

Fertilización nitrogenada en *Panicum coloratum* L. var *coloratum*: dinámica foliar, macollaje, partición de la biomasa y concentración de nitrógeno

Recibido 20 de agosto de 2019 //
Aceptado 26 de febrero de 2020 //
Publicado online 01 de septiembre de 2021

Alonso, A.¹; Trelles, L.E.¹; Jouve, V.V.¹; Ferri, C.M.¹

RESUMEN

La combinación de un potencial productivo y capacidad de asimilación de nutrientes elevado de *Panicum coloratum* L. var. *coloratum* determinaría condiciones para obtener una respuesta favorable a la aplicación de nitrógeno. Los objetivos del presente trabajo fueron cuantificar, a nivel de planta, la respuesta de las siguientes variables: 1) el tamaño y acumulación de lámina foliar, 2) la dinámica de macollaje, 3) la partición de la materia orgánica entre fracción aérea y subterránea y 4) la concentración, acumulación y eficiencia de uso del nitrógeno (N), bajo la aplicación de diferentes dosis de N. Se aplicaron cuatro dosis de N (en forma de urea) equivalentes a 0, 40, 80 y 120 kg N ha⁻¹ (N0, N40; N80 y N120, respectivamente), con 8 repeticiones distribuidas en un diseño en bloques al azar. Las plantas fueron cultivadas en macetas tubulares de PVC (11 × 50 cm) desde mediados de marzo. Para iniciar los tratamientos se cortaron las plantas dejando un remanente aéreo de 5 cm, registrándose luego la longitud foliar cada 7 días y el número de macollos aparecidos y muertos cada 14 días. La aplicación de N incrementó ($p < 0,05$) la longitud final de lámina, la tasa de aparición de hojas, la acumulación de lámina foliar, la longitud del seudotallo/tallo y la biomasa aérea, pero no así ($p > 0,05$) el número de macollos por planta. La acumulación de lámina foliar y biomasa aérea aumentó ($p < 0,05$) y la biomasa subterránea fue similar ($p > 0,05$). La concentración de N fue mayor ($p < 0,05$) en N120 en relación con el promedio de los restantes tratamientos (2,1 vs. 1,9%; respectivamente). La eficiencia agronómica de uso del N fue similar ($p > 0,05$) entre tratamientos, pero la eficiencia fisiológica de uso del N incrementó ($p < 0,05$) 1,49 veces en N120 respecto con N40. La fertilización con N afectó la expresión de variables morfogénicas a nivel de macollos y, en consecuencia, la estructura de la planta, dando como resultado una mayor acumulación de biomasa con respecto a plantas sin fertilizar. También, incrementó la concentración de N en la materia seca lo cual mejoraría la calidad nutricional de la biomasa aérea, aunque esto podría ser morigerado por el incremento en la proporción seudotallo/tallo.

Palabras clave: gramínea perenne de crecimiento estival, morfogénesis, tamaño foliar, filocrono, eficiencia de uso del N.

ABSTRACT

The combination of high productive potential and nutrient assimilation capacity in *Panicum coloratum* L. var. *coloratum* would determine conditions to obtain a favorable response to the application of N. The study objectives were to quantify, at the plant level, 1) size and leaf blade accumulation, 2) tiller dynamics, 3) organic matter partition between aerial and subterranean fractions, and 4) N concentration, accumulation and use efficiency, under the application of different N doses. Four nitrogen doses equivalent to 0, 40, 80 and 120 kg N ha⁻¹ (N0, N40, N80 and N120, respectively) were assayed, with eight replicates distributed in a random block design. The plants were grown in tubular PVC pots (11 × 50 cm) from mid-March. For the beginning of treatments, a cut of plants was made leaving a 5 cm remnant aerial fraction, and then the leaf blade length was recorded every 7 days and the number of emerged and dead tillers every 14 days. The application of N increased ($p < 0.05$) the leaf blade final length, the leaf appearance rate, the accumulation of leaf blade, aerial biomass and length of

¹Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam), Facultad de Agronomía, Ruta Nac. N.º 35, km 334, 6300 Santa Rosa, La Pampa. Correo electrónico: varijouve@agro.unlpam.edu.ar

the pseudo-stem/stem, but the number of tillers per plant and the underground biomass resulted similar ($p>0.05$) between treatments. The N concentration was greater ($p<0.05$) in N120 in relation to the average value for the rest of treatments (2.14 vs 1.90%; respectively). The agronomic N use efficiency was similar ($p>0.05$) between treatments, but the physiological N use efficiency increased ($p<0.05$) by 1.49 times in N120 compared to N40 treatment. Fertilization with N affected the morphogenetic expression at the tiller level and, consequently, plant structure, giving way to a greater dry matter accumulation in comparison to plants without fertilization. It also increased the N concentration in the dry matter which would improve the nutritional quality of aerial biomass. However that effect could be suppressed by the increase in the proportion pseudo stem/stem.

Keywords: warm-season grass; morphogenesis, leaf size, phylotron, N use efficiency.

INTRODUCCIÓN

Las gramíneas perennes de crecimiento estival (GPCE), en general, producen y persisten en sitios marginales debido a su capacidad de extraer nutrientes y agua del suelo (Mathews *et al.*, 2004). Aunque, las pasturas conformadas por GPCE son altamente productivas inicialmente, con la edad decaen en sus niveles de producción y calidad nutricional ("envejecimiento") (Hernández, 1991; Myers y Robbins, 1991; Vendramini *et al.*, 2014). Esta disminución, en general, rápida y sustancial se expresa por la presencia de matas pequeñas con pocas cañas floríferas, amarilleo o enrojecimiento de las hojas por deficiencias de nutrientes, descalzado de matas por los animales y, por último, una disminución en la capacidad de carga y respuesta productiva de los animales. Dicha pérdida, de productividad y calidad puede ser atribuida a una reducción progresiva en la disponibilidad (inmovilización) del nitrógeno (N) y a la compactación del suelo (Cornish, 1987; Ball y Drake, 1997; Knops *et al.*, 2002).

