado de 0,54 kgMS/ha/GDC, para niveles de oferta de 4,28 %PV y nitrógeno de 199,27 kg/ha.

4.2.14.2. INVIERNO

Analizando el modelo de superficie de respuesta para invierno se detectaron efectos significativos de interacción entre N y OF como también efectos cuadráticos para ambos factores en estudio, a su vez, hubo significancia en el efecto de bloques. El modelo ajustado que se obtuvo es el siguiente:

$$\hat{y} = -0,95 + 0,22OF + 0,01N - 0,009OF^2 - 5,7 \times 10^{-4}N*F - 1,51 \times 10^{-5}N^2 - 0,011B$$

con $R^2 = 0,82$ ($Pr = 0,02$)

El PE en la estación de invierno esta situado fuera del rango del experimento, siendo su valor estimado $\hat{Y}_s = 0,98$ kgMs/ha/gd, para valores de OF = 2,51 %PV y N = 307,61 kg/ha. La respuesta en este punto presenta un máximo, siendo sus raíces $\lambda_1 = -0,07$ y $\lambda_2 = -0,5..$

Se repite la misma situación en esta estación, siguiendo, la superficie de respuesta, un comportamiento similar a la de, densidad de macollos, de la misma estación (Figura 6). Claramente se observa que al aumentar la fertilización nitrogenada y la presión de pastoreo, existe una zona donde aumenta la producción de materia seca. En trabajos de Fernández Greco et al. (1995) también se observó esta tendencia, que presento valores óptimos para niveles de nitrógeno de 150 kg/ha en pasturas invernales. A su vez Mazzanti et al. (1994), encontraron igual tendencia con *Festuca arundinacea*, en las que los incrementos fueron del 39% para niveles de 90 kg/ha.

Observando el ERMR se puede ver similar repuesta que en la estación de otoño, pero con una tasa de aumento de la variable nitrógeno un tanto mayor, siendo el máximo estimado de 0,965 kgMS/ha/GCD, para niveles de oferta de 4,36 %PV y nitrógeno de 264,27 kg/ha

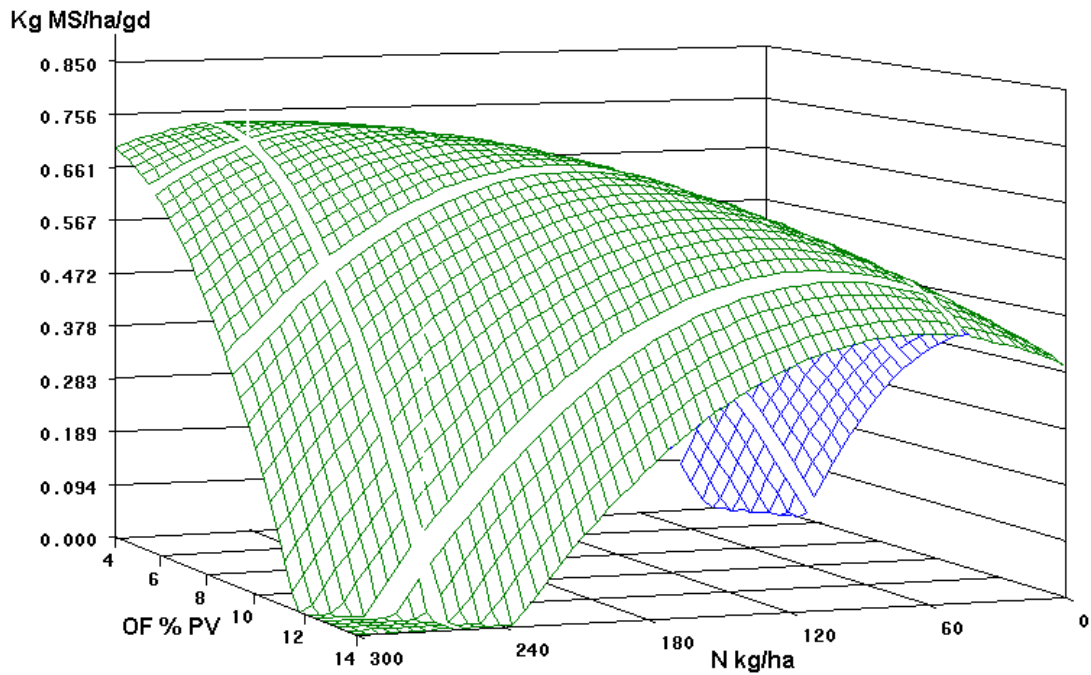


Figura 28: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la producción de materia seca de láminas por hectárea y por grado día de *Stipa setigera* en invierno.

4.2.14.3 PRIMAVERA

El modelo de superficie de respuesta no ajusta. La producción neta de láminas para esta estación, fue en promedio $0,946 \pm 0,25$ kgMs/ha/GCD, siendo su CV = 26,02%, determinándose un valor máximo de 1,36 kgMs/ha/GCD y un mínimo de 0,45 kgMs/ha/GCD.

Al analizar la regresión lineal se detectó que manteniendo constante la OF en 9%, disminuye la producción de materia seca en 0.07 kg/ha/GCD por cada incremento de una unidad en la dosis de N agregada. Esta tendencia también es explicada por Boggiano et al. (2000) en donde determina que para aumentar la tasa de acumulación de materia seca en la estación de mayor crecimiento de la pastura, el uso de altos niveles de N, exige niveles mayores

de utilización del forraje (OF menores). Los coeficientes que explican esta relación se presentan a continuación

Cuadro N° 21: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de producción de materia seca /ha/gd a la OF para primavera

<i>Parametro</i>	<i>Coeficientes</i>	<i>Desvío Estándar</i>	<i>Probabilidad</i>
Intercepto	1,5	0,3	0,02
Nitrógeno	-0,07	0,03	0,13
R ²	0,6		
R ² ajustado	0,45		
Desvío Estándar	0,24		

5. CONSIDERACIONES FINALES.

La realización de este experimento permitió conocer un poco más el potencial productivo de esta especie. De la cual, si bien se sospecha que es de buenas características forrajeras, no existe mucha información acerca de la misma en el país.

La utilización de la metodología de la superficie de respuesta permite estudiar las respuestas de un conjunto de variables, a una amplia gama de combinaciones de OF y dosis de N que de otra forma no serían posibles, en un único experimento. El mismo no apuntaba a la obtención de máximos y mínimos, sino a delimitar líneas de tendencias en las respuestas, las cuales pueden ser profundizadas. Por lo tanto surge de estas informaciones la necesidad de ampliar los estudios sobre esta y otras especies de las pasturas nativas.

Se observaron efectos e interacciones producidos por factores no controlables, como ser las diferentes condiciones climáticas de las distintas estaciones, principalmente, la temperatura. Es relevante también, mencionar el hecho que las prioridades de utilización del nitrógeno se modifican entre las estaciones del año o según el nivel de desarrollo de las estructuras.

Para la mayoría de las variables podemos afirmar que hubo un efecto de la interacción entre ambos factores que marcó el sentido de las mayores variaciones.

En la Figura N° 29 se aprecia la dependencia de los factores ambientales en la expresión de las variables morfogénicas. En el período comprendido por

nuestro estudio, el régimen hídrico no puede ser considerado como limitante, pero la temperatura sin duda influyó de forma muy importante en la expresión de las variables estudiadas.

