

Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno

COLABELLI, M.R.¹, AGNUSDEI, M.G.² y DURAND J-L.³

RESUMEN

Con el objetivo de analizar el efecto de la disponibilidad hídrica y nitrogenada sobre el crecimiento primavera estival de forraje, se condujo un experimento en un pastizal natural de la Pampa Deprimida (Argentina) con adecuado suministro de fósforo (P). Se utilizó un diseño en parcela dividida, con el factor agua (A) en la parcela principal y nitrógeno (N) en la subparcela, con tres repeticiones. Los tratamientos fueron: agua y nitrógeno no limitante (PNA); agua no limitante (PA); nitrógeno no limitante (PN) y condiciones naturales de A y N (P). El período experimental incluyó dos rebrotes, el primero entre el 24/11/1997 y el 23/01/1998 y el segundo, entre el 23/01/1998 y el 26/03/1998. Se evaluaron: i) acumulación de forraje, a partir de cortes en secuencia de parcelas homólogas completas; ii) composición botánica, por separación manual de una sub-muestra de cada parcela en los grupos funcionales gramíneas C₃, gramíneas C₄, leguminosas y malezas; iii) radiación solar interceptada (R_i) por mediciones con un radiómetro Delta-T; a partir de esta variable se calculó la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFA_i); y iv) eficiencia de uso de la radiación (EUR) estimada a partir de la pendiente de la regresión lineal forzada por el origen entre el forraje acumulado y la RFA_i acumulada. Los tratamientos con A y N modificaron la contribución de los grupos funcionales del pastizal. La acumulación potencial estival de forraje superó las 10 tn MS ha⁻¹, y casi triplicó los valores del tratamiento P. La EUR explicó el 70% de las diferencias en productividad entre el tratamiento PNA y P en el primer rebrote, mientras que en este mismo porcentaje la RFA_i explicó tales variaciones en el segundo rebrote. Los cambios en la productividad son discutidos en términos del impacto del suministro de agua y nitrógeno sobre la composición botánica, la radiación interceptada y la eficiencia de uso de la radiación.

Palabras clave: pastizal natural, Pampa Deprimida, producción de forraje, eficiencia de uso de radiación, nitrógeno, déficit hídrico.

1. Facultad de Ciencias Agrarias, UNMdP. CC 276, 7620 Balcarce. Argentina. Correo electrónico: mcolabelli@balcarce.inta.gov.ar.

2. EEA Balcarce. INTA. CC 276, 7620 Balcarce. Argentina. Correo electrónico: magnusdei@balcarce.inta.gov.ar

3. BP 6. INRA Lusignan. 86600 Lusignan, Francia. Correo electrónico: jldurand@lusignan.inra.fr

Recibido 12 de noviembre// Aceptado 10 de diciembre// Publicado online 15 de diciembre

ABSTRACT

The objective of this study was to compare the effect of soil water (A) and nitrogen (N) availability upon spring-summer forage growth under non-limiting soil phosphorus (P) availability in a natural grasslands of the Pampa region of Argentina. The treatments were: non-limiting water and N (PNA); non-limiting water (PA); non-limiting N (PN) and natural conditions of N and water (P). The experimental design was split-plot, with water as main plot and N as subplot, with three replicates (blocks). The experimental period comprised two successive regrowth periods, the first one between November 24th 1997 and January 23rd 1998, and the second one between January 23rd and March 26th 1998. The forage accumulation and botanical composition were evaluated by harvesting the whole plots (cutting height 25 mm) and separating a subsample of the harvested material into C₃ grasses, C₄ grasses, legumes and forbs. Intercepted photosynthetically active radiation (RFAi) was calculated from measurements of intercepted radiation (Ri). Radiation use efficiency (EUR) was estimated as the slope of the linear regression forced through the origin between accumulated biomass and accumulated RFAi. The treatments with A and N significantly modified the grassland botanical composition in comparison with P treatment. The forage accumulation was three-fold higher in PNA treatment with respect to the natural condition (P). The EUR explained the 70% of differences in productivity between PNA and P treatment in first regrowth, and the RFAi explained the 70% of differences in productivity between PNA and P treatment in second regrowth. The changes in productivity are discussed in terms of the direct effect of N and water upon botanical composition, RFAi and EUR.

Keywords: Flooding pampas, natural grasslands, herbage production, RUE, nitrogen, water deficit.

INTRODUCCIÓN

Los pastizales del Río de la Plata, conformados por las ecorregiones de las Pampas en Argentina y de las Sabanas en Uruguay, constituyen una de las regiones de pastizales templados más grandes del mundo, con una superficie cercana a los 700.000 km². La vegetación de estos pastizales presenta dominancia de especies de gramíneas mesotérmicas (C₃) y megatérmicas (C₄), y una baja proporción de leguminosas (Perelman *et al.*, 2001). Una de las principales implicancias de la coexistencia de los grupos funcionales mencionados es la posibilidad de producir forraje a lo largo del año, aunque con tasas de crecimiento mínimas en invierno y máximas en primavera (Sala *et al.*, 1981).

Los cambios en la disponibilidad de los recursos del ambiente, como agua y nitrógeno, pueden alterar la composición botánica de la comunidad de un pastizal, y por ende, la sustentabilidad del sistema. Especies positivamente afectadas pueden incrementar su productividad e importancia, mientras que otras negativamente afectadas pueden disminuir su productividad y declinar en importancia dentro de la comunidad (Niu *et al.*, 2008). Resultados de estudios sobre los efectos del nitrógeno (Wedin y Tilman, 1996) o del agua suplementaria (Skinner *et al.*, 2002) en comunidades naturales mostraron una marcada influencia sobre la riqueza de especies y sobre la proporción de grupos funcionales. Estos cambios también podrían tener efectos sobre la composición

de la flora microbiana y consecuentemente afectar la dinámica de la materia orgánica del suelo (McGaig *et al.*, 1999). Para delinear un manejo productivo y sustentable de los pastizales, es relevante conocer cómo la disponibilidad de los factores mencionados afectan su composición florística.

La productividad de los pastizales mencionados en la época cálida está sujeta a condiciones frecuentes y regulares de déficit hídrico (Sala *et al.*, 1981). El efecto principal de la deficiencia hídrica sobre el crecimiento aéreo es directo debido a que limita la expansión del área foliar (Durand *et al.*, 1997). Adicionalmente, tiene efectos indirectos asociados a la deficiencia de nitrógeno debido a que limita la captura del mismo y afecta el estado nutricional de las plantas (Lemaire y Denoix 1987; O'Neill *et al.*, 1995; Gastal y Durand, 2000; González Dugo *et al.*, 2005).

En ausencia de limitación hídrica y de nutrientes, la producción de materia seca está directamente relacionada a la radiación fotosintéticamente activa interceptada y a la eficiencia con la cual la radiación interceptada es convertida en biomasa (Monteith, 1977). Ambas variables son afectadas por las condiciones de crecimiento (Sinclair y Muchow, 1999), por lo tanto, la comparación de la eficiencia de uso de la radiación (EUR) entre condiciones potenciales y condiciones de estrés hídrico o nutricional provee un enfoque adecuado para comprender el impacto de la limitación de recursos ambientales sobre la productividad. Las restricciones de agua y nitrógeno son conspicuas en

ambientes de pastizales de distintas latitudes. Sin embargo, una adecuada cuantificación mediante protocolos de base ecofisiológica ha sido raramente utilizada en la investigación sobre este tipo de recursos.