Una alternativa para hacer frente al problema de la inmovilización del N, a fin de lograr una producción más estable, es la aplicación de fertilizantes. La combinación de una disponibilidad baja de N en el suelo con la eficiente capacidad de extracción de nutrientes y el alto potencial productivo de estas especies determinarían condiciones favorables para obtener elevadas respuestas a la aplicación de fertilizantes. Por lo que, con el uso de la fertilización se esperaría, un aumento en su tasa de crecimiento y en la producción de forraje, sumado a una mejora en su calidad nutricional (Brejda, 2000), eficiencia en el uso del agua (Wedin, 2004) y un incremento en la recirculación del N en el sistema (Apolinário *et al.*, 2014). Este aporte de N exógeno incrementa la absorción y la concentración de N en la materia seca viva y muerta lo cual incentivaría la mineralización neta del N edáfico, al modificar la dinámica inmovilización/mineralización.

La dosis óptima de fertilizante para ser aplicada dependería de la especie, de la producción potencial de materia seca (MS) en un determinado ambiente, del manejo de la defoliación y del retorno económico por unidad de N aplicado (Brejda, 2000). Por lo tanto, la cuantificación de la respuesta a la fertilización, en variables determinantes de la acumulación de MS y la concentración y acumulación de N en la MS, brindaría información para el ajuste de dicha dosis.

El objetivo general del presente trabajo fue avanzar en el conocimiento de uno de los aspectos relacionados con el proceso de envejecimiento de la pastura, como es el vinculado a la deficiencia de N y su posible corrección mediante

la fertilización. Para ello, se analizó la respuesta de variables morfológicas, estructurales y eficiencia de uso del N de mijo perenne (*Panicum coloratum* L. var *coloratum* cv Verde) a la fertilización nitrogenada. Los objetivos específicos fueron cuantificar: 1) el tamaño y la acumulación de lámina foliar, 2) la dinámica de macollaje, 3) la partición de la materia seca entre la fracción aérea y subterránea y 4) la concentración y acumulación de N en la materia seca aérea y eficiencia de uso del N de plantas de mijo perenne, bajo diferentes dosis de fertilización nitrogenada.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en condiciones semicontroladas de invernáculo, en las instalaciones de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam), Santa Rosa (36° 46' S; 64° 16' O; 210 m s. n. m.), durante el año 2016. Las plantas de mijo perenne (*Panicum coloratum* L. var *coloratum* cv Verde) fueron obtenidas de una pastura implantada en el año 2007. Al inicio del mes marzo se procedió a remover un total de 8 plantas de la pastura, las cuales conformaron los bloques experimentales y, de cada una, se extrajeron cuatro grupos de 10 macollos (un grupo para cada tratamiento). Los macollos fueron trasplantados en macetas tubulares de PVC (11 cm de diámetro y 50 cm de altura) rellenas con una mezcla homogénea de suelo Haplustol éntico, extraído de la capa arable, y arena de médano (1/1, p/p). Todas las macetas fueron regadas cada tres o cuatro días a saturación. Las plantas fueron dispuestas a una densidad equivalente a 25 plantas m⁻². El tiempo transcurrido desde el trasplante hasta la generación de los tratamientos permitió el macollaje y el crecimiento de las raíces.

Al inicio del periodo experimental (7 de octubre), las plantas fueron dispuestas de acuerdo a un diseño en bloques completos al azar, se cortaron a 5 cm de altura y se aplicó N en forma de urea en dosis equivalentes a 0 (control), 40, 80 y 120 kg de N por hectárea (de aquí en adelante: N0, N40, N80 y N120). La biomasa cosechada fue secada (48 h; 55 °C) y pesada para ser utilizada como covariable. Previo al corte, se contaron todos los macollos vivos y se los marcó con anillos de plástico del mismo color; luego, cada 14 días y hasta el día 56, se repitió el procedimiento y, además, se retiraron y contaron los anillos de los macollos muertos. Los macollos reproductivos se registraron como vivos mientras estuvieron verdes, aun cuando no generaban crecimiento, dada su posible contribución con fotoasimilados a la planta, y fueron considerados muertos cuando estaban totalmente amarillos o severamente dañados.

A partir del día siete de rebrote y cada siete días en nueve ocasiones, se cuantificó el número de hojas y la longitud de lámina de todas las hojas expandidas y de seudotallo/tallo, sobre cuatro macollos por maceta identificados con anillos al inicio del experimento. Para determinar el número de hojas por macollo se contó el número de hojas expandidas por encima de la última hoja cortada (Chapman *et al.*, 2011), donde la fracción (0,25; 0,50 y 0,75) correspondiente a la hoja en expansión se estimó en relación con la última hoja expandida (Fulkerson y Slack, 1994). Se otorgó un valor de 0,9 en el caso que la longitud de la hoja en expansión fuese mayor que la de la hoja expandida (Gustavsson, 2011). La longitud de la lámina en las hojas expandidas se registró, con una precisión de 1 mm, de acuerdo a su estado: 1) en las hojas vivas, la longitud se consideró desde la lígula hasta el extremo distal de la lámina, 2) en las hojas con inicio de la senescencia, en lugar del extremo distal se tomó hasta el borde del área senescente. Para medir la elongación del seudotallo/tallo, se consideró la distancia desde el suelo hasta la lígula de la última hoja expandida. La tasa de aparición de hojas (TAH) se estimó a partir de la pendiente de la regresión lineal entre el tiempo térmico (GD; variable independiente) y el número de hojas expandidas por macollo (NHM; variable dependiente).