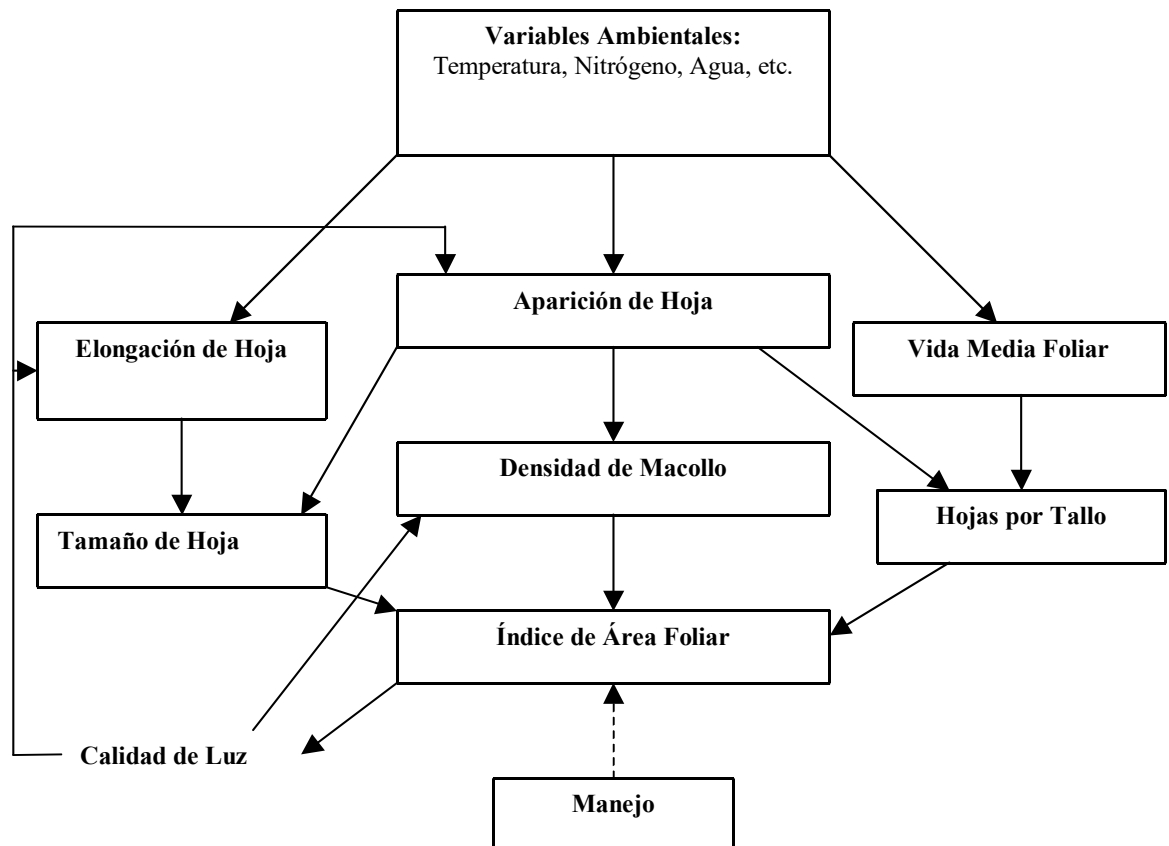


Figura N° 29. Relación entre las variables morfogénéticas y las características estructurales de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

La densidad de plantas de *S. setigera* aparenta ser favorecida, independientemente de la estación, con bajos niveles de fertilización nitrogenada y bajas asignaciones. Al observar el comportamiento de la

densidad de macollos la respuesta más notable de la variable se observaron hacia tratamientos con bajas asignaciones pero con altas dosis de nitrógeno, habiéndose detectado para la estación de invierno una posible combinación de tratamientos que la optimizaría en bajas asignaciones y altas dosis de fertilización, y en primavera un claro mínimo de la variable hacia tratamientos con altas dosis de N y altas OF.

La correlación positiva encontrada en primavera entre estas dos variables, que indica que ante el aumento de una se esperarían aumentos en la otra, daría a entender que la densidad de macollos tendría una alta dependencia del número de plantas, esto, si se repitiera el comportamiento encontrado en la estación de invierno; donde la tendencia sugiere que, el número de macollos por plantas se reduce hacia los tratamientos en los que el número de plantas es favorecido.

El comportamiento del peso de los macollos en otoño e invierno es creciente ante el agregado de nitrógeno al ser analizado a niveles de oferta medios. Este aumento en el peso sería el responsable de los aumentos de la producción de materia seca para otoño, mientras para invierno este aumento del peso no lograría compensar el descenso de la densidad de macollos llevando a disminuciones de la producción de materia seca, al aumentar las dosis de nitrógeno. Para primavera sería la oferta la que tendría efectos más claros sobre el peso de los macollos.

El modelo utilizado no encontró diferencias significativas para las variables, elongación foliar, tamaño de hoja, hojas por macollo y tasa de senescencia, que son fundamentales para la determinación de la estructura de la pastura. A pesar de que éstas, parecen estar afectadas por la fertilización

nitrogenada, las variaciones no siempre estuvieron acorde a lo esperado, para las dosis estudiadas. Sin embargo, sí se observó, una respuesta clara a la temperatura, sobre todo en lo que respecta a la tasa de elongación y el tamaño de hoja. Por lo tanto se puede concluir, que en primavera tendremos plantas con hojas más grandes, que logran su tamaño final en menos tiempo, con respecto a las formadas en otoño-invierno. Información que podría ser útil para minimizar las pérdidas de forraje cuando se debe planificar la estrategia de defoliación. En esta línea, es importante destacar, la respuesta positiva, al agregado de N, de la variable extensión neta, sobre todo en otoño e invierno, que podría indicar un aumento en la acumulación de forraje potencialmente cosechable.

A pesar de que parte de las diferencias observadas en el filocrón, a través de las diferentes estaciones, puede deberse al método de cálculo, se podría indicar una plasticidad morfogenética marcada, para esta especie y una tendencia a reducirse con la aplicación de nitrógeno. Pero sin duda, se requiere más evidencia para constatar este comportamiento.

Los aumentos en la producción de forraje, fueron acompañados por modificaciones de las características morfológicas y estructurales de la pastura y respondieron generalmente a la interacción entre los dos factores estudiados (N y OF). Resulta evidente la relación paralela encontrada, entre, la evolución del macollaje y la producción neta de láminas en kg de materia seca, poniendo de manifiesto la importancia del macollaje, sobre esta última; sobre todo para las estaciones de otoño e invierno. Igualmente, para la estación de primavera, se concluye que, cualquier factor que promueva el crecimiento y/o sombreado de la pastura sin una adecuada remoción, contribuye a disminuir la magnitud de ambas variables.

Los desajustes con los modelos teóricos probablemente estén asociados a las interacciones entre OF y N, necesitándose estudios adicionales para esclarecer estas relaciones.

Por último cabe resaltar la importancia de incluir estudios de este nivel de detalle para las evaluaciones de las pasturas naturales, tratando de comprender los mecanismos y las relaciones causales de las respuestas de las plantas para la construcción de modelos de utilización de las pasturas.

6. CONCLUSIONES

Es posible alterar las variables morfogénicas y poblacionales de *Stipa setigera* modificando las dosis de nitrógeno y la intensidad de pastoreo.

La producción de MS de *Stipa setigera* dentro de una comunidad vegetal (CN), fue modificada por las variaciones y/o diferentes combinaciones de los factores en estudio (N y OF), a través de la modificación de dichas variables.

Esta modificación estuvo mayormente asociada al número de macollos/m², la que a su vez estuvo principalmente explicada por los macollos por planta para invierno y por la densidad de plantas para primavera.

Esto se lograría con niveles de moderada a alta intensidad de pastoreo y altos niveles de fertilización (4-6 %PV y 180-250 kg N/ha).

7. RESUMEN

El presente trabajo tuvo lugar en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni de la Facultad de Agronomía, ubicada en el Km. 363 de la ruta nacional N°3, del departamento de Paysandú. El periodo de evaluación se extendió desde abril hasta diciembre del 2003, con el objetivo de estudiar la respuesta morfogénica y la producción de forraje de *Stipa setigera* sp. frente a diferentes dosis de fertilización nitrogenada y distintas ofertas de forraje. El experimento fue realizado en un campo natural virgen, fertilizado con 40 kg/ha de fósforo a inicios de otoño. El experimento fue conducido en un diseño experimental central compuesto rotacional (Cochran & Cox, 1957) de precisión uniforme, con dos factores a cinco niveles cada uno, siendo estos: nitrógeno (N) = 0, 44, 150, 256, 300 kg/ha de N y oferta de forraje (OF) = 4,0; 5,5; 9,0; 12,5 y 14 % de peso vivo(PV), que fueron distribuidos en 2 bloques. Las dosis de nitrógeno se dividen en cuatro aplicaciones iguales por pastoreo, de mediados de otoño a finales de invierno. Las parcelas se pastorean con ciclos de 50 días y periodos de descanso de 45 días, en las mismas se analizó la respuesta morfogénica y poblacional de *Stipa setigera* residente en la pastura natural. Las variables poblacionales estudiadas fueron: densidad de plantas (plantas/m²), densidad de macollos (macollos/m²), macollos por planta (macollos/planta) y peso de los macollos (mg/macollo) en los muestreos con círculos. A su vez se midió la densidad de plantas y macollos en los muestreos con los cuadrados fijos. Las variables morfogénicas estudiadas fueron 14, las mismas fueron analizadas a campo y en el laboratorio. A partir de estas mediciones obtuvimos como resultado que la densidad de plantas de *Stipa setigera* aparenta ser favorecida independientemente de la estación con bajos niveles de fertilización nitrogenada y bajas asignaciones. Al observar el comportamiento de la densidad de macollos las respuestas más notables de la variable se observaron

hacia tratamientos con bajas asignaciones pero con altas dosis de nitrógeno. A su vez el comportamiento del peso de los macollos en otoño e invierno es creciente ante el agregado de nitrógeno al ser analizado a niveles de oferta medios. Por otra parte, para la mayoría de las variables morfogénicas no podemos concluir que hubo un efecto claro de uno de los factores en estudio, sino más bien que la interacción entre ambos fue la que marcó el sentido de las mayores variaciones. No se observaron limitantes del punto de vista hídrico, pero sin lugar a dudas la temperatura influyó de forma muy importante en la expresión de las variables estudiadas, principalmente sobre la tasa de elongación y el tamaño de hoja. También podríamos indicar una disminución del filocrón al aumentar la disponibilidad de nitrógeno lo que demostraría una clara plasticidad de la especie. De igual manera la producción de materia seca tuvo una relación directa con el macollaje y estos respondieron generalmente frente a la interacción entre ambos factores (N y OF). Los trabajos de esta índole permiten un mayor conocimiento de las respuestas de las plantas para una mejor utilización de las pasturas.