La finalidad de este trabajo fue explicar cómo la disponibilidad de recursos del ambiente afecta la capacidad productiva de comunidades multiespecíficas en las que coexisten diferentes grupos funcionales, tales como gramíneas C₃ y C₄ y leguminosas. Nuestro objetivo fue cuantificar el impacto de la limitación hidro-nitrogenada a fines de primavera y verano sobre la composición de los grupos funcionales de plantas, la productividad y la eficiencia de uso de la radiación de pastizales templado-húmedos de la Pampa Depresiva bonaerense.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio experimental

La experimentación fue conducida en un pastizal natural ubicado en un establecimiento ganadero del partido de Ayacucho, Argentina (37° 45' S; 58° 18' W). El sitio experimental estaba conformado por un complejo de suelos dominado por Natracuol típico. Se trabajó en un pastizal natural ubicado en una posición topográfica intermedia, similar a una comunidad tipo "B" definida por León (1975) para el área de Castelli-Pila.

El pastizal bajo estudio fue previamente manejado durante dos años con adecuada disponibilidad de nitrógeno y fósforo, y bajo condiciones naturales de disponibilidad hídrica. Durante ese período, el estado del pastizal se controló estrictamente mediante pastoreo de vacunos (Rodríguez Palma *et al.*, 1999) de modo de evitar excedentes de forraje, de mantener un canopeo predominantemente foliar, y de lograr niveles razonables de eficiencia de utilización del crecimiento aéreo, del orden del 60% en los diferentes grupos de especies de la comunidad vegetal (Lemaire y Agnusdei, 2000), lo cual se asoció con la coexistencia en el pastizal de gramíneas C₃, C₄ y leguminosas (Lattanzi *et al.*, 2006). En este período previo se realizaron aplicaciones de 100 kg ha⁻¹ año⁻¹ de nitrógeno con urea, repartidas en un porcentaje de 40 y 60% entre inicio de otoño y fin de invierno, respectivamente, y de 20 kg ha⁻¹ año⁻¹ de fósforo con superfosfato triple al inicio del otoño. Estas condiciones determinaron que la proporción de especies C₃ fuera mayoritaria al inicio del presente experimento. La tabla 1 muestra la composición botánica del pastizal al inicio del estudio agrupada en los grupos funcionales gramíneas C₃ y C₄, leguminosas y malezas. Adicionalmente, en la tabla 2 se presentan las especies más importantes en su contribución dentro de cada grupo funcional.

Los datos del análisis de suelo indicaron valores de 6,4 de pH y 56 g kg⁻¹ de MO en el horizonte superficial. El nivel

Tratamiento	Leguminosas	C4	C3	Otras sp	Malezas
PNA	36,0 ± 19,2	1,9 ± 2,3	49,4 ± 21,6	1,3 ± 2,2	11,3 ± 6,5
PA	29,0 ± 8,3	1,4 ± 1,2	56,8 ± 11,6	4,7 ± 4,0	7,9 ± 0,9
PN	25,9 ± 12,3	3,8 ± 2,6	61,2 ± 12,1	2,7 ± 4,6	6,3 ± 0,9
P	35,5 ± 8,6	0,8 ± 0,3	53,5 ± 6,7	1,5 ± 2,7	8,6 ± 2,1

Tabla 1. Composición florística (% de la biomasa aérea) del pastizal al inicio del estudio agrupada en los grupos funcionales gramíneas C₃ y C₄, otras especies minoritarias, leguminosas y malezas.

Gramíneas C ₃	Gramíneas C ₄	Leguminosas	Malezas
<i>Stipa neesiana</i>	<i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Lotus tenuis</i>	<i>Leontodon nudicaulis</i>
<i>Lolium multiflorum</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Adesmia bicolor</i>	<i>Eringium sp.</i>
<i>Hordeum stenostachys</i>	<i>Sporobolus indicus</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Anagalis arvensis</i>
<i>Chaetotropis elongata</i>	<i>Setaria sp.</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Oxalis sp.</i>
<i>Briza subaristata</i>	<i>Panicum sp.</i>		<i>Ambrosia tenuifolia</i>
<i>Briza minor</i>	<i>Paspalum vaginatum</i>		<i>Sysirinchium sp.</i>
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Cynodon dactylon</i>		<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Piptochaetium bicolor</i>			<i>Aster squamatus</i>
<i>Poa lanigera</i>			<i>Hypochaeris radicata</i>
<i>Leersia hexandra</i>			<i>Berroa gnaphalioides</i>
<i>Stipa trichotoma</i>			<i>Phyla canescens</i>
			<i>Dichondra repens</i>
			<i>Bupleurum sp.</i>

Tabla 2. Especies más relevantes de los grupos funcionales gramíneas C₃ y C₄, leguminosas y malezas del pastizal natural bajo estudio

de fósforo al inicio de la experiencia fue de 6 mg kg⁻¹ de fósforo asimilable. No obstante, al inicio del presente experimento todas las parcelas recibieron 50 kg de P ha⁻¹ para asegurar que dicho elemento no limite el crecimiento.

Tratamientos y diseño experimental

Se evaluaron cuatro tratamientos sobre parcelas no limitadas en P: agua (A) y nitrógeno (N) no limitante (PNA); agua no limitante (PA); nitrógeno no limitante (PN) y condiciones naturales de A y N (P). Se incluye al P en la denominación de todos los tratamientos para enfatizar aspectos conceptuales y metodológicos. Conceptualmente, porque para evaluar el efecto de un nutriente, en este caso el N, el resto de los nutrientes no debe ser limitante. Metodológicamente, entonces, lo correcto es proveer de cantidades no limitantes del o los nutrientes deficitarios. Por lo tanto, dado que todas las denominaciones de los tratamientos incluyen al P, el mismo no constituye un factor de variación sino de control.

En los tratamientos que recibieron agua adicional (PNA-PA), la misma se aplicó por goteo tres veces por semana. La cantidad de agua aplicada fue variable en cada riego dado que se ajustó al objetivo de mantener las parcelas regadas con una humedad edáfica próxima a la capacidad de campo. A los tratamientos que recibieron N (PN y PNA) se les aplicó 200 kg ha⁻¹ de N al inicio de cada rebrote. La fuente de nitrógeno utilizada fue urea.

El experimento se condujo bajo el diseño experimental de Parcela Dividida con tres repeticiones. Se asignó el factor agua en la parcela principal y el factor nitrógeno en la sub-parcela al azar dentro de cada parcela principal. El tamaño de las parcelas fue de 1,5 m de ancho y 4 m de largo.

Período experimental

El período experimental incluyó dos rebrotes; cada período se inició con un corte al ras del suelo y finalizó en el momento en que se alcanzó la máxima acumulación neta. Esto se logró a partir del ajuste de la frecuencia de corte con el ritmo de senescencia foliar de las especies mayoritarias del pastizal (Lemaire y Agnusdei, 2000). El primer período de rebrote se extendió entre el 24/11/1997 y 23/01/1998. El segundo, evaluado sobre las mismas parcelas experimentales que el primero, entre el 23/01 y el 26/03/1998.

Variables evaluadas

-Acumulación de forraje y composición florística: la primera variable se obtuvo a partir de cortes en secuencia de parcelas homólogas completas a lo largo de cada período de rebrote, protocolo que es necesario aplicar para poder estimar adecuadamente la EUR (Sinclair y Muchow, 1999). En el primer y segundo rebrote las

fechas de corte fueron 22/12, 30/12, 7/01, 14/01 y 23/01 (28, 36, 44, 51 y 60 días de rebrote) y 4, 12, 18 y 26/03 (40, 48, 54 y 62 días de rebrote), respectivamente. La metodología descrita implicó la utilización de 60 parcelas (4 tratamientos, 3 repeticiones, 5 fechas de corte) que cubrieron una superficie aproximada de 400 m². Se usó una motosegadora, cosechándose el metro central de cada parcela a una altura de 3-5 cm. Se registró el peso fresco del total de la parcela, y se tomaron dos sub-muestras. La primera fue secada a 60°C hasta peso constante para determinar contenido de materia seca (MS) del material cosechado. La segunda sub-muestra fue separada por especies, y luego éstas reagrupadas en los grupos funcionales de plantas gramíneas C₃, gramíneas C₄, leguminosas y malezas (especies dicotiledóneas no leguminosas). La MS de cada componente fue obtenida en forma similar a la primer sub-muestra.