Al final del ensayo, para estimar la materia seca (MS) aérea y subterránea acumulada, se cortaron todas las plantas a nivel del suelo y se extrajeron y lavaron las raíces de cada una de las plantas. Ambas fracciones, se secaron en estufa (48 h; 55 °C), se pesaron y molieron en molino tipo Wiley (malla 1 mm). Una submuestra (2 g) correspondiente al material aéreo y de raíces,

por tratamiento y repetición, fue reducida a cenizas mediante mufla (550 °C, 12 h). La sustracción de cenizas de la MS fue realizada para suprimir, en las raíces en particular, la posible contaminación con suelo en función de ello los resultados se expresaron en base materia orgánica (MO). Además, se cuantificó el porcentaje de N en la MS, mediante el método semimicro Kjeldahl (Unidad de digestión 2040 y unidad de destilación 1026, Tecator, Höganäs, Suecia) y se estimó el N acumulado como el producto entre la MS acumulada y el porcentaje de N en la MS.

Para evaluar la eficiencia en el uso del N se emplearon los siguientes índices: eficiencia agronómica (EAN; kg de incremento en la MS aérea acumulada por kg de N aplicado) y fisiológica (EFN; kg de incremento en la MS aérea acumulada por kg de incremento en el N acumulado proveniente del fertilizante). Estos fueron calculados mediante el método de la diferencia (Doberman, 2005) de la siguiente manera:

$$EAN = (MS_f - MS_s) / N = \text{kg MS kg}^{-1} \text{ N aplicado},$$

$$EFN = (MS_f - MS_s) / (N_f - N_s) = \text{kg MS kg}^{-1} \text{ N acumulado},$$

donde: MS_f, materia seca aérea acumulada en plantas fertilizadas (kg); MS_s, materia seca aérea acumulada en plantas sin fertilizar (kg; control); N, dosis de nitrógeno (kg); N_f, N acumulado en plantas fertilizadas (kg) y N_s, N acumulado en plantas sin fertilizar (kg; control).

La temperatura del aire (figura 1) fue registrada cada 30 minutos, mediante un sensor posicionado a la altura de las plantas y los datos se almacenaron en data logger (EL-USB-Z-LCP). La sumatoria de los grados días (GD) del periodo experimental se calculó como:

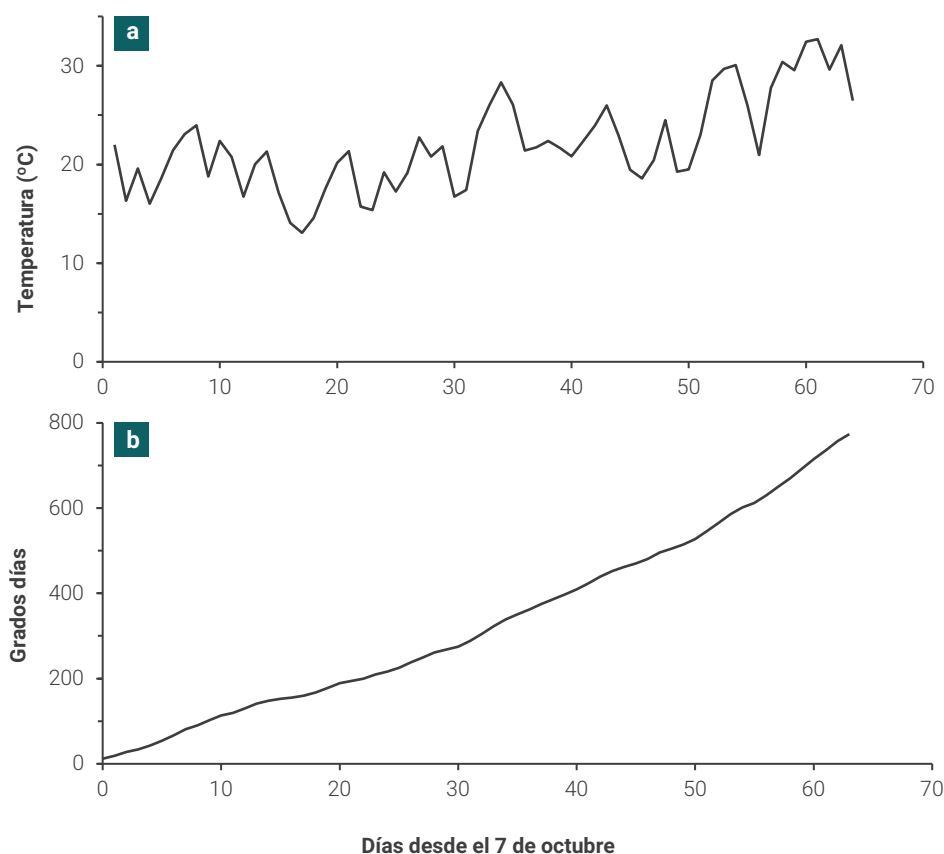


Figura 1. a) Temperatura media diaria y b) grados días acumulados (base 10 °C) durante el periodo experimental.

$$GD = \sum_{i=1}^n (T_m - T_b),$$

donde: T_m es la temperatura media diaria, T_b es la temperatura base (10 °C) y n es el número de días desde el 7 de octubre.