8. SUMMARY

The present work was carried out in the Estación Experimental Mario A. Cassinoni of the Facultad de Agronomía, situated in the 363 km. of the N° 3 national route in the department of Paysandú. The period of evaluation extends from April to December of the year 2003, with the aim of study the morphogenetic response and forage yield of *Stipa setigera* sp., to different dose of nitrogen fertilization (N) and forages availability (OF). The experiment was conducted in a virgin native forage land, fertilized with 40 kg/ha of phosphorus at the beginning of fall. The experiment was arranged in a central rotational composed design (Cochran & Cox, 1957) of standardized precision, with two factors and five levels in each one, being nitrogen (N) = 0, 44, 150, 256, 300 kg/ha and forage availability (OF) = 4,0; 5,5; 9,0; 12,5 and 14 % of live weight, distributed into two blocks. Nitrogen dose was divided in four equal's applications after each grazing time, from middle autumn at the end of winter. The plots were grazing for 50 days and 45 days of interval between grazing, in those, was measure the morphogenetic and population response of the *Stipa setigera* in the native pasture. The population variables observed were: plant density (plantas/m²), tiller density (macollos/m²), tiller per plant (macollos/plantas) and tiller weight (mg/macollo) in the circumference sampling. Also, plant and tiller density were measured with the technique of the fixed square sampling. It were 14 the morphogenetic variables analyzed in the field and laboratory. Plant density of *Stipa setigera* seems to increase with both low levels of nitrogen and forage availability, regardless of season. Otherwise, tiller density increases by the application of high doses of nitrogen and low forages availability. Tillers appear to be heavier at the treatments with high nitrogen and average levels of forage availability, for autumn and winter. In the other hand, for the most of the morphogenetic variables it can't be concluded a clear effect of

one of the studied factors, but the interaction of both was the responsible for the most variations. There were no water deficiencies, but temperatures affected in an important way the expression of the studied variables, principally, the extension rate and size of the leaves. Also, a reduction in the filocrón was observed by the application of nitrogen. Dry matter yield was highly related with tillering and generally response to the interaction of both factors (N and OF). This kind of work make possible to increase knowledge about plant response which allow improving the pasture utilization.

9. BIBLIOGRAFÍA

ACOSTA, G.; AYALA TORALES, A.; ROSSI, J.L.; ACOSTA A. 2001. Cambios morfogénicos en una pastura fertilizada con nitrógeno en invierno. Revista Argentina de producción animal. 24º Congreso argentino de producción animal. Rafaela, Santa fe. Vol 21. Supl. 1. pp 126-127.

AGNUSDEI, M.G.; COLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A. 1994 Crecimiento y morfogénesis de especies nativas y naturalizadas de la pampa deprimida bonaerense. Revista Argentina de producción animal. 18º Congreso argentino de producción animal. Argentina. Vol. 14. Supl. 1. pp. 61-62.

-----, M.G.; COLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A. 1997. Análisis del crecimiento invernal de gramíneas de los pastizales de la pampa deprimida. Revista Argentina de producción animal. 21º Congreso argentino-2º Congreso uruguayo. Paysandú, Uruguay. Vol 17. Supl. 1. pp. 162-163.

-----, M.G.; MAZZANTI, A.; COLABELLI, M.; LABREVEUX, M. 1998. Fundamentos para el manejo del pastoreo de pastizales y pasturas cultivadas de la pampa húmeda bonaerense. Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA, Bs. As, Argentina. Boletín técnico N° 147. 15pp

-----, M.G.; COLABELLI, M.R.; FERNANDEZ GRECCO, R.C. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA, Bs. As, Argentina. Boletín técnico N° 152. 28p.

AYALA TORALES, A.; ROSSI, J.L.; ACOSTA, G.; DEREGIBUS, V.A.; GATTI, M.L. 1998. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la morfogénesis y la oferta invernal de forraje de gramíneas. Revista argentina de producción animal. 22º Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol. 18. Supl. 1. pp. 152.

AYALA, W.; CARAMBULA, M. 1994. Nitrógeno en campo natural. In: Nitrógeno en pasturas. INIA Tacuarembó. Serie técnica N° 51. pp. 33-42.

AZANZA, A; PANISSA, R. and RODRÍGUEZ, H., 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el periodo primaveral. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía, 79p.

BELANGER, G.; GASTAL, F. AND WAREMBOURG, F. R. 1992. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on partitioning in a sward of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). *Annals of botany*, Lusignan, vol. 70, p. 239-244.

BEMHAJA, M., 1994. Fertilización nitrogenada en sistemas ganaderos. In: *Nitrógeno en pasturas*. INIA Tacuarembó. Serie técnica N° 51. pp. 49-56.

BOGGIANO, P., 1990. Evaluación de 14 gramíneas perennes bajo pastoreo. In *II Seminario Nacional de Campo Natural*. Tacuarembó, Uruguay. pp.: 185-195.

-----; CADENAZZI, M.; MARASCHIN, E.; NABINGER, C.; RIBOLDI, J. 2000. Efecto de la fertilización nitrogenada y la oferta de forraje sobre las tasas estacionales de acumulo de materia seca en una pastura de río grande del sul. In *XVIII Reuniao do Grupo Tecnico en forrageiras do cone sul – Zona Campos..Paraná-Brasil*. pp.: 120-122.

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, Facultad de Agronomía. 171p.

BOX, G; WILSON K. 1951. On the experimental attainment of optimum conditions. *Jour. Roy. Stat. Soc. B*, 13,1-45.

BRISKE D.D., 1986. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. In: *Rangelands: A resource under siege* (eds. P.J. Joss, P.W. Lynch, O.B. Williams), Cambridge University Press, Sydney, pp. 425-427.

BURGOS DE ANDA, A. 1974. Efecto de la fertilización mineral NP en la producción de forraje de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 83p.

BUSTOS, J.; COLABELLI, M.; AGNUSDEI, M. 1998. Crecimiento de un pastizal natural de la pampa deprimida bonaerense bajo diferente disponibilidad de agua y nitrógeno 2. *Revista argentina de producción animal*. 22° Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp 124-125.

CAMPO, S.E.; MARINO, M.A.; LATTANZI, F.; AGNUSDEI, M. 1998. Crecimiento invierno-primaveral de cebadilla criolla y raygras anual *Revista argentina de producción animal*. 22° Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp 125-126.

CARAMBULA, M. 1977. Producción y manejo de pasturas sembradas. Editorial Hemisferio sur. Montevideo, Uruguay. 464p

-----, 1996. Pasturas naturales mejoradas. Editorial Hemisferio sur. Montevideo, Uruguay. 524p

CASTELLS, D. 1974. Fertilización de campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 86p.

CHAPMAN, D.; CLARK, D.; LAND, C. and DYMOCK, N. Leaf and tiller growth of *Lolium perenne* and *Agrostis* spp. and leaf appearance rates of *Trifolium repens* in set-stocked and rotationally grazed hill pastures. New Zealand of Agricultural Research, Palmerston North, vol. 26, p. 159-168, 1983.

COCHRAN, W.G. & COX, M.G. Experimental designs. 2nd ed. New York. John Wiley, 1957.

COLABELLI, M.; BUSTOS, J.; AGNUSDEI, M. 1998 Crecimiento de un pastizal natural de la pampa deprimida bonaerense bajo diferente disponibilidad de agua y nitrógeno 1. Revista argentina de producción animal. 22º Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol. 18. Supl. 1. pp. 123-124.

COSTA, M.; BATTISTA, J.; GREHAN, P. 1995. Distribución de la producción y calidad forrajera de la cebadilla chaqueña en vertisoles de entre ríos. Revista argentina de producción animal. 19º Congreso argentino de producción animal. Memorias XIVª. Mar Del plata, Argentina. Vol. 15. Nº 1. pp. 296-299.

DAVIES O (Ed.) 1954. Design and Análisis of Industrial experiments. Oliver and Boyd, Edimburgo, cap. 11.

DE BATTISTA, J.P.; COSTA, M.C. 1997. Efecto de la frecuencia de defoliación y la fertilización nitrogenada sobre la producción de *Bromus auleticus*. Revista argentina de producción animal. 21º Congreso argentino-2º Congreso uruguayo. Paysandú, Uruguay. Vol 17. Supl. 1. pp 122.