-Radiación solar interceptada (Ri): se registró radiación interceptada sobre (Ris) y debajo (Rid) del canopeo con un radiómetro (DeltaT-Devices Ltd., UK) entre las 11:30 y las 13:00 hs. en tres oportunidades durante cada rebrote. La proporción de la radiación interceptada por el canopeo se calculó a partir de la diferencia entre Rid y Ris; los valores diarios de %Ri se calcularon a partir de la interpolación entre dos medidas sucesivas.

-Radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi): se calculó a partir del producto entre el %Ri diaria y la radiación solar incidente diaria (Rg, MJ m⁻² d⁻¹) afectada por el coeficiente 0,48 (Varlet Grancher *et al.*, 1989). El coeficiente 0,48 se utiliza para obtener la radiación capaz de ser absorbida por los pigmentos fotosintéticos, o sea, radiación fotosintéticamente activa (400 a 700 nm de longitud de onda de la luz) a partir de valores de Rg (300 a 3000 nm de longitud de onda de la luz). Rg se obtuvo en una casilla meteorológica ubicada en la Estación Experimental Agropecuaria Balcarce del INTA, a 20 km del sitio experimental.

-Eficiencia de uso de la radiación (EUR): se estimó a partir de la pendiente de la regresión lineal entre biomasa acumulada y RFAi acumulada, metodología utilizada de manera corriente en la literatura de ecofisiología de cultivos y pasturas (Monteith, 1977; Gosse *et al.*, 1986; Bélanger *et al.*, 1992). Sinclair y Muchow (1999) señalan que la única forma confiable de estimar la EUR es ajustando una recta a una serie de puntos tomados secuencialmente dentro de la fase lineal de acumulación de forraje. El método aplicado en este trabajo se ajusta estrictamente al protocolo experimental y al modo de cálculo requeridos.

-Otras variables climáticas: se registraron la temperatura media del aire en la estación meteorológica de la Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, situada aproximadamente a 20 km del pastizal bajo estudio, y las precipitaciones en el mismo sitio experimental.

Análisis de la información

Todas las variables evaluadas fueron analizadas separadamente para cada periodo de rebrote. Los datos de acumulación de biomasa, grupos funcionales de plantas e interceptación de radiación se analizaron mediante análisis de varianza (procedimiento GLM, SAS, 1988). Se usó la sentencia LSMEANS con la opción PDIF para la comparación de los pares de medias ($p=0,05$). La ordenada al origen y pendiente (RUE) de las regresiones lineales entre biomasa acumulada y RFAi acumulada fueron comparadas mediante variables Dummy. Cuando la ordenada al origen no difirió de cero, la ecuación de regresión pasó por el origen. En caso contrario, dicha regresión no se forzó por el origen.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Condiciones ambientales

La temperatura media del aire fue estable y cercana a los 18°C durante todo el período experimental ($17,8 + 3,2^{\circ}\text{C}$ y $18,4 + 3,4^{\circ}\text{C}$ para el primer y segundo período de rebrote, respectivamente). La radiación solar incidente promedio fue de $20,4 + 5,9 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para el primer rebrote y de $17,8 + 4,7 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para el segundo. El patrón de precipitaciones fue irregular, alcanzando valores de 150 y de 79 mm en el primer y segundo rebrote, respectivamente (figura 1).

Efectos del agua y/o nitrógeno sobre la composición florística

En ambos períodos de rebrote la proporción de grupos florísticos se vio marcadamente modificada por los tratamientos (figura 2a y 2b.), mientras que la remoción simultánea de las deficiencias hídrica y fosfo nitrogenada (PNA) determinó la disminución de la proporción de leguminosas en favor de las gramíneas C_3 , en el primer rebrote, y de las C_4 , en el segundo- El agregado de P y N (PN) produjo el mejor balance gramínea leguminosa en ambos periodos. Los tratamientos con P no limitante y sin N agregado (PA y P) presentaron una alta dominancia de leguminosas.

El tratamiento PNA alcanzó el IAF crítico y se mantuvo bajo alta competencia lumínica en alrededor de las dos terceras partes del primer rebrote (figura 3). Este fenómeno pudo favorecer a las gramíneas de porte erecto y tamaño potencial grande, características de estos pastizales en detrimento de las leguminosas, de menor capacidad para competir en este tipo de condiciones. La composición relativamente balanceada entre ambos grupos de especies observada en el tratamiento PN en ambos rebrotos pudo estar relacionada a que en ambos períodos los %Ri se mantuvieron por debajo del nivel crítico (95%) hasta avanzado el rebrote (figura 3a) o durante toda su duración (figura 3b). En tal sentido, si bien es esperable que el agregado de N genere un desplazamiento de las leguminosas por parte de las gramíneas, hecho generalmente atribuido a una mayor capacidad de captura de

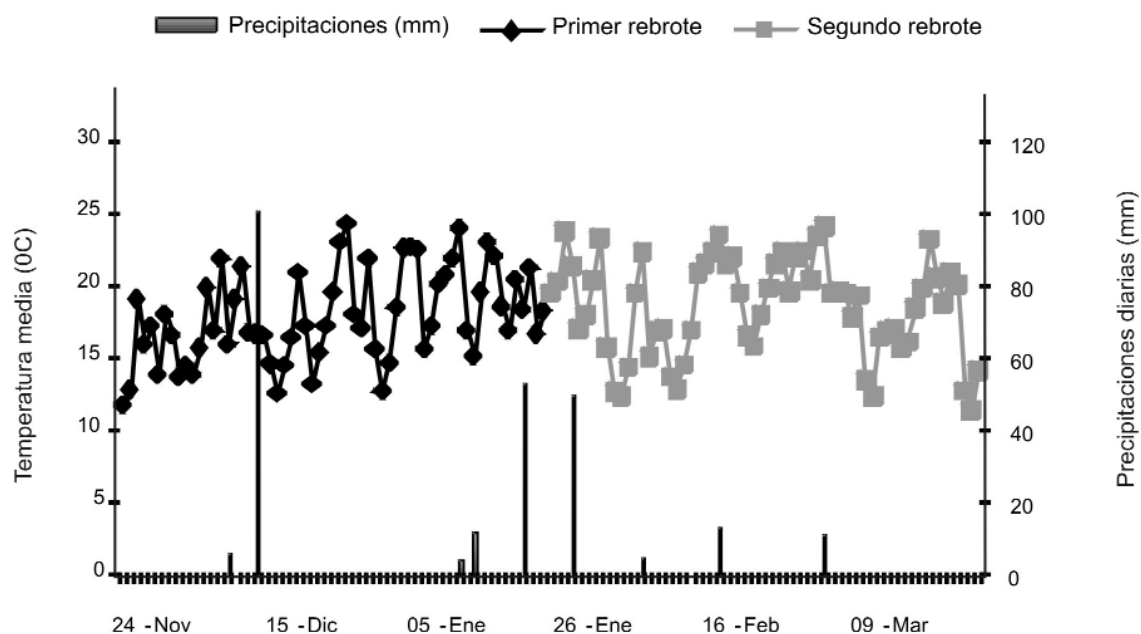


Figura 1. Temperatura media diaria ($^{\circ}\text{C}$) y precipitaciones diarias (mm) durante el período experimental