Los análisis estadísticos de los datos fueron realizados con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2008). El efecto de tratamiento (dosis de N) sobre las variables lámina viva y muerta acumulada, número de macollos vivos, muertos y totales, materia seca aérea y subterránea acumulada, concentración, acumulación y eficiencia de uso del nitrógeno fue analizado por ANOVA. Además, se analizó el efecto de la dosis de N sobre el tamaño foliar de cada categoría de hoja según nivel de inserción en el macollo y la longitud de pseudotallo/tallo mediante modelos lineales mixtos para mediciones repetidas en el tiempo. La comparación de medias se realizó mediante la prueba LSD ($\alpha=0,05$). Se usó el número inicial de macollos por planta como covariable de la densidad final de macollos vivos y muertos, materia orgánica subterránea acumulada y relación entre la materia orgánica aérea y total. La homogeneidad y normalidad de la varianza fueron probadas mediante las pruebas de Levene (Levene, 1960) y Shapiro Wilks (Shapiro *et al.*, 1968), respectivamente. Para determinar la tasa de aparición de hojas (TAH; hojas GD^{-1} = pendiente de la relación) se realizaron regresiones lineales simples entre el número de hojas aparecidas por macollo con los grados días (GD base 10 °C), utilizando variables dummy para establecer diferencias entre dosis de N. Al mismo tiempo, se probaron los supuestos (ej., normalidad, homocedasticidad e independencia de los residuos) involucrados en la construcción del modelo.

RESULTADOS

Longitud final de lámina

La fertilización con N afectó ($p<0,05$) el tamaño foliar (figura 2). La longitud final de láminas se incrementó en todos los niveles de fertilización, desde la primera hasta la quinta hoja,

alcanzando en promedio 25 (N0), 28 (N40) y 30 (N80 y N120) cm. A partir de la hoja quinta las láminas fueron sucesivamente más cortas en todos los tratamientos.

Aparición de hojas

La TAH (figura 3) difirió ($p<0,05$) entre el control y las dosis de N. Esta se incrementó desde 0,0052 (control) hasta 0,0083 hojas GD^{-1} bajo N120, mientras que las dosis N40 y N80 presentaron un valor intermedio (0,0071 hojas GD^{-1}) a los tratamientos antes mencionados.

Acumulación de lámina foliar

La longitud acumulada de lámina viva por planta difirió ($p<0,05$) entre el control y los tratamientos N80 y N120, siendo similar ($p>0,05$) entre las distintas dosis de N. Tanto el control como N40 y N80 difirieron ($p<0,05$) en la acumulación de lámina muerta frente a N120, este último con un valor 2,4 veces superior al promedio alcanzado por los restantes tratamientos. Mientras que, la acumulación de lámina total en el control y N40 fue menor ($p<0,05$) que en N120 (tabla 1).

Longitud de pseudotallo/tallo

La longitud del pseudotallo/tallo fue mayor ($p<0,05$) en todos los tratamientos fertilizados con respecto al control. El tratamiento N120 se diferenció ($p<0,05$) del control a partir de la evaluación realizada a los 195 GD acumulados, mientras que N80 y N40 lo hicieron a partir de los 350 y 439 GD, respectivamente (figura 4).

Número de macollos por planta

El número de macollos vivos y muertos acumulados, así como el total de macollos aparecidos fueron similares ($p>0,05$) entre los tratamientos (tabla 2). Las variables de dinámica de macollaje (ej., aparición y muerte de macollos) tuvieron un comportamiento similar ($p>0,05$) en todos los tratamientos,

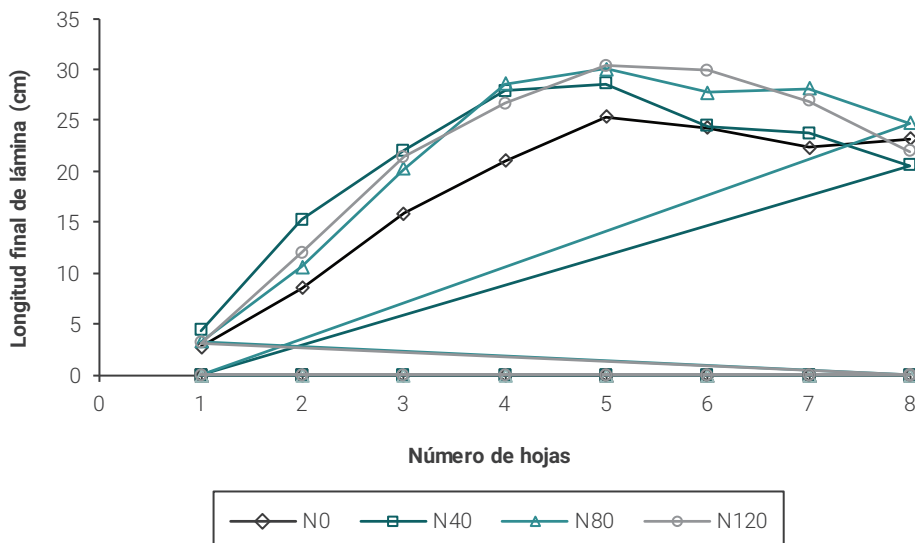


Figura 2. Longitud final de lámina foliar para las hojas 1 a 8 de *Panicum coloratum* L. cv. Verde, fertilizado con diferentes dosis de nitrógeno.