DEREGIBUS, V. A.; SANCHEZ, R.A. 1981. Influencia de la densidad del canopeo en el macollaje de gramíneas forrajeras. Producción Animal. Buenos Aires, Argentina. 8: 254-261.

DONAGHY, D. J., FULKERSON, W. J. 2002. The impact of defoliation frequency and nitrogen fertilizer application in spring on summer survival of perennial ryegrass under grazing in subtropical Australia. Grass and Forage Science, Burnie, vol. 57, p. 351-359.

DURAN, A. 1985. Los Suelos del Uruguay. Editorial Hemisferio Sur. 398p.

DURU, M., DUCROCQ H. AND FEUILLERAC, E. 1999. Effet du regime de defoliation et de l'azote sur le phyllocrone du dactyle. Compte Rendu de l'Academie des Sciences III, Castanet, vol. 322, p. 717-722 (in process citation).

FERNANDEZ GRECCO, R.C.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E. 1995. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento de forraje de un pastizal natural de la pampa deprimida bonaerense (argentina). Revista argentina de producción animal. 19º Congreso argentino de producción animal. Memorias XIVª. Mar Del plata, Argentina. Vol 15. Nº 1. pp 173-176.

GASTAL, F.; BELANGER, G. AND LEMAIRE, G. A model of the leaf extension rate of Tall Fescue in response to nitrogen and temperature. Annals of Botany, Lusignan, vol. 70, p. 437-442, 1992.

GONZALEZ, A.; QUEHEILLE, F.; GARCIA, A.; BOGGIANO, P.; ZANONIANI, R.; CADENAZZI M. 2004. Efecto de la oferta de forraje y fertilización nitrogenada sobre la densidad invernal de macollas por planta de *Stipa setigera* Presl. en un campo natural del Uruguay. In XX Reunión del grupo técnico regional del cono sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical- grupo campos. Salto-Uruguay. pp.: 266-267.

HODGSON, J, 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. J. Brit. Grassld. Soc.21:258-263.

----- . 1990. Grazing Management. Science into practice. Longman Scientific & Technical, Palmerston North, New Zealand. 203p.

HOLECHEK, J.; PIEPER, R and HERBEL, C. 1989. Range management. Principles and practices. New Jersey, 501p.

HOLMES, W. 1980. GRASS. Its producction and utilization. Blackwell Scientific Pubilcations. Oxford, England. p. 306.

HUNT, W. AND THOMAS, V. 1985. Growth and developmental responses of perennial ryegrass grown at constant temperature II. Influence of light and temperature on leaf, tiller and root appearance. Plant physiology, Palmerstone North, New Zealand, vol. 12, p. 69-76.

LABREVEUX, M.E.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI, M.R.; MAZZANTI, A.E. 1997. Crecimiento invernal de gramíneas forrajeras nativas e introducidas de la pampa húmeda Argentina. Revista argentina de producción animal. 21º Congreso argentino-2º Congreso uruguayo. Paysandú, Uruguay. Vol 17. Supl. 1. pp. 165-166.

-----, M.E.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI. 1998. Dinámica del recambio de hojas de tres gramíneas forrajeras de la pampa húmeda Argentina. Revista argentina de producción animal. 22º Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp. 120-121.

LANGER, R. H. M. 1972. How Grasses Grow. Edward Arnold Ltd., London. 60 pp.

LEMAIRE, G. 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: effet des facteurs climatiques. Thèse d'Etat, Université de Caen, France. 96p.

-----; CHAPMAN, D.F.. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In Hodgson, J.; Illius, A.W.(eds.) Ecology and management of grazing systems. Center for Agriculture and Biosciences International (CABI). U.K.. pp. 3-36.

-----, 1997a. Diagnosis of the nitrogen status in crops. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York. 239pp.

-----, 1997b The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In International symposium on animal production under grazing, Viçosa, Resumos... UFV, p. 117-144.

----- AND AGNUSDEI M. 1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In Simpósio internacional "Grassland Ecophysiology and Ecology", , Curitiba, p. 165-186.

MAZZANTI, A., LEMAIRES, G. AND GASTAL, 1994. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. Grass and Forage Science, Oxford, vol. 49, p. 111-120.

MAZZANTI, A. AND LEMAIRES, G., 1994. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed by sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilization. Grass and Forage Science, 49:353-359.

-----, A.; MARINO, M.A.; LATTANZI, F.; ECHEVERRIA, H. A.; ANDRADE, F. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad del forraje de avena y raigras anual en el sudeste bonaerense. Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA, Bs. As, Argentina. Boletín técnico N° 143. 28p.

MORAES, A.; MARASCHIN, G. E.; NABINGER, C., 1995. Pastagens nos ecossistemas de clima subtropical: pesquisas para o desenvolvimento sustentável. In XXXII Reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Brasília, Brasil. p. 147-200.

MOTAZEDIAN, I AND SHARROW, S. H., 1987. Persistence of a *Lolium perenne*-*Trifolium subterraneum* Pasture under Differing Defoliation Treatments. Journal OF Range Management 40(3).

MYERS, H., 1971. Response Surface Methodology. Allyn and Bacon, Inc. 231p.

PEARSE, P. AND WILMAN D. 1984. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. Journal of agriculture Science, Aberystwyth, vol. 103, p. 405-413.

PILBEAM, C. J. Effect of nitrogen supply on the growth and senescence of leaves of *Lolium perenne* with contrasting rates of leaf respiration. Annals of botany, Berkshire, vol. 70, p. 365-370, 1992.

RIBOLDI, J. ; DO NASCIMENTO, C. Metodología de superficie de resposta. Uma abordagem introdutoria. Porto Alegre, UFRGS., Instituto de Matemática, 1994, 84p. Cadernos de Matemática e estatística

RODRIGUEZ, A.; JACOBO, E.; DEREGIBUS, V.A. 1998. Modalidades de pastoreo: su impacto sobre la morfología de algunas especies clave del pastizal de la pampa deprimida. Revista argentina de producción animal. 22° Congreso argentino de producción animal. Río Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp 148-149.

RODRIGUEZ PALMA, R.M.; MAZZANTI, A.; AGNUSDEI, M.G.; FERNANDEZ GRECCO, R.C.; ALBANESE, P. 1997. Fertilización nitrogenada y productividad animal en pastizales de la pampa deprimida Argentina. Revista argentina de producción animal. 21° Congreso argentino-2° Congreso uruguayo. Paysandú, Uruguay. Vol 17. Supl. 1. pp 164.

-----, R.M.; AGNUSDEI, M.G.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E.;
ALBANESE, J.P. 1998a. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la pampa
deprimida bajo pastoreo 1. Crecimiento y forraje cosechable. Revista argentina
de producción animal. 22º Congreso argentino de producción animal. Río
Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp. 121-122.

-----, R.M.; AGNUSDEI, M.G.; MAZZANTI, A.; ECHEVERRIA, H.E.;
ALBANESE, J.P. 1998b. Fertilización nitrogenada en un pastizal de la pampa
deprimida bajo pastoreo 2. Eficiencia de utilización del crecimiento. Revista
argentina de producción animal. 22º Congreso argentino de producción animal.
Río Cuarto, Córdoba. Vol 18. Supl. 1. pp. 122-123.

-----, R.M. Ing. Agr. 1998c. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la
pampa deprimida: crecimiento y utilización del forraje bajo pastoreo de vacunos.
Tesis de postgrado. Estación experimental agropecuaria de Balcarce- INTA,
Balcarce. Universidad nacional de mar del plata, Argentina. 135pp.

ROMERO, L.A.; ARONNA, S. 2001. Renovación de pasturas: efecto de la
fertilización nitrogenada. Revista argentina de producción animal. 24º Congreso
argentino de producción animal. Rafaela, Santa fe. Vol 21. Supl. 1. pp 109-110.

ROSENGURTT, B. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 5ª
contribución. Gramíneas y leguminosas de Juan Jackson. Comportamiento en
el campo y en el cultivo. 452pp.

ROSENGURTT, B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas
de campos naturales en el Uruguay. Ed. UdelaR. 86pp.

SAS Institute Inc. 1996, SAS/STAT ®. Release 6.11 Copyright © 1989-1996 by
SAS Institute Inc.; Cary, NC, USA.

SKINNER, R. H. AND NELSON, C. J. 1994. Effect of tiller trimming on
phyllocron and tillering regulation during Tall Fescue development. Crop
Science, Saint Louis, vol. 34, p. 1267-1273.

THORNTON, B. AND MILLARD, 1997. P. Increased defoliation frequency
depletes remobilization of nitrogen for leaf growth in grasses. Annual of botany,
Craigiebuckler, Aberdeen, UK. Vol. 80, p. 89-95.