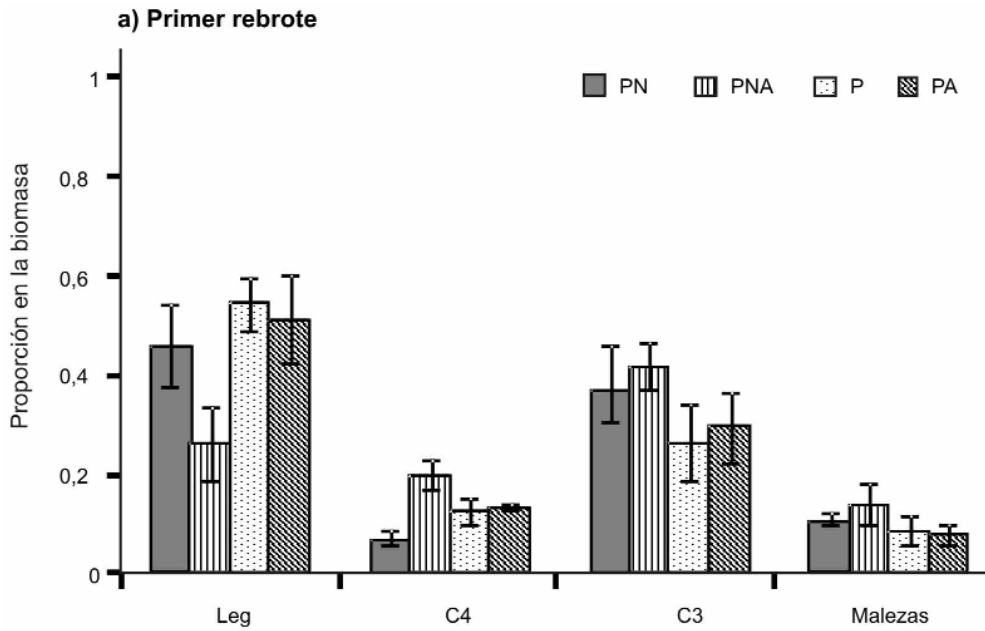


Figura 2a.

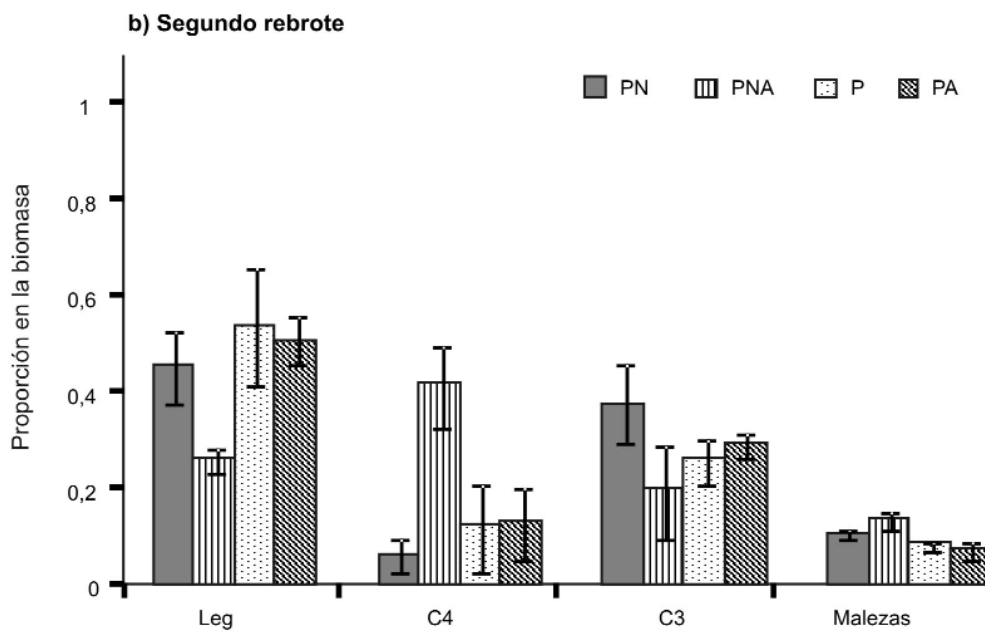


Figura 2b.

Figura 2a y 2b. Proporción en la biomasa aérea de los grupos funcionales leguminosas, gramíneas C4, gramíneas C3 y malezas de un pastizal natural bajo diferente disponibilidad de agua y nitrógeno en dos rebrotes del período estival

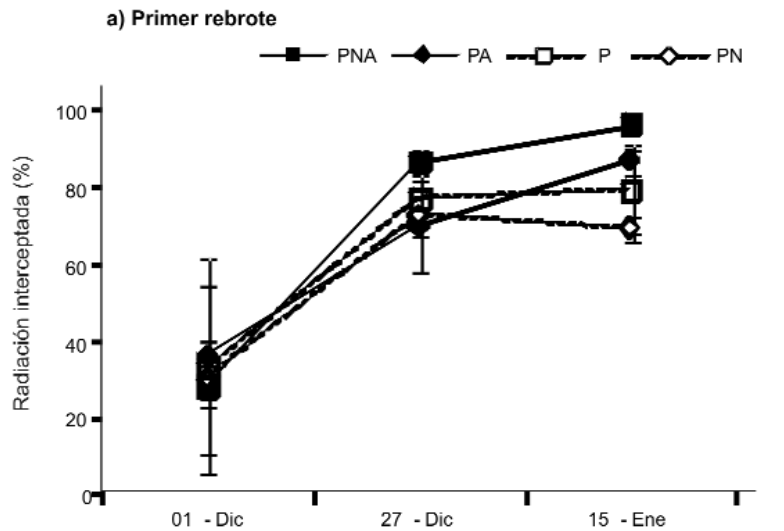


Figura 3a.

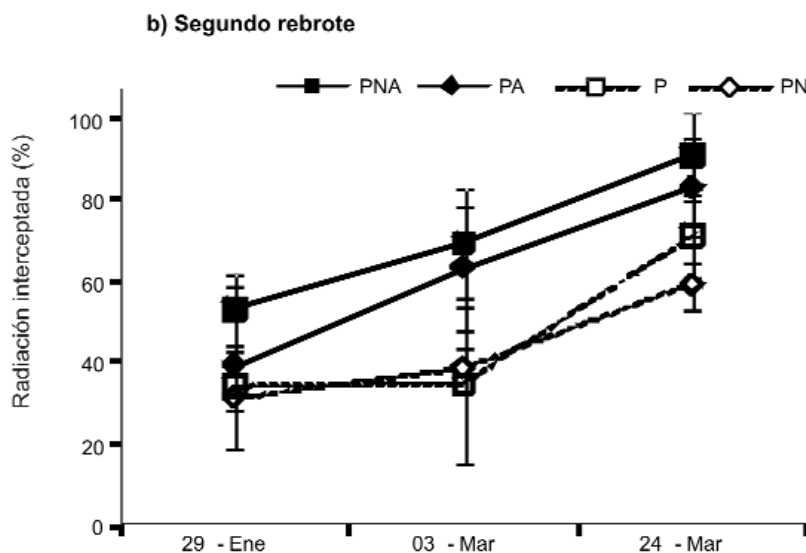


Figura 3b.