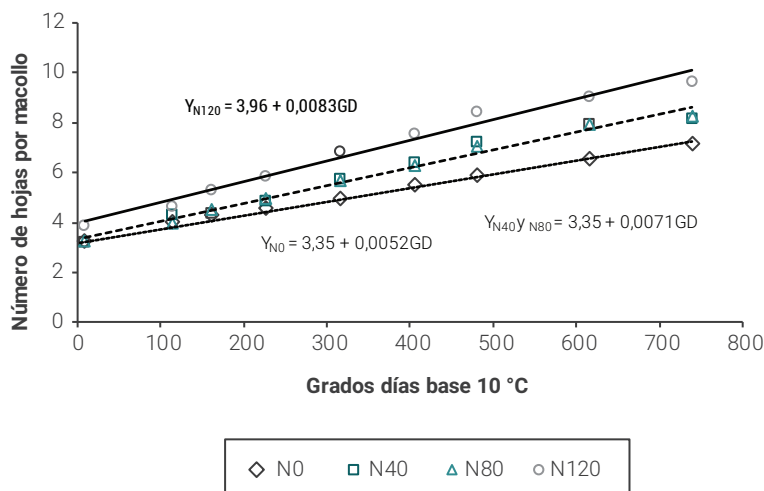


Figura 3. Número de hojas en macollos de *Panicum coloratum* L. cv. Verde en relación con grados días (GD; base 10 °C) acumulados desde el 07/10/2016, fertilizados con diferentes dosis de nitrógeno. La pendiente de cada ecuación representa la tasa de aparición de hojas. Las ecuaciones fueron establecidas mediante variables dummy; $R^2 = 0,98$; $p < 0,001$; raíz cuadrada del cuadrado medio del error = 0,23.

Tratamientos	Longitud acumulada de lámina		
	Viva	Muerta	Total
	--- (cm macollos ⁻¹) ---		
N0	124,1 ^b	9,2 ^b	133,2 ^c
N40	133,9 ^{ab}	12,9 ^b	146,8 ^{bc}
N80	151,1 ^a	13,4 ^b	164,6 ^{ab}
N120	154,0 ^a	28,9 ^a	182,9 ^a
EE:	8,3	3,4	8,9

Tabla 1. Longitud acumulada de lámina viva, muerta y total por macollo de *Panicum coloratum* L. cv. Verde, fertilizado con diferentes dosis de nitrógeno.

Medias seguidas por letras diferentes difieren ($p < 0,05$) entre tratamientos, según prueba LSD.

EE: error estándar.

Tratamientos	Macollos por planta		
	Vivos	Muertos	Totales
N0	23,4 ^a	3,7 ^a	27,0 ^a
N40	24,2 ^a	3,1 ^a	27,3 ^a
N80	23,6 ^a	3,3 ^a	26,9 ^a
N120	25,4 ^a	2,4 ^a	27,8 ^a
Media:	24,1	3,1	27,2
EE:	0,9	0,6	1,2

Tabla 2. Número de macollos por planta de *Panicum coloratum* L. cv Verde, fertilizadas con diferentes dosis de nitrógeno.

Medias seguidas por letras diferentes difieren ($p < 0,05$) entre tratamientos, según prueba LSD.

EE: error estándar.

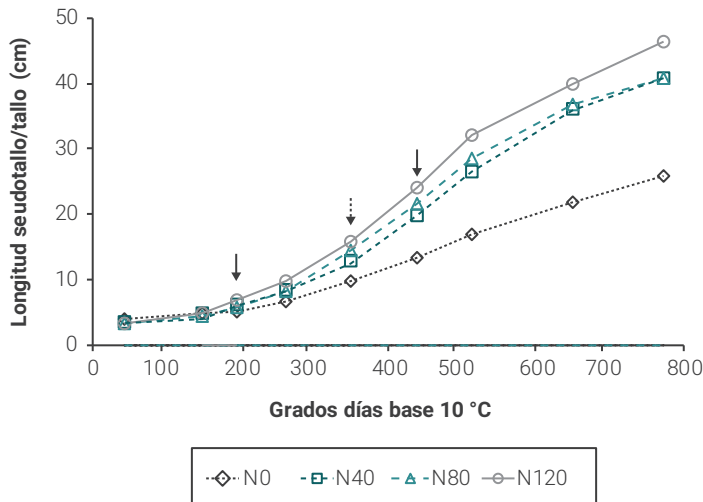


Figura 4. Longitud de seudotallo/tallo de *Panicum coloratum* cv. Verde con relación a grados días (base 10 °C) acumulados desde 07/10/2016, fertilizado con diferentes dosis de nitrógeno. Las flechas indican el inicio de diferencias significativas ($p < 0,05$) de cada tratamiento con respecto al control según prueba LSD.

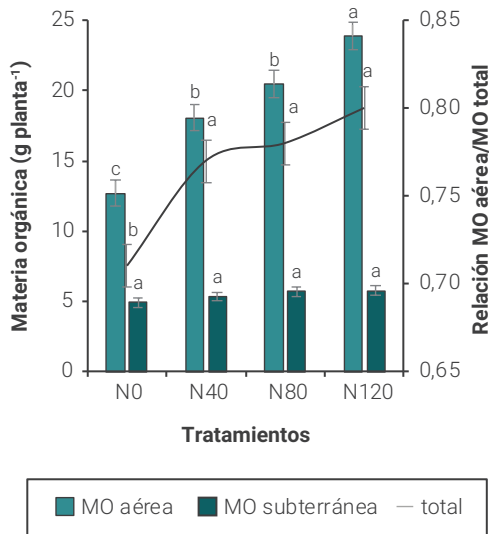


Figura 5. Materia orgánica (MO) aérea, subterránea y relación entre la MO aérea y total (aérea + subterránea) en plantas de *Panicum coloratum* L. cv Verde, fertilizadas con distintas dosis de nitrógeno. Medias seguidas por letras diferentes difieren ($p < 0,05$) entre tratamientos, según prueba LSD. Las barras verticales indican \pm el error estándar de la media.