WHITEHEAD, D.C. 1995. Grassland nitrogen center for Agriculture and
Biosciences International. Wallingford, UK.. 397p.

WILMAN, D.; MARES MARTINS, V.M.. 1977. Senescence and death of herbage during periods of regrowth in ryegrass and red and white clover, and the effect of applied nitrogen. *Journal of Applied Ecology* 14: 615-620.

WILMAN; WRIGHT, P.T.. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts* 53(8):387-393.

Anexo 1. Balance hídrico seriado calculado para 78,7mm de capacidad de almacenamiento de agua en el suelo.

Balance Hídrico del suelo

Localidad: Paysandu Año: 2002-2003

Lámina: 78,7 mm.

Suelo: Brunosol Eutrico Típico

	Precip.	ETP	P - ETP	PPAA Vi=0	ALM		var ALM	ETR	D	E
						78,7	0			
Jun-02	23,2	60,3	-37,1	37,1	49,1	49,1	-29,6	52,8	7,5	0,0
Julio	83,4	61,8	21,6	0,0	70,7	70,7	21,6	61,8	0,0	0,0
Agosto	54,6	108,7	-54,1	54,1	35,6	35,6	-35,2	89,8	18,9	0,0
Setiembre	151	137,2	13,8	0,0	49,4	49,4	13,8	137,2	0,0	0,0
Octubre	111	157,8	-46,8	46,8	27,2	27,2	-22,1	133,1	24,7	0,0
Noviembre	266,8	193,4	73,4	0,0	100,6	78,7	51,5	193,4	0,0	21,9
Diciembre	109	200,5	-91,5	91,5	24,6	24,6	-54,1	163,1	37,4	0,0
Ene-03	52	237,9	-185,9	185,9	2,3	2,3	-22,3	74,3	163,6	0,0
Febrero	33,8	175,9	-142,1	142,1	0,4	0,4	-1,9	35,7	140,1	0,0
Marzo	195,6	147,3	48,3	0,0	48,7	48,7	48,3	147,3	0,0	0,0
Abril	231,4	115,2	116,3	0,0	164,9	78,7	30,0	115,2	0,0	86,2
Mayo	228,8	73,4	155,4	0,0	234,1	78,7	0,0	73,4	0,0	155,4
Junio	33,6	58,7	-25,1	25,1	57,2	57,2	-21,5	55,1	3,6	0,0
Julio	33,6	72,9	-39,3	39,3	34,7	34,7	-22,5	56,1	16,8	0,0
Agosto	184,6	88,3	96,4	0,0	131,0	78,7	44,0	88,3	0,0	52,3
Setiembre	80,4	149,4	-69,0	69,0	32,8	32,8	-45,9	126,3	23,0	0,0
Octubre	56,2	185,4	-129,2	129,2	6,3	6,3	-26,4	82,6	102,7	0,0
Noviembre	138,8	215,8	-77,0	77,0	2,4	2,4	-4,0	142,8	73,0	0,0
Diciembre	95,6	238,6	-143,0	143,0	0,4	0,4	-2,0	97,6	141,0	0,0

Anexo2. Propiedades químicas del suelo.

BRUNOSOL EUTRICO TIPICO Unidad San Manuel

	Prof.	%Ar	%Li	%Ac	%MO
A	10	35,1	29,7	35,2	7,0
AB	25	32,4	29,6	38	5,0
Bt	46	30,5	22,4	47,1	4,1

Fuente: Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay (Escala 1:1.000.000)

Anexo N°3. Valores de significancia de las variables demográficas que ajustaron al modelo de superficie de respuesta para las tres estaciones en los muestreos con los círculos.

OTOÑO	
	mac/m ²
Regresion	0,09
R ²	0,71
C.V. %	22,1
falta de ajuste	0,03
N	N.S.
OF	0,03
N ²	N.S.
OFN	0,101
OF ²	0,009
B	N.S.

INVIERNO			
	pl/m ²	mac/pl	mac/m ²
Regresion	0,02	0,082	0,044
R ²	0,84	0,73	0,78
C.V. %	17,35	24,2	20,73
falta de ajuste	0,0042	0,84	0,0002
N	0,006	0,005	0,007
OF	N.S.	N.S.	0,048
N ²	0,04	0,03	0,04
OFN	0,09	0,03	0,03
OF ²	N.S.	N.S.	0,095
B	N.S.	N.S.	0,11

PRIMAVERA		
	pl/m ²	mac/m ²
Regresion	0,02	0,005
R ²	0,82	0,76
C.V. %	15,7	19,55
falta de ajuste	0,85	0,62
N	0,05	N.S.
OF	0,08	0,07
N ²	0,06	N.S.
OFN	N.S.	N.S.
OF ²	N.S.	N.S.
B	0,004	0,02

Anexo N°4. Valores de significancia de las variables demográficas que ajustaron al modelo de superficie de respuesta para las tres estaciones en los muestreos con los cuadrados fijos.

OTOÑO		
	pl/m ²	mac/m ²
Regresión	0,006	0,0004
R ²	0,88	0,95
C.V. %	18,62	13,67
Falta de ajuste	0,11	0,63
N	0,03	0,0007
OF	N.S.	0,08
N ²	0,06	0,08
OFN	0,001	0,00005
OF ²	N.S.	0,03
B	0,04	0,002

INVIERNO		
	pl/m ²	mac/m ²
Regresión	0,002	0,014
R ²	0,91	0,84
C.V. %	12,27	19,8
Falta de ajuste	0,41	0,23
N	N.S.	N.S.
OF	N.S.	N.S.
N ²	0,002	0,06
OFN	0,002	0,003
OF ²	N.S.	0,08
B	0,07	N.S.

PRIMAVERA	
	pl/m ²
Regresión	0,02
R ²	0,82
C.V. %	17,45
Falta de ajuste	0,93
N	N.S.
OF	N.S.
N ²	N.S.
OFN	0,02
OF ²	N.S.
B	0,04

Anexo N°5. Valores de significancia de las variables morfogénicas (ancho en expansión, altura final y hojas completamente expandidas) que ajustaron al modelo de superficie de respuesta para otoño e invierno.

OTONO	
	ancho E
Regresión	0,042
R ²	0,78
C.V. %	7,9
Falta de ajuste	0,74
N	0,03
OF	0,08
N ²	N.S.
OFN	0,01
OF ²	0,01
B	N.S.

INVIERNO	
	alt. final
Regresión	0,052
R ²	0,76
C.V. %	7,15
Falta de ajuste	0,44
N	N.S.
OF	N.S.
N ²	0,076
OFN	N.S.
OF ²	N.S.
B	0,006

INVIERNO	
	Fce
Regresión	0,1
R ²	0,7
C.V. %	6,46
Falta de ajuste	0,18
N	0,065
OF	N.S.
N ²	N.S.
OFN	0,067
OF ²	N.S.
B	N.S.

Anexo N°6. Valores de significancia de las variables morfogénicas (filocrón, largo verde total y largo verde inicial) que ajustaron al modelo de superficie de respuesta para invierno y primavera.

INVIERNO	
	Filocrón
Regresión	0,04
R ²	0,78
C.V. %	3,93
Falta de ajuste	0,8
N	0,026
OF	0,09
N ²	0,02
OFN	N.S.
OF ²	0,08
B	0,055

PRIMAVERA	
	Filocrón
Regresión	0,09
R ²	0,71
C.V. %	0,36
Falta de ajuste	0,35
N	0,026
OF	N.S.
N ²	N.S.
OFN	0,09
OF ²	N.S.
B	0,073

PRIMAVERA		
	Lvt	Lvi
Regresión	0,1	0,088
R ²	0,7	0,72
C.V. %	11,17	14,15
falta de ajuste	0,33	0,36
N	N.S.	N.S.
OF	N.S.	N.S.
N ²	N.S.	N.S.
OFN	N.S.	N.S.
OF ²	N.S.	N.S.
B	N.S.	N.S.

Anexo N°7. Valores de significancia de las variables morfogénicas (tasa de senescencia total, peso específico y producción de materia seca de lamina) que ajustaron al modelo de superficie de respuesta para otoño e invierno.

OTOÑO		
	mg/mm	kgMS/ha/GCD
Regresión	0,028	0,055
R ²	0,8	0,76
C.V. %	7,08	31
Falta de ajuste	0,06	0,15
N	N.S.	0,022
OF	0,04	0,059
N ²	N.S.	N.S.
OFN	N.S.	0,032
OF ²	0,017	0,012
B	N.S.	N.S.