Figura 3a y 3b. Acumulación de forraje (kg MS.ha⁻¹) de un pastizal natural con diferente disponibilidad de agua y nitrógeno en dos períodos de rebrote estival

recursos de las gramíneas bajo alta disponibilidad de N (Fisher y Wilman, 1995; Whitehead, 1995), nuestros resultados sugieren que este desplazamiento de las leguminosas estaría asociado a que ocurran condiciones de cubierta densa y, por ende, de alta competencia lumínica, típicas de las etapas finales de un rebrote.

La remoción simultánea de las deficiencias hídrica y fosfo nitrogenada también afectó la relación entre gramíneas C₃ y C₄, determinando una predominancia de las primeras al inicio de verano (primer rebrote, figura 2a) y de las segundas al final de la estación (figura 2b). En contraposición, lo que generalmente se observa bajo condiciones naturales es una complementación estacional marcada entre gramíneas C₃ y C₄, siendo las primeras dominantes en la época fría y las segundas en la época cálida

(Sala *et al.*, 1981). Nuestros resultados evidencian que la baja contribución de gramíneas C₃ a la producción estival de los pastizales no sería un comportamiento exclusivamente fenológico, sino que estaría en alto grado controlada por la disponibilidad de recursos ambientales. Esta respuesta podría atribuirse, en parte, a que las gramíneas C₄ serían más competitivas en condiciones ambientales restrictivas, hecho asociado a su mayor eficiencia en el uso del agua y del N respecto de las especies C₃ (Volnec, 2007). Sin embargo, el adelanto fenológico de éstas últimas y su mantenimiento en la comunidad cuando las condiciones ambientales no son limitantes, explicarían fuertemente el desplazamiento competitivo observado debido al impedimento o restricción del inicio del rebrote primaveral de las especies C₄. El hecho de que las gramíneas C₄

resultaron también subordinadas por las leguminosas en los tratamientos sin agregado de N en ambos rebotes (PA y P, figuras 2a y 2b) sugiere que estas gramíneas serían altamente susceptibles de ser desplazadas de los pastizales naturales frente a condiciones favorables de disponibilidad de recursos ambientales.

Finalmente, los resultados sugieren que el incremento de la contribución de gramíneas C_3 en el pastizal mediante la fertilización fosfo nitrogenada invernal, situación a la que fueron sometidos todos los tratamientos en los dos años previos al presente ensayo (ver materiales y métodos), sólo atendería con el equilibrio entre especies C_3 (gramíneas + leguminosas) y C_4 si las condiciones hídricas y de fertilidad edáfica fueran muy favorables entre fines de primavera e inicio de verano, escenario ambiental que es poco probable en la región.

Efectos del agua y/o nitrógeno sobre la producción de forraje

En el primer rebrote, el tratamiento PNA mantuvo tasas próximas a los 100 kg MS $ha^{-1} d^{-1}$, mientras que la tasa de crecimiento promedio del tratamiento P fue menor a la mitad (figura 4a). De manera similar, en el segundo rebrote las tasas de crecimiento alcanzaron los niveles máximos hacia el final del período con valores del orden de 90 y 30 kg MS $ha^{-1} d^{-1}$ para PNA y P, respectivamente (figura 4b). De manera consistente, las tasas de crecimiento de los tratamientos PA y PN fueron intermedias entre los tratamientos extremos. En el primer rebrote, las tasas máximas de PA y PN fueron próximas a los 80 kg MS $ha^{-1} d^{-1}$ declinando hacia el final del rebrote a valores de 70 y 55 kg MS $ha^{-1} d^{-1}$, respectivamente (figura

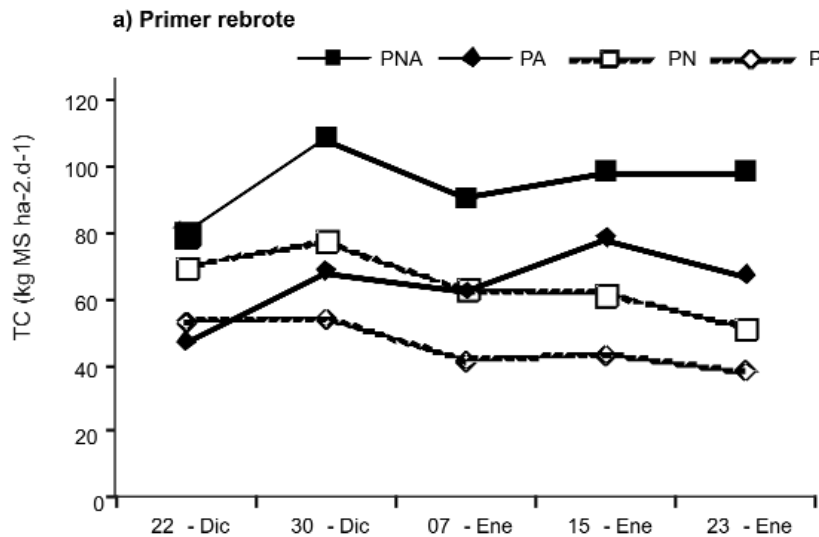


Figura 4a.

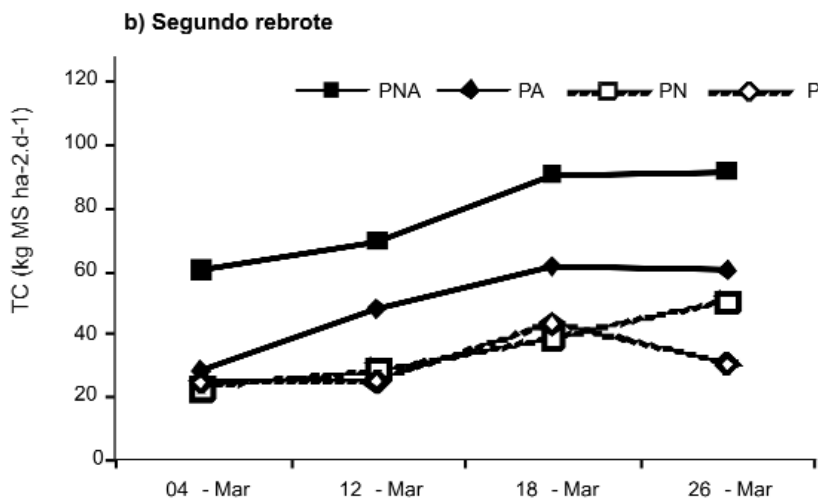


Figura 4b.

Figura 4a y 4b. Evolución de las tasas de crecimiento de un pastizal natural con diferente disponibilidad de agua y nitrógeno en dos períodos de rebrote estival.

4a). En el segundo, el tratamiento PA superó las tasas de crecimiento del tratamiento PN, alcanzando en la última fecha valores de 60 y 50 kg MS ha⁻¹ d⁻¹. En general, la disminución del crecimiento de forraje asociada a restricciones nutricionales e hídricas son consecuencia, en alto grado, de una limitación a nivel de la expansión foliar de los individuos que conforman las poblaciones de una cubierta vegetal (Gastal y Nelson, 1994).

En ambos períodos los tratamientos extremos se diferenciaron en forma neta, indicando una capacidad potencial de producción de forraje casi tres veces superior res-

brado balance gramínea/leguminosa, tal como se señaló previamente (figura 2). La productividad observada en el tratamiento PN es similar a la productividad anual estimada bajo condiciones naturales por los autores referidos en el párrafo anterior. Estos resultados muestran que los pastizales ricos en leguminosas y manejados con adecuada disponibilidad de P pueden alcanzar una producción primavero estival de forraje que puede ser de alto valor para estabilizar la oferta de forraje en cadenas forrajeras.