N40, N80 y N120, respectivamente; $p < 0,05$; EE: 0,95). La variación de estos aumentos fue de 1,43 y 1,88 veces la MO aérea acumulada en N0, correspondiendo el valor mayor a N120, siendo similar ($p > 0,05$) entre N40 y N80. La MO total (ej. aérea más subterránea) acumulada difirió ($p < 0,05$) entre las distintas dosis de N, de la misma manera que la MO aérea; mientras que la MO subterránea fue similar ($p > 0,05$) entre los diferentes tratamientos. Esto último se correspondió con diferencias ($p < 0,05$) en la relación MO aérea/MO total, registrándose el menor valor para N0 y el mayor para N120 (figura 5).

Concentración, acumulación y eficiencia de uso del N

La aplicación de N determinó aumentos en la concentración de este en la parte aérea, con diferencias ($p < 0,05$) entre N120 con respecto a las dosis de 0, 40 y 80 kg de N ha⁻¹ (tabla 3). Además, el N acumulado en N120 duplicó el valor del control. La eficiencia agronómica en el uso del N fue similar ($p > 0,05$) entre las diferentes dosis. Sin embargo, la aplicación de N determinó aumentos ($p < 0,05$) en la eficiencia fisiológica de uso del N, en N120 con respecto a N40 (tabla 4).

DISCUSIÓN

Longitud final de lámina

El incremento en la longitud final de lámina al aumentar la cantidad de hojas acumuladas por macollo sería modulado por la calidad de la luz (Skinner y Simmons, 1993; Gautier y Varlet-Grancher, 1996) y la posición del meristema apical dentro del seudotallo. Así, a medida que incrementa el área foliar disminuye la intensidad de la luz y cambia su composición espectral dentro del canopeo, se incrementa la longitud final de las hojas nuevas. Sin embargo, a partir de la quinta hoja la longitud comienza a disminuir (figura 2), lo cual se correspondería con la elevación del meristema apical por la elongación de los entrenudos y, la consiguiente disminución en el tiempo de elongación de cada lámina.

llegando a un número máximo de macollos vivos en la tercera fecha de muestreo (7 de noviembre). A partir de ese momento todos los tratamientos incrementaron en forma similar la cantidad de macollos senescentes (datos no mostrados).

Materia orgánica aérea y subterránea

La materia orgánica aérea acumulada aumentó con la aplicación de N (12,7c; 18,1b; 20,5b y 23,9a g MO planta⁻¹ para N0,

Tratamientos	Nitrógeno	
	Concentración	Acumulación
	--- (g N 100 g ⁻¹ de MS) ---	--- (g N planta ⁻¹) ---
N0	1,85 ^b	0,24 ^c
N40	1,90 ^b	0,34 ^b
N80	1,95 ^b	0,40 ^b
N120	2,14 ^a	0,51 ^a
EE:	0,06	0,02

Tabla 3. Concentración y acumulación de nitrógeno en plantas de *Panicum coloratum* L. cv Verde, fertilizadas con diferentes dosis de nitrógeno.

Medias seguidas por letras diferentes difieren ($p < 0,05$) entre tratamientos, según prueba LSD.

EE: error estándar.

Tratamientos	Eficiencia agronómica	Eficiencia fisiológica
	--- (kg MS kg ⁻¹ N aplicado) ---	--- (kg MS kg ⁻¹ N recuperado) ---
N40	14,09 ^a	14,38 ^b
N80	10,26 ^a	18,64 ^{ba}
N120	9,80 ^a	21,50 ^a
EE:	2,1	1,8

Tabla 4. Eficiencia agronómica y fisiológica de uso del nitrógeno de plantas de *Panicum coloratum* L. cv Verde, fertilizadas con diferentes dosis de nitrógeno.

Medias seguidas por letras diferentes difieren ($p < 0,05$) entre tratamientos, según prueba LSD.

EE: error estándar.

Entonces, los mayores incrementos observados en la longitud final de lámina (figura 2) al aumentar el número de hojas por macollo, en los tratamientos fertilizados, podría ser explicado por el aumento en el tiempo de elongación foliar (Gastal y Lemaire, 2015), en conjunto con una mayor tasa de elongación foliar (TEF) por efecto del N donde el aumento en el tiempo de elongación foliar se correspondería con una mayor ($p < 0,05$) longitud de las vainas de las hojas sucesivas (ej. seudotallo; figura 4) en los tratamientos fertilizados. Varios estudios demostraron que la longitud de la vaina de una hoja expandida afecta la longitud final de la lámina de la hoja siguiente (Davies *et al.*, 1983; Gastal y Lemaire, 2015), por lo que el incremento en la longitud de los seudotallos explicaría el aumento en la longitud de las láminas. Además, la TEF en gramíneas puede incrementar 3 a 4 veces en respuesta a la fertilización con N (Gastal *et al.*, 1992), debido al efecto que ejerce el N sobre la tasa de división celular (MacAdam *et al.*, 1989; Gastal y Nelson, 1994).