INVIERNO	
	TST
Regresión	0,09
R ²	0,72
C.V. %	22,45
Falta de ajuste	0,7
N	N.S.
OF	N.S.
N ²	0,07
OFN	N.S.
OF ²	N.S.
B	0,015

INVIERNO		
	mg/mm	kgMS/ha/GCD
Regresión	0,073	0,02
R ²	0,73	0,82
C.V. %	10,36	24,9
Falta de ajuste	0,07	0,28
N	N.S.	0,004
OF	0,091	0,05
N ²	N.S.	0,022
OFN	N.S.	0,032
OF ²	0,046	0,09
B	0,076	0,04

Anexo N°8. Valores de significancia de las variables morfogénicas (extensión neta y longitud media de lamina) que ajustaron al modelo de superficie de respuesta en primavera.

PRIMAVERA	
	Ext. Neta
Regresión	0,12
R ²	0,68
C.V. %	13,94
Falta de ajuste	0,3
N	0,04
OF	N.S.
N ²	N.S.
OFN	0,039
OF ²	N.S.
B	0,037

PRIMAVERA	
	Long. X de lamina
Regresión	0,082
R ²	0,72
C.V. %	11,36
Falta de ajuste	0,54
N	N.S.
OF	N.S.
N ²	N.S.
OFN	N.S.
OF ²	N.S.
B	N.S.

Anexo 9. Suma de cuadrados y padrón de desvíos (test de coeficientes) para las variables demográficas macollos/m² en otoño (mac/ m²o), plantas/m² en invierno (pl/m²i), macollos/ planta en invierno (mac/pli), macollos/m² en invierno (mac/ m²i), plantas/m² en primavera (pl/m²p) y macollos/m² en primavera (mac/ m²p) de los muestreos con círculos.

Causas de variacion	gl	S.C. mac/m ² o	S.C. pl/m ² i	S.C. mac/pli	S.C. mac/m ² i	S.C. pl/m ² p	S.C. mac/m ² p
Regresión total	6	531833***	8501**	239,41***	1337741	11354**	1457239***
R. lineal	2	5706,7	5491,9*	47,38	317103	2924,8***	579107***
R. cuadratica	2	386063**	1555,9***	94,63***	202448	2206,3	234417
Prod. Cruzado	1	108570***	900	90,25**	562500***	380,25	1
Covariable	1	31493	553,14	7,14	255690	5842,6*	643715**
R²		0,71	0,84	0,73	0,55	0,82	0,76
ERROR TOTAL	7	214423	1616,4	90,3	1073711	2511,5	445806
Falta de ajuste	3	188416**	1539,74*	15,63	521847	398,8	146719
Efectos medios							
OF	3	498838**	3049,4**	96	907058	3578,6***	739245***
N	3	114175	5777,3*	229,3**	751842	2463,6	90813
Test de coeficientes		S.D. mac/m ² o	S.D. pl/m ² i	S.D. mac/pli	S.D. mac/m ² i	S.D. pl/m ² p	S.D. mac/m ² p
Intercepto	1	545,1**	47,33*	11,19	1219,8	58,99*	786*
OF	1	101,2**	8,79	2,07	226,5	10,95***	145,9***
N	1	2,8	0,24*	0,06*	6,25***	0,3***	4,03
OF*OF	1	5,2*	0,45	0,1	11,6	0,6	7,5
N*OF	1	0,23***	0,02***	0,005**	0,52***	0,02	0,34
N*N	1	0,006	0,0005**	0,0001**	0,013	0,0006***	0,008
Bloque	1	46,77	4,06	0,96	104,7	5,1*	67,45**

significancia a: *1%, **5% y ***10% de probabilidad

Anexo 10. Suma de cuadrados y padrón de desvíos (test de coeficientes) para las variables demográficas plantas/m² en otoño (pl/ m²o), macollos/m² en otoño (mac/m²o), plantas/m² en invierno (pl/m²i), macollos/m² en invierno (mac/m²i), plantas/m² en primavera (pl/m²p) de los muestreos con los cuadrados fijos.

Causas de variacion	gl	S.C. pl/m ² o	S.C. mac/m ² o	S.C. pl/m ² i	S.C. mac/m ² i	S.C. pl/m ² p
Regresión total	6	52914*	11238073*	34434*	10845689**	30432**
R. lineal	2	4398,1	1075773**	8947,4*	2351064***	9945,3**
R. cuadratica	2	7646,46***	948294**	12793*	2433285***	5659,5
Prod. Cruzado	1	34225*	7290000*	10506*	5593225*	9025**
Covariable	1	6444,64**	1924007*	2187,5***	468114	5801,8**
R²		0,88	0,94	0,91	0,84	0,82
ERROR TOTAL	7	7223,25	613470	3296,6	1983904	6398,8
Falta de ajuste	3	5406,6	199903	1579,9	1231671	565,5
Efectos medios						
OF	3	40715*	9019607*	12547*	9021438*	12620**
N	3	40369*	7658685*	30798*	7148540*	21498**
Test de coeficientes		S.D. pl/m ² o	S.D. mac/m ² o	S.D. pl/m ² i	S.D. mac/m ² i	S.D. pl/m ² p
Intercepto	1	100,05	922,03	67,6**	1658,1	94,17
OF	1	18,58	171,2	12,5	307,9	17,5
N	1	0,513**	4,72*	0,35	8,5	0,5
OF*OF	1	0,95	8,76**	0,64	15,75***	0,89
N*OF	1	0,04*	0,4*	0,03*	0,72*	0,04**
N*N	1	0,001***	0,009***	0,0007*	0,02***	0,001
Bloque	1	8,58**	79,12*	5,8***	142,3	8,08**

significancia a: *1%, **5% y ***10% de probabilidad

Anexo 11. Suma de cuadrados y padrón de desvíos (test de coeficientes) para las variables morfogenicas altura final de invierno (alt. Final inv), ancho en expansión de otoño (ancho E oto), filocron de invierno (filocron inv), filocron de primavera (filocron prim), hojas completamente expandidas de invierno (Fce inv) y largo verde total de primavera (Lvt prim).

Causas de variacion	gl	S.C. alt. Final inv	S.C. ancho E oto	S.C. filocron inv	S.C. filocron prim	S.C. Fce inv	S.C. Lvt prim
Regresión total	6	17,76***	0,63**	2010,1**	15153***	0,09	9103,5
R. lineal	2	0,13	0,032	658,3***	5886,8***	0,04***	5729,1**
R. cuadratica	2	3,55	0,28**	915,25**	2038,8	0,02	2329,2
Prod. Cruzado	1	2,56	0,3**	24,01	3329,3***	0,02***	1007,5
Covariable	1	11,52*	0,018	412,6***	3897,8***	0,002	37,7
R²		0,76	0,78	0,78	0,71	0,71	0,7
ERROR TOTAL	7	5,5	0,18	553,6	6138,6	0,04	3884,1
Falta de ajuste	3	2,5	0,044	109,1	3182,6	0,02	2086,6
Efectos medios							
OF	3	2,7	0,61**	366,67	6307,4	0,04	7849,7**
N	3	6,02	0,3**	1324,3**	8270,4***	0,07***	2414,9
Test de coeficientes		S.D. alt. Final inv	S.D. ancho E oto	S.D. filocron inv	S.D. filocron prim	S.D. Fce inv	S.D. Lvt prim
Intercepto	1	2,75*	0,49*	27,7*	92,2*	0,22*	73,4**
OF	1	0,51	0,092***	5,14***	17,1	0,04	13,6
N	1	0,014	0,002**	0,14**	0,47**	0,001***	0,4
OF*OF	1	0,03	0,005**	0,26***	0,88	0,002	0,7
N*OF	1	0,001	0,0002**	0,012	0,04***	0,0001	0,03
N*N	1	0,00003***	0,000005	0,0003**	0,001	0,0001***	0,0008
Bloque	1	0,24*	0,042	2,38	7,9***	0,02	6,3

significancia a: *1%, **5% y ***10% de probabilidad

Anexo 12. Suma de cuadrados y padrón de desvíos (test de coeficientes) para las variables morfogénicas largo verde inicial de primavera (Lvi prim), tasa de senescencia total de invierno (TST inv), peso específico de otoño (mg/mm oto) y producción de materia seca de lámina de otoño (kgms/ha/gcd oto).