Análisis del crecimiento

La evolución de la intercepción de radiación (%Ri) mos-

Tratamiento	Primer rebrote	Segundo rebrote	Producción estival total
PNA	6200 a	5585 a	11785 a
PA	4143 ab	3691 ab	7834 ab
PN	3211 bc	3061 ab	6272 b
P	2432 c	1859 b	4291 c

Comparación entre tratamientos. Letras iguales indican que los tratamientos no difieren ($p < 0,05$)

Tabla 3. Acumulación de forraje (kg MS.ha⁻¹) de un pastizal natural con diferente disponibilidad de agua y nitrógeno en dos períodos de rebrote estival

pecto del tratamiento P, desarrollado bajo condiciones naturales de disponibilidad de A y N, no detectándose en ningún período diferencias significativas entre los tratamientos PA y PN (tabla 3). Los resultados indican una producción potencial estival total que superaría las 10 tn MS ha⁻¹ (tabla 3). Hasta lo que se ha revisado, estos resultados constituyen la primera referencia en cuanto al potencial productivo de estos pastizales.

El tratamiento P, el cual presentó una elevada dominancia de leguminosas (figura 2), alcanzó una producción estival de forraje superior a las 4 tn MS ha⁻¹ (tabla 3). Este valor puede considerarse elevado para una producción estacional de forraje, teniendo en cuenta que las estimaciones de producción total anual para este tipo de pastizales en condiciones naturales rondan las 5 6 tn MS ha⁻¹ (Sala *et al.*, 1981; Hidalgo y Cahuépe, 1991). Los resultados son alentadores en cuanto al potencial de mejora productiva que es posible lograr mediante la promoción de leguminosas a través de manejos adecuados de fertilidad edáfica y pastoreo.

Por último, se destaca la marcada superioridad productiva del tratamiento PN respecto del P (alrededor de 2 tn MS ha⁻¹, Tabla 3), la cual estuvo sustentada en un equili-

tró que todos los tratamientos alcanzaron los niveles máximos alrededor de 50 días desde el inicio del primer rebrote y de los 60 días del segundo (figura 3). El máximo %Ri del tratamiento PNA superó en un 30 y 35% al tratamiento P en el primer y segundo rebrote, respectivamente. El tratamiento P no superó niveles subcríticos de %Ri, siendo menores al 70% en ambos períodos de rebrote.

El tratamiento PNA acumuló 400 MJ m⁻² de RFAi en el primer rebrote, y aproximadamente 25% menos en el segundo, mientras que el tratamiento P presentó mucho menor captura de radiación, con aproximadamente 300 MJ m⁻² y menos de 200 MJ m⁻² en el primer y segundo rebrote, respectivamente (figura 5a y 5b). En comparación con el tratamiento P, la adición de N no mejoró la captura de radiación, mientras que la adición de agua aumentó significativamente la RFAi, especialmente en el segundo rebrote.

La ordenada al origen de las regresiones lineales presentadas en la figura 5, no difirió de cero a excepción de los tratamientos sin agua adicional en el primer rebrote. Ello pudo ocurrir debido a que, como fue mencionado, ambos tratamientos mostraron un ritmo inicial de acumulación de forraje (hasta los primeros días de enero, figura 4a) que posteriormente no pudieron sostener debido,

probablemente, a la disminución del contenido hídrico del suelo asociado a la ausencia de lluvias (figura 1).

La EUR del tratamiento PNA para el primer y segundo rebrote alcanzó valores de 1,55 y 1,64 g MS MJ⁻¹, respectivamente (figura 5a y 5b). Estos pueden considerarse menores a los esperables para pasturas puras de gramineas C₃ o C₄ bajo condiciones ambientales no limitantes: del orden de 1,7 a 2,2 g MS MJ⁻¹ para las C₃ y 2,5 g MS MJ⁻¹ para las C₄ (Gosse *et al.*, 1986; Belanger, 1990). En las leguminosas, en cambio, los valores potenciales esperables son menores, del orden de 1,7 (Gosse *et al.*, 1986; Collino *et al.*, 2007; Teixeira *et al.*, 2008) encontrándose valores aún menores, en el rango de 0,5 a 1,0 g MS MJ⁻¹ que son atribuidos a variaciones en la partición de MS hacia raíces (Sinclair y Muchow, 1999; Brown *et al.*, 2006). Así, los niveles de EUR encontrados bajo condiciones aproximadamente no limitantes para el crecimiento son coherentes con la combinación de los grupos funcionales de especies que coexisten en el pastizal estudiado.

El aumento en la producción de forraje del tratamiento PNA en comparación con el tratamiento P puede deberse a un incremento en la EUR, a un incremento en la RFAi acumulada por el cultivo (dada por un mayor desarrollo del área foliar), o a un incremento parcial de ambos. En la figura 6 se presenta un esquema para el cálculo de tales proporciones para dos tratamientos cualquiera, A y B. La proporción explicada por la EUR surge del cociente entre diferencias de biomasa acumulada señalada como [c-b]/[a-b], mientras que la propor-

ción que explica la RFAi se obtiene a partir del cociente entre diferencias de biomasa acumulada señalada como [a-c]/[a-b] en la misma figura.

En el primer rebrote, la caída en la EUR entre los tratamientos extremos (PNA y P) explicó alrededor del 70% de las diferencias productivas entre ambos. Estas respuestas son generalmente asociadas al efecto negativo de las limitaciones ambientales sobre la eficiencia fotosintética de las plantas (Belanger *et al.*, 1992), sobre las pérdidas por respiración y/o sobre la partición de asimilados hacia el sistema radical. El menor efecto observado en la RFAi acumulada, la cual cayó sólo un 30%, indica que las restricciones al crecimiento habrían ocurrido posteriormente a que las cubiertas desarrollaran un IAF relativamente alto, hecho que es consistente con las lluvias ocurridas al inicio del período (figura 1). Los tratamientos PNA y PA fueron similares en cuanto a la EUR, difiriendo sólo en la cantidad de RFAi acumulada, indicando que la restricción nitrogenada operó exclusivamente a nivel de la expansión foliar. En cambio, en el tratamiento PN la limitación fue más severa, afectándose no sólo la RFAi acumulada sino también la EUR. Esta mayor severidad generada por la falta de agua, aún en condiciones de alto suministro de P y N, reflejaría una situación de estrés múltiple resultante del déficit hídrico per se, de un efecto secundario sobre la disponibilidad edáfica de ambos minerales y de su captura por parte de las plantas (González Dugo *et al.*, 2005). Los tratamientos PN y P no difirieron en RFAi mientras que PN duplicó la EUR de P. Esta última información corrobora resultados encontrados en la literatura que señalan el marcado efecto de la deficiencia de N sobre la EUR (Gastal y Lemaire, 2002).