Aparición de hojas

La tasa de aparición de hojas presenta un rol central en la morfogénesis de las plantas, dado que tiene un efecto directo

sobre cada uno de los cuatro componentes estructurales (ej. relación lámina/tallo, tamaño foliar, número de macollos y número de hojas por macollo; Lemaire y Chapman, 1996). Si bien se sugiere que el N solo tiene un ligero efecto sobre la TAH y sobre la tasa de senescencia foliar (Gastal y Lemaire, 1988), en el presente trabajo la aplicación de N aumentó entre 1,37 y 1,60 veces la TAH (figura 3) y entre 1,40 y 3,14 veces la senescencia foliar (tabla 1), con respecto al control.

Así, la fertilización aumentó la acumulación de lámina foliar (tabla 1), a nivel de macollo, asociado al incremento en la TAH (figura 3) y, probablemente, al incremento en la TEF. En tanto que la mayor cantidad de lámina muerta en la dosis de 120 kg de N ha⁻¹ se podría corresponder con el mayor tamaño foliar y una probable anticipación de la senescencia por autosombreo. Por lo tanto, el uso de la fertilización con N en esta especie puede requerir de un ajuste en el manejo del pastoreo (ej. frecuencia e intensidad). El estímulo sobre el crecimiento de las plantas por la aplicación de N permitiría, bajo un manejo del pastoreo con carga continua y variable, incrementar la carga animal instantánea. De esta forma, se reduciría el intervalo entre defoliaciones y se incrementaría la eficiencia de uso de la biomasa acumulada (Mazzanti y Lemaire, 1994), la tasa de recirculación de los nutrientes, en particular N, y mejoraría su distribución sobre la pastura (Haynes y Williams, 1993).

Número de macollos por planta y dinámica del macollaje

Varios estudios demostraron un efecto positivo del N sobre el macollaje, tanto en especies templadas (Simons y Lemaire, 1987) como tropicales (Mathews *et al.*, 2004). Sin embargo, en el presente trabajo tanto la aparición como la muerte de macollos por planta fueron similares entre tratamientos. Ello se relacionaría con un equilibrio entre la aparición y muerte de macollos, que estaría determinado, primariamente, por la evolución del índice de área foliar (IAF; Lemaire y Chapman, 1996), el cual habría sido estimulado por la aplicación de N. Entonces, a medida que las plantas aumentaron su IAF disminuiría gradualmente la intensidad y calidad de luz que llegó a la zona basal, lo cual reduciría la tasa de macollaje y desencadenaría la muerte de macollos jóvenes (Simons y Lemaire, 1987). Por lo tanto, es probable que bajo las condiciones del presente trabajo, donde el crecimiento se encontraría limitado por el tamaño de la maceta, el IAF haya sido el principal determinante de la aparición y muerte de macollos en lugar del N aplicado. Otra forma de explicar este resultado, en gramíneas con cierto grado de plasticidad fenotípica, sería a partir de la expresión de la relación inversa entre densidad y tamaño de macollos (ej. compensación densidad-tamaño; Matthew *et al.*, 1995). Ello se debería a que el mayor tamaño de los macollos fertilizados (mayor IAF) restringiría la generación de nuevos macollos.

Materia orgánica aérea y subterránea

La tasa de acumulación de MO de las plantas está determinada por la tasa con la cual se acumula carbono. A su vez, la tasa de acumulación de C depende del contenido de N en sus tejidos y, por lo tanto, del nivel de nutrición con N de las plantas, debido al efecto directo que ejerce dicho elemento sobre la actividad fotosintética de las hojas (Robson y Parson, 1978). Además, la utilización del C en la actividad meristemática, tal como la relacionada con las tasas de elongación y aparición de hojas y elongación de entrenudos, también dependen de la nutrición con N (Gastal *et al.*, 1992). Este efecto sobre las

características morfogénicas aumenta la acumulación de hojas y tallos, lo cual contribuye a una mayor acumulación de biomasa aérea. En síntesis, en plantas en estado vegetativo, el N disponible promovió la generación de área foliar y la mayor concentración de N en los tejidos (Sinclair y Horie, 1989), ambos procesos incrementarían la actividad fotosintética de las plantas. En forma adicional, el N puede afectar las características estructurales, incluyendo la longitud y número de hojas por macollo y la dinámica de macollaje (Costa *et al.*, 2013).

En el presente trabajo, el aumento en la MO aérea acumulada determinado por la aplicación de N pudo deberse tanto al incremento en la longitud (tabla 1) y cantidad de láminas acumuladas por macollo (figura 3), como al incremento en la longitud de los seudotallos (figura 4). Sin embargo, por un lado, el N no estimuló la aparición de macollos (tabla 2), tal como fue discutido en forma precedente. Por otro lado, se sugiere que la deficiencia de N puede determinar como respuesta una mayor partición de fotoasimilados hacia la raíz, permitiendo así una mayor exploración del suelo (Bushby *et al.*, 1992). En tanto que otros autores informan que el crecimiento foliar y del seudotallo son más sensibles al aporte de N que el crecimiento de la raíz (Onillon *et al.*, 1995; Gastal y Durand, 2000). Esto último fue lo que se encontró en el presente trabajo, donde la acumulación de MO subterránea fue similar entre los diferentes tratamientos, por lo que aumentos en la dosis de N determinaron aumentos solo en la proporción de la MO aérea (figura 5).