Causas de variación	gl	S.C. Lvi prim	S.C. TST inv	S.C. mg/mm oto	S.C.kgms/ha/gcd oto
Regresión total	6	7412,3***	0,03***	0,0007**	0,18***
R. lineal	2	4795,8**	0,005	0,0003**	0,002
R. cuadrática	2	2242,8	0,008	0,0004**	0,11**
Prod. Cruzado	1	74,6	0,0002	0,00004	0,06**
Covariable	1	299,1	0,017**	0,00007	0,005
R²		0,72	0,72	0,8	0,76
ERROR TOTAL	7	2877,7	0,01	0,0002	0,06
Falta de ajuste	3	1468,9	0,003	0,0001***	0,04
Efectos medios					
OF	3	5859,1**	0,0006	0,0003***	0,15**
N	3	1512,9	0,012	0,0004**	0,07
Test de coeficientes		S.D. Lvi prim	S.D. TST inv	S.D. mg/mm oto	S.D.kgms/ha/gcd oto
Intercepto	1	63,1**	0,13	0,016*	0,28
OF	1	11,7	0,02	0,003**	0,05***
N	1	0,3	0,0006	0,00008	0,001**
OF*OF	1	0,6	0,001	0,0001**	0,003**
N*OF	1	0,03	0,00005	0,000007	0,0001**
N*N	1	0,0007	0,000001***	0,0000002	0,000003
Bloque	1	5,4	0,01**	0,001	0,02

significancia a: *1%, **5% y ***10% de probabilidad

Anexo 13. Suma de cuadrados y padrón de desvíos (test de coeficientes) para las variables morfogenicas peso específico de invierno (mg/mm inv), producción de materia seca de lámina de invierno (kgms/ha/gcd inv), extensión neta de primavera (Ext neta prim) y longitud media de lamina (long X lamina prim).

Causas de variacion	gl	S.C. mg/mm inv	S.C.kgms/ha/gcd inv	S.C. Ext neta prim	S.C. long. X lamina prim
Regresión total	6	0,002***	0,66	0,2	1470,8***
R. lineal	2	0,0007***	0,2	0,0019	998,5**
R. cuadratica	2	0,0006***	0,12	0,03	230,9
Prod. Cruzado	1	0,00004	0,18***	0,09**	237,2
Covariable	1	0,0004***	0,16***	0,09**	4,23
R²		0,73	0,82	0,68	0,72
ERROR TOTAL	7	0,0006	0,31	0,1	552,7
Falta de ajuste	3	0,0005***	0,1	0,05	211,3
Efectos medios					
OF	3	0,001**	0,3	0,1	1266**
N	3	0,0002	0,38	0,1	456,7
Test de coeficientes		S.D. mg/mm inv	S.D.kgms/ha/gcd inv	S.D. Ext neta prim	S.C. long. X lamina prim
Intercepto	1	0,03	0,65	0,37	27,7***
OF	1	0,005***	0,12	0,07	5,14
N	1	0,0001	0,003**	0,002**	0,14
OF*OF	1	0,0003**	0,006	0,003	0,26
N*OF	1	0,00001	0,0003***	0,0002**	0,012
N*N	1	0,0000003	0,000007	0,000004	0,0003
Bloque	1	0,002***	0,05***	0,03**	2,4

significancia a: *1%, **5% y ***10% de probabilidad

Anexo 14. Análisis de varianza de la regresión lineal para tasa de elongación de otoño.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	0,184	0,184	10,182	0,005
Residuos	18	0,325	0,018		
Total	19	0,509			

Anexo 15. Análisis de varianza de la regresión lineal para extensión neta de otoño.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	0,1	0,1	5,822	0,095
Residuos	3	0,052	0,017		
Total	4	0,152			

Anexo 16. Análisis de varianza de la regresión lineal para peso específico de primavera.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	0,00022	0,00022	16,458	0,027
Residuos	3	0,00004	0,000013		
Total	4	0,00026			

Anexo 17. Análisis de varianza de la regresión lineal para altura inicial de vaina de otoño.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	7,03	7,03	6,9	0,08
Residuos	3	3,04	1,01		
Total	4	10,07			

Anexo 18. Análisis de varianza de la regresión lineal para altura inicial de vaina de primavera.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	45,5	45,5	7,2	0,07
Residuos	3	19	6,3		
Total	4	64,5			

Anexo 19. Análisis de varianza de la regresión lineal para largo de hoja completamente expandida en primavera.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	768,6	768,6	5,1	0,11
Residuos	3	452,29	150,76		
Total	4	1220,89			

Anexo 20. Análisis de varianza de la regresión lineal para producción de materia seca de lámina de primavera.

ANALISIS DE VARIANZA					
	<i>G.L.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>V.C. de F.</i>
Regresión	1	0,261	0,261	4,249	0,131
Residuos	3	0,184	0,061		
Total	4	0,445			

LISTA DE GRAFICAS

Figura 1. Configuración geométrica del delineamiento central compuesto, utilizado en el experimento.....	43
Figura 2. Respuesta otoñal de la densidad de plantas (plantas / m ²) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV.....	55
Figura 3: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas / m ²) de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	57
Figura 4: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m ²) de <i>Stipa setigera</i> , en primavera.....	59
Figura 5: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y fertilización nitrogenada (N kg/ha) sobre la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en otoño.	61
Figura 6: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	63
Figura 7: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en primavera.....	65
Figura 8: Relación entre la densidad de plantas (nº plantas/m ²) y la densidad de macollos (nº macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> para las combinaciones de los niveles de OF y de N en primavera. Los pares de números representan el nivel de fertilización nitrogenada y la OF % PV. Los puntos sin valores (sin color) corresponden a los tratamientos de los puntos centrales con OF = 9,0 % PV y N = 150 kg/ha.....	66
Figura 9: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y del nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en el número de macollos por plantas (macollos / plantas) de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	69
Figura 10: Respuesta otoñal del peso de macollos(gramos / macollo) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV..	71
Figura 11: Respuesta invernal del peso de macollos(gramos / macollo) al agregado de N (N kg/ ha) para una oferta de forraje constante de 9 % de PV..	72
Figura 12: Respuesta primaveral del peso de macollos(gramos / macollo) a distintos niveles de oferta de forraje (OF % PV) para una dosis de N constante de 150 kg/ha.....	73

Figura 13: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en otoño medido a través de cuadrado fijo.....	75
Figura 14: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en invierno medido a través del cuadrado fijo.....	76
Figura 15: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de plantas (plantas/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en primavera, medido a través del cuadrado fijo.....	78
Figura 16: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en otoño medido a través de cuadrado fijo.....	80
Figura 17: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> en invierno medido a través de cuadrado fijo.....	82
Figura 18: Efecto de la oferta de forraje (OF % PV) y el nivel de fertilización nitrogenada (N kg/ha) en la evolución de la densidad de macollos (macollos/m ²) de <i>Stipa setigera</i> de otoño a primavera, medido a través de cuadrado fijo..	84
Figura 19: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el ancho de lámina (mm) de <i>Stipa setigera</i> en otoño.....	86
Figura 20: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el ancho de lámina de hoja completamente expandida (mm) de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	89
Figura N° 21: Efecto de la fertilización nitrogenada (N kg/ha) y la OF de forraje (OF % PV) sobre la longitud media de lámina (mm) para primavera.....	96
Figura 22: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la altura de la vaina al fin del periodo de medición de <i>Stipa setigera</i> para invierno.....	101
Figura 23. Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el filocrón de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	104
Figura 24: extensión neta (mm/GDC) según los niveles de N (kg/ha) y oferta de forraje (OF % PV) para los muestreos de primavera.....	113
Figura 25: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el peso específico (mg/mm) de <i>Stipa setigera</i> en otoño.....	116
Figura 26: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en el peso específico (mg/mm) de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	117
Figura 27: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la producción de materia seca de láminas por hectárea y por grado día de <i>Stipa setigera</i> en otoño.....	120

Figura 28: Efecto de la oferta de forraje y el nivel de fertilización nitrogenada en la producción de materia seca de láminas por hectárea y por grado día de <i>Stipa setigera</i> en invierno.....	122
--	-----

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA.....	3
2.1 INTRODUCCIÓN.....	3
2.2 EFECTO DEL NITRÓGENO.....	4
2.2.1 SOBRE LA DENSIDAD DE PLANTAS.....	5
2.2.2 SOBRE LA DENSIDAD DE MACOLLOS.....	7
2.2.3 SOBRE EL TAMAÑO DE HOJA.....	9
2.2.4 SOBRE EL NUMERO DE HOJAS.....	10
2.2.5 SOBRE EL FILOCRÓN.....	11
2.2.6 SOBRE LA TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR.....	12
2.2.7 SOBRE LA TASA DE SENESCENCIA.....	14
2.2.8 SOBRE EL PESO ESPECIFICO.....	15
2.2.9 SOBRE LA PRODUCCIÓN DE MATERIA SECA.....	16
2.3 EFECTO DE LA DEFOLIACION.....	18
2.3.1 SOBRE LA DENSIDAD DE PLANTAS.....	21
2.3.2 SOBRE LA DENSIDAD DE MACOLLOS.....	23
2.3.3 SOBRE EL TAMAÑO Y PESO DE LA LÁMINA.....	26
2.3.4 SOBRE LA TASA DE APARICIÓN DE HOJAS.....	27
2.3.5 SOBRE LA TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR.....	28
2.3.6 SOBRE LA VIDA MEDIA FOLIAR.....	29
2.3.7 SOBRE LA PRODUCCIÓN DE MATERIA SECA.....	30
2.4 EFECTO DE LA TEMPERATURA.....	32
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	37
3.1 LOCALIZACIÓN.....	37
3.2 CLIMA Y SUELO.....	37
3.3 HISTORIA DEL ÁREA.....	38
3.4 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	38
3.5 DISTRIBUCION DEL AREA EXPERIMENTAL.....	43
3.6 PERIODO EXPERIMENTAL.....	44
3.7 CONDUCCIÓN DEL EXPERIMENTO.....	44

3.7.1 FERTILIZACIÓN.....	44
3.7.2 PASTOREOS.....	44
3.8 MEDICIONES EN LA PASTURA.....	45
3.8.1 MEDICIONES EN MACOLLOS MARCADOS.....	45
3.8.1.1 NÚMERO DE HOJAS EXPANDIDAS.....	45
3.8.1.2 LONGITUD MEDIA DE LÁMINA.....	46
3.8.1.3 LONGITUD FINAL DE LÁMINA.....	46
3.8.1.4 TASA DE APARICIÓN DE HOJAS (TAH).....	46
3.8.1.5 TASA DE EXTENSIÓN FOLIAR POR MACOLLO.....	46
3.8.1.6 TASA DE SENESCENCIA FOLIAR POR MACOLLO.....	47
3.8.1.7 ALTURA DE VAINA.....	47
3.8.2 MUESTREO DEMOGRAFICO.....	47
3.8.2.1 DENSIDAD Y PESO DE MACOLLOS.....	47
3.8.2.2 ANCHO DE LÁMINA Y PESO ESPECIFICO.....	48
3.8.2.3 PRODUCCIÓN NETA DE LÁMINAS EN KG DE MS / HA/ GCD....	48
3.8.3 MUESTREO DE DINAMICA POBLACIONAL.....	48
3.9 ANÁLISIS ESTADISTICO.....	49
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	54
4.1 VARIABLES ESTRUCTURALES.....	54
4.1.1 MUESTREO DEMOGRAFICO.....	54
4.1.1.1 DENSIDAD DE PLANTAS.....	54
4.1.1.1.1 Otoño.....	54
4.1.1.1.2 Invierno.....	55
4.1.1.1.3 Primavera.....	57
4.1.1.2. DENSIDAD DE MACOLLOS.....	59
4.1.1.2.1. Otoño.....	59
4.1.1.2.2. Invierno.....	61
4.1.1.2.3. Primavera.....	64
4.1.1.3 MACOLLOS POR PLANTA.....	66
4.1.1.3.1 Invierno.....	67

4.1.1.4 PESO DE LOS MACOLLOS.....	69
4.1.1.4.1 Otoño.....	70
4.1.1.4.2 Invierno.....	71
4.1.1.4.3 Primavera.....	72
4.1.2 MUESTREO DE DINAMICA POBLACIONAL.....	73
4.1.2.1.DENSIDAD DE PLANTAS.....	73
4.1.2.1.1. Otoño.....	74
4.1.2.1.2. Invierno.....	75
4.1.2.1.3. Primavera.....	77
4.1.2.2 DENSIDAD DE MACOLLOS.....	78
4.1.2.2.1. Otoño.....	79
4.1.2.2.2. Invierno.....	80
4.1.2.2.3. Primavera:.....	82
4.1.2.3 EVOLUCIÓN DEL NÚMERO DE MACOLLOS DE OTOÑO A PRIMAVERA.....	82
4.2 VARIABLES MORFOGÉNICAS.....	85
4.2.1 ANCHO DE HOJA EN EXPANSIÓN.....	85
4.2.1.1 OTOÑO.....	85
4.2.1.2 INVIERNO.....	87
4.2.1.3 PRIMAVERA.....	87
4.2.2 ANCHO DE HOJA COMPLETAMENTE EXPANDIDA.....	87
4.2.2.1 OTOÑO.....	87
4.2.2.2 INVIERNO.....	88
4.2.2.3 PRIMAVERA.....	89
4.2.3 NUMERO DE HOJAS.....	90
4.2.3.1 OTOÑO.....	90
4.2.3.2 INVIERNO.....	91
4.2.4 LARGO DE LÁMINA DE HOJA COMPLETAMENTE EXPANDIDA....	92
4.2.4.1 PRIMAVERA.....	93
4.2.5 LONGITUD MEDIA DE LÁMINA.....	94

4.2.5.1 OTOÑO.....	94
4.2.5.2 PRIMAVERA.....	95
4.2.6 ALTURA INICIAL DE LA VAINA.....	97
4.2.6.1 OTOÑO.....	97
4.2.6.2 INVIERNO.....	98
4.2.6.3 PRIMAVERA.....	98
4.2.7 ALTURA FINAL DE VAINA.....	99
4.2.7.1 OTOÑO.....	99
4.2.7.2 INVIERNO.....	99
4.2.7.3 PRIMAVERA.....	101
4.2.8 APARICIÓN DE MACOLLOS.....	101
4.2.8.1 OTOÑO.....	101
4.2.8.2 INVIERNO.....	102
4.2.8.3 PRIMAVERA.....	102
4.2.9 FILOCROÓN.....	103
4.2.9.1 OTOÑO.....	103
4.2.9.2 INVIERNO.....	103
4.2.9.3 PRIMAVERA.....	105
4.2.10 TASA DE ELONGACIÓN FOLIAR.....	105
4.2.10.1. OTOÑO.....	106
4.2.11 TASA DE SENESCENCIA FOLIAR.....	107
4.2.12 EXTENSION NETA.....	109
4.2.12.1 OTOÑO.....	109
4.2.12.2 INVIERNO.....	110
4.2.12.3 PRIMAVERA.....	111
4.2.13 PESO ESPECÍFICO.....	113
4.2.13.1 OTOÑO.....	113
4.2.13.2 INVIERNO.....	115
4.2.13.3 PRIMAVERA.....	117
4.2.14 PRODUCCIÓN NETA DE LÁMINAS EN KG DE MS / HA/GCD.....	117

4.2.14.1. OTOÑO.....	118
4.2.14.2. INVIERNO.....	119
4.2.14.3 PRIMAVERA.....	121
5. CONSIDERACIONES FINALES.....	123
6. CONCLUSIONES.....	128
7. RESUMEN.....	129
8. SUMARY.....	131
9. BIBLIOGRAFÍA.....	133

LISTA DE CUADROS

Cuadro N° 1: Bloques (B), oferta de forraje (OF % PV) en kg. de MS/100 kg. de PV/día, niveles de nitrógeno (N) en kg./ha de N, tratamientos factoriales (F), axiales (A), central (C), coeficientes de los niveles de factores y área de los potreros en m ²	42
Cuadro N° 2: Esquema del análisis de varianza.....	50
Cuadro N° 3: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para el número de macollos por plantas para otoño y primavera.....	67
Cuadro N° 4: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para el peso de los macollos para otoño, invierno y primavera.....	70
Cuadro N° 5: Parámetros estimados por el modelo para el número de hojas totales por macollo para otoño, invierno y primavera.....	90
Cuadro N° 6: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del número de hojas totales por macollo, según la dosis de N, para otoño.....	91
Cuadro N° 7: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del número de hojas totales por macollo a diferentes Ofertas de forraje para invierno.....	92
Cuadro N° 8: Coeficientes estimados por el modelo para el largo de hoja completamente expandida para otoño, invierno y primavera.....	93
Cuadro N° 9: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de largo de hoja completamente expandida a la dosis de N para primavera.....	94
Cuadro N° 10: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la longitud media de lámina para otoño e invierno.....	94
Cuadro N° 11: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta en la longitud media de lámina, a diferentes presiones de pastoreo para la estación de otoño.	95
Cuadro N° 12: Parámetros de la regresión de la respuesta de altura de vaina a dosis de nitrógeno para otoño.....	98
Cuadro N° 13: Parámetros de la regresión lineal de respuesta de la altura de vaina a diferentes dosis de nitrógeno, para primavera.....	99
Cuadro N° 14: Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de elongación foliar para otoño, invierno y primavera.....	106
Cuadro N° 15: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la tasa de elongación a la dosis de N (N kg/ha) para la estación de otoño.....	107
Cuadro N° 16. Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de senescencia foliar para otoño, invierno y primavera.....	108
Cuadro N° 17. Parámetros estadísticos estimados por el modelo para la tasa de extensión neta foliar para otoño e invierno.....	110

Cuadro N° 18: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la extensión neta (mm/GDC) a la dosis de N (kg/ha) manteniendo la OF constante (OF 9 % PV) para otoño.....	111
Cuadro N° 19: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de la extensión neta (mm/GDC) a la dosis de N (N kg/ha) manteniendo la OF constante (OF 9 % PV) para invierno.....	112
Cuadro N° 20: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta del peso específico a la dosis de N para primavera.....	118
Cuadro N° 21: Coeficientes de regresión lineal para la respuesta de producción de materia seca /ha/gd a la OF para primavera.....	123