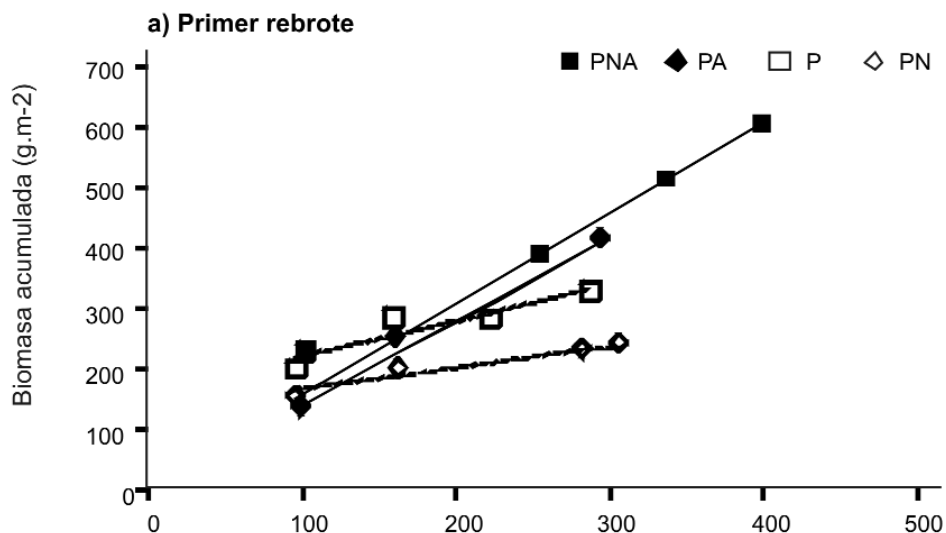


Figura 5a.

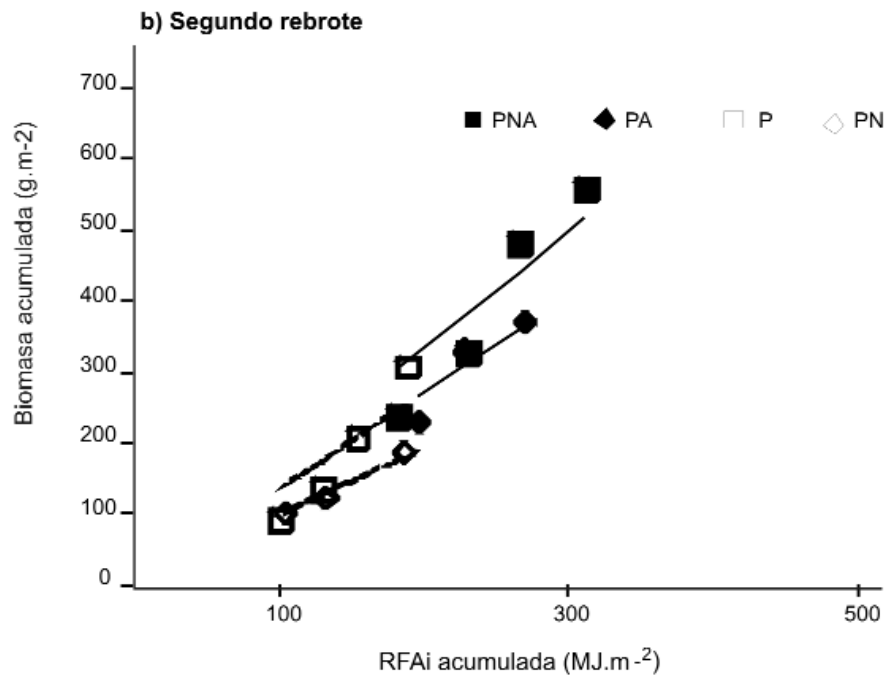


Figura 5b.

Figura 5. Eficiencia de uso de la radiación interceptada (EUR) en un pastizal natural bajo diferentes niveles de disponibilidad hídrica y nitrogenada. **(a)** Primer rebrote. Las ecuaciones de regresión lineal y r^2 para los distintos tratamientos son: PNA: $y = 1,55x$; $r^2 = 0,94$; PA: $y = 1,38x$; $r^2 = 0,95$; PN: $y = 0,60x + 159$; $r^2 = 0,85$; P: $y = 0,34x + 133$; $r^2 = 0,93$. **(b)** Segundo rebrote. Las ecuaciones de regresión lineal y r^2 para los distintos tratamientos son: PNA: $y = 1,64x$; $r^2 = 0,83$; PA: $y = 1,33x$; $r^2 = 0,82$; PN: $y = 1,32x$; $r^2 = 0,74$; P: $y = 0,95x$; $r^2 = 0,96$.

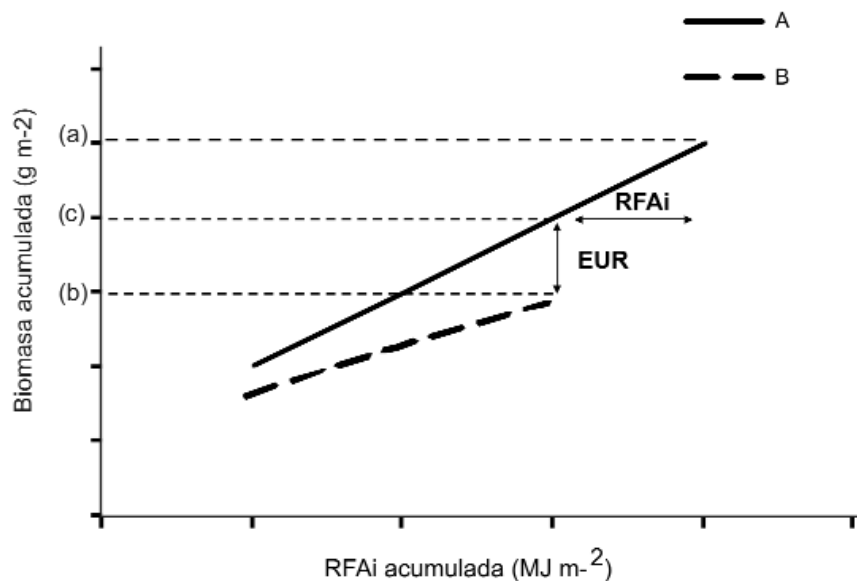


Figura 6. Aumento en la producción de forraje del tratamiento A en comparación con el tratamiento B explicado por un incremento en la EUR y en la RFAi acumulada por el cultivo. (a) Acumulación máxima de biomasa del tratamiento A; (b) Acumulación máxima de biomasa del tratamiento B; (c) Acumulación de biomasa del tratamiento A cuando el tratamiento B llega a su acumulación máxima.

Contrariamente a lo ocurrido en el primer rebrote, la reducción en la cantidad de RFAi acumulada explicó aproximadamente el 70% de las diferencias productivas entre los tratamientos extremos durante el segundo rebrote. La falta de lluvias (figura 1), sumada al agotamiento del agua disponible en el suelo durante el período de crecimiento previo, habrían generado condiciones

de estrés hídrico mucho más severas que explicarían la reducida interceptación de radiación observada desde las etapas iniciales del segundo rebrote (figura 5b). En el tratamiento regado (PA), el efecto negativo sobre la RFAi se redujo marcadamente, explicando alrededor de un 40% de la reducción de producción de forraje respecto del tratamiento PNA. El mayor efecto de la EUR observado en

el tratamiento PA en este período respecto del primero podría deberse a que la disponibilidad de N nativo (proveniente de la mineralización de la MO) sería menor que en el primer rebrote. La falta de agua (tratamiento PN) afectó muy fuertemente la RFAi acumulada y, por ende, el desarrollo del IAF, explicando este componente prácticamente toda la diferencia productiva observada con el tratamiento no restringido (PNA).

En ambos rebrotes el efecto inherente al agua fue consistentemente mayor que el del nitrógeno, indicando que este habría sido el principal factor limitante del crecimiento del pastizal en el período estival. Es sabido que el déficit hídrico es un fenómeno que provoca, además, déficit nutricional (Garwood, 1967). Ello es así debido a que, particularmente en suelos no disturbados, los aportes de nutrientes provenientes de la mineralización de la MO se concentran en los primeros centímetros del suelo, los cuales se secan más rápidamente restringiendo la absorción de N por las raíces inclusive antes que se restrinja la absorción del agua en sí misma (Lemaire y Denoix, 1987; Durand *et al.*, 1997). En este contexto, el uso del nitrógeno por las plantas habría resultado un proceso subordinado a la disponibilidad y distribución del agua en el suelo, lo cual es coherente con el menor efecto del agregado de nitrógeno en seco (tratamiento PN) sobre el crecimiento estival del pastizal relativo al efecto del riego (PA). Similares resultados fueron encontrados por Akmal y Janssens (2004), quienes detectaron que la disponibilidad insuficiente de agua fue el factor más crítico para el crecimiento de raigrás perenne que el suministro insuficiente de nitrógeno.