Concentración, acumulación y eficiencia de uso del N

El aumento en la concentración y en la acumulación de N en las plantas con la fertilización (tabla 3) es una respuesta que fue informada para numerosas especies en la literatura (Peyraud y Astigarraga, 1998; Johnson *et al.*, 2001), al igual que el incremento en el crecimiento (Mathews *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2016). La similar EAN observada entre tratamientos sugiere que las plantas pudieron absorber el N aplicado aun en la dosis más elevada, ello indicaría que incrementos por sobre la máxima dosis de N aplicada podría aun seguir favoreciendo el crecimiento. Mientras que el incremento en la EFN con la aplicación de N (40 vs. 120 kg N ha⁻¹; tabla 4) podría ser una consecuencia de la removilización del N. En este sentido, Lemaire y Chapman (1996) sugieren que en plantas sin defoliar la cantidad de N asimilado requerido para la producción de una nueva hoja disminuye progresivamente, en la medida que las hojas senescentes provean cantidades elevadas de N recirculante. Al respecto, Lemaire y Culleton (1989) informan que entre un 75 a 80% del N foliar es reciclado dentro de la planta en la medida que el material foliar muere.

Las GPCE, en general, presentan una baja concentración de N en sus tejidos, por lo que el mantillo generado presenta una relación C:N elevada (>30) que estimula la inmovilización microbiana del N (Bushby *et al.*, 1992), afectando el proceso de mineralización y su posterior disponibilidad para las plantas. Donde, la mineralización neta de N alcanzaría valores irrelevantes durante la descomposición de los residuos vegetales con un nivel de N inferior a 0,75% (Knops *et al.*, 2002), siendo este un valor normal en tejidos senescentes de GPCE sin fertilizar (Ferri, 2011). De este modo, se reduciría la cantidad de N disponible en el suelo, durante el proceso de la descomposición, afectando el crecimiento de las plantas. Por lo tanto, la fertilización nitrogenada incrementaría el N interno recirculante y, también, la deposición y calidad del mantillo (Beare *et al.*,

2005) al aumentar la cantidad de nutrientes asimilados. Esto último favorecería su descomposición y determinaría un aporte mayor de N a la pastura (Lupway y Haque, 1999), que podría atenuar los efectos del "envejecimiento" sobre la producción y calidad nutricional de GPCE.

CONCLUSIÓN

Por un lado, la fertilización con N afectó la expresión de variables morfogénicas a nivel de macollos y, en consecuencia, la estructura de la planta. Si bien la eficiencia agronómica fue similar (11,4 kg MS kg⁻¹ N aplicado) entre dosis de N, la eficiencia fisiológica respondió positivamente a los aumentos en la dosis de N. Por otro lado, la fertilización incrementó la concentración de N en la materia seca, lo cual mejoraría la calidad nutricional de la biomasa aérea y el N recirculante, sin embargo, esto podría ser morigerado por el incremento en la proporción seudotallo/tallo.

El presente trabajo aporta información vinculada con el análisis de la actividad morfogénica a nivel de unidad de crecimiento autotrófico (macollos), la cual permitiría avanzar en la definición de pautas de manejo de pasturas de mijo perenne a fin de aumentar el N recirculante. Sin embargo, para extrapolar dicha información al nivel de pastura, se requiere comprender las interacciones competitivas y la respuesta de las plantas a la remoción de biomasa por el pastoreo.

BIBLIOGRAFÍA

- APOLINÁRIO, V.X.O.; DUBEUX, J.C.B.; MELLO, A.C.L.; VENDRAMINI, J.M.B.; LIRA, M.A.; SANTOS, M.V.F.; MUIR, J.P. 2014. Litter decomposition of Signal grass grazed with different stocking rates and nitrogen fertilizer levels. *Agronomy Journal* 106, 622-627.
- BALL, A.S.; DRAKE, B.G. 1997. Short-term decomposition of litter produced by plants grown in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Global Change in Biology* 3, 29-35.
- BEARE, M.H.; CURTIN, D.; THOMAS, S.; FRASER, D.M.; FRANCIS, G.S. 2005. Chemical components and effects on soil quality in temperate grazed pasture systems. En: JARVIS, S.C.; MURRAY, P.J.; ROKER, J.A. (Eds.). *Optimization of nutrients cycling and soil quality for sustainable grassland*. Wageningen Academic Publishers. Wageningen, Holanda. 25-36 pp.
- BREJDA, J.J. 2000. Fertilization of native warm-season grasses. En: MOORE, K.J.; ANDERSON, B.E. (Eds.). *Native warm-season grasses: research trends and issues*. Crop Science Society of American Society of Agronomy. CSSA Special Publication N.º 30. Segoe Rd., Madison, WI, EUA. 177-200 pp.
- BUSHBY, H.V.A.; VALLIS, I.; MYERS, R.J.K. 1992. Dynamics of C in a pasture grass (*Panicum maximum* var. *trichoglume*)-soil system. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 381-387.
- CHAPMAN, D.; THARMARAJ, J.; AGNUSDEI, M.; HILL, J. 2011. Regrowth dynamics and grazing decision rules: further analysis for dairy production systems on perennial ryegrass (*Lolium perenne*) pastures. *Grass and Forage Science* 67, 77-95.
- CORNISH, P.S. 1987. Root growth function in temperate pastures. En: PEARSON, J.L.; ROBARDS, G.E. (Eds.). *Temperate pastures: their production, use and management*. Australian Wool Corporation, CSIRO. Melbourne, Vic. 79-98 pp.
- DAVIES, A.; EVANS, M.E.; EXLEY, J.K. 1983. Regrowth of perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. *Journal of Agricultural Science* 101, 131-137.
- DI RIENZO, J.A.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M.G.; GONZÁLEZ, L.; TABLADA, M.; ROBLEDÓ, C.W. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DOBERMAN, A.R. 2005. Nitrogen use efficiency – state of art. *Agronomy – Faculty Publications*. Paper 316, University of Nebraska, Lincoln