CONCLUSIONES

Las deficiencias de agua y nitrógeno limitaron fuertemente la acumulación de forraje del pastizal natural durante el período primavero-estival. Esta limitación fue el resultado de tres factores principales: (i) la baja contribución de gramíneas a la biomasa total en respuesta a ambas deficiencias; (ii) la restricción de la cantidad de RFAi y consecuentemente, de RFA absorbida; y (iii) la reducción de la eficiencia de uso de la radiación por ambos factores.

Este último punto remarca el hecho de que la eficiencia de uso de la radiación de un pastizal natural es una variable altamente sensible. Los resultados del presente trabajo pusieron en evidencia variaciones de significativa magnitud frente a cambios en la composición florística y en la disponibilidad de recursos para el crecimiento, aún en cortos períodos de tiempo, tal como el período de rebrote estival estudiado.

BIBLIOGRAFÍA

AKMAL, M.; JANSSENS, M.J. 2004. Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting

water and nitrogen supplies. *Field Crop Research* 88, 143-155.

BELANGER, G. 1990. Incidence de la fertilization azotée et la saison sur la croissance, l'assimilation et la repartition de carbone dans une couvert de fétuque élevée en conditions naturelles. Thesis D.Sc. Université de Paris Sud, Paris. 164 p.

BELANGER, G.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1992. Growth analysis of tall fescue sward fertilised with different rates of nitrogen. *Crop Science* 32, 1371-1376.

BROWN, H.E.; MOOT, D.J.; TEIXEIRA, E.I. 2006. Radiation use efficiency and biomass partitioning of Lucerne (*Medicago sativa*) in a temperate climate. *European Journal of Agronomy* 25, 319-327.

COLLINO, D.; DARDANELLI, J.; DE LUCA, M. 2007. Uso del agua y la radiación para la producción de forraje. En: BASIGALUP, D.H. (Ed.). El cultivo de alfalfa en la Argentina. Buenos Aires, Ediciones INTA, pp. 47-65.

DURAND, J.L.; GASTAL, F.; ETCHEBEST, S.; BONNET, A.C.; GHESQUIÈRE, M., 1997. Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage grasses under summer water deficit. *European Journal of Agronomy* 7, 99-107.

FISHER, A.; WILMAN, D. 1995. Effect of interval between harvests and spring-applied fertilizer N on the growth of white clover in a mixed sward. *Grass and Forage Science* 50, 162-171

GARWOOD, E.A. 1967. Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *Grass and Forage Science* 22, 121-130.

GASTAL F.; DURAND J.L. 2000. Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; DE MORAES, A.; F. CARVALHO, P.C.; NABINGER., C. (Eds.). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, Oxon (G.B.), pp. 15-39.

GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 2002. Nitrogen uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal Experimental Botany* 53, 789-799.

GASTAL, F.; NELSON, C.J. 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology* 105, 191-197.

GONZALEZ DUGO, V.; DURAND, J.L.; GASTAL, F.; PICON-COCHARA, C. 2005. Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Australian Journal of Agricultural Research* 56, 1269-1276.

GOSSE, G.; VARLET-GRANCHER, C.; BONHOMME, R.; CHARTIER, M.; ALLIRAND, M.J.; LEMAIRE, G. 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement

solaire intercepté par un couvert vegetal. *Agronomie* 6, 47-56.

HIDALGO, L.G.; CAHUEPÉ, M.A. 1991. Producción de forraje de comunidades forrajeras de la Pampa Deprimida. *Revista CREA* 149, 58-62.

LEMAIRE G.; DENOIX, A. 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II - Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie* 7, 381-389.

LEMAIRE, G.; AGNUDEI, M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency herbage utilisation. In: LEMAIER, G.; HODGSON, J.; DE MORAES, A.; F. CARVALHO, P.C.; NABINGER, C. (Eds.). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, CABI Publishing, Oxon (G.B.).

LATTANZI, F.A.; AGNUSDEI, M.G.; RODRÍGUEZ PALMA, R.; SCHNYDER, H. 2006. Nitrogen loading and the C3/C4 balance in grazed grasslands. *Grassland Science in Europe* 11, 820-822.

LEÓN, R.J.C. (1975). Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata (Argentina). Monografía N.º 5. p. 75-107.

McGAIG, A.E.; GLOVER, A.; PROSSER, J.I. 1999. Molecular analysis of bacterial community structure and diversity in unimproved and improved upland grass pasture. *Applied of Environmental Microbiology* 65, 1721-1730

MONTEITH, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production. In: *Britain.Phil.Trans.Royal Society*, London. 28, 277-294.

NIU, S.; LIU, W.; WAN, S. 2008. Different growth responses of C3 and C4 grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment. *Journal of Experimental Botany* 59, 1431-1439.

ONILLON B.; DURAND J.L.; GASTAL F.; TOURNEBIZE, R. 1995. Drought effects on growth and carbon partitioning in a tall fescue sward grown at different nitrogen rates. *European Journal of Agronomy* 4, 91-100

PERELMAN, S.B.; LEÓN, R.J.C.; OESTERHELD, M. 2001. Cross-Scale vegetation patterns of flooding Pampa grassland. *Journal Ecology* 89, 562-577.

RODRÍGUEZ PALMA, R.; MAZZANTI, A.; AGNUSDEI, M.; FERNÁNDEZ GRECCO, R. 1999. Fertilización nitrogenada y productividad animal en pastizales bajo pastoreo continuo. *Revista Argentina de Producción Animal* 19, 301-310.

SALA, O.; DEREGBUS, V.A.; SCHLICHTER, T.; ALIPE, H. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* 34, 48-51.

SAS. 1988. SAS user's guide, release 6.03 edition. Statistical Analysis System Institute. Cary, North Caroline, USA.

SINCLAIR, R.T.; MUCHOW, R.C. 1999. Radiation Use Efficiency. *Advances in Agronomy* 65. Academic Press. pp 215-265.

SKINNER, H.R.; HANSON, J.D.; HUTCHINSON, G.L.; SHUMAN, G.E. 2002. Response of C³ and C₄ grasses to supplemental summer precipitation. *Journal of Range Management* 55, 517-522.

TEIXEIRA, E.I.; MOOT, D.J.; BROWN, H.E. 2008. Defoliation frequency and season affected radiation use efficiency and dry matter partitioning to roots of lucerne (*Medicago sativa* L.) crops. *European Journal of Agronomy* 28, 103-111.

VARLET GRANCHER, C.; GOSSE, G.; CHARTIER, M.; SINOQUET, H.; BONHOMME, R.; ALLIRAND, J.M. 1989. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 9, 419-439

VOLENEC, J.J. 2007. Physiology of forage plants. In: BARNES, R.F.; NELSON, C.J.; MOORE, K.J.; COLLINS, M. (Eds.), Chapter 3. *Forages: The science of grassland agriculture*. 6th edition. Blackwell Publishing. pp. 37-54.

WEDIN, D.A.; TILMAN, D. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274, 1720-1723.

WHITEHEAD, D. C. 1995. *Grassland nitrogen*. CAB INTERNATIONAL Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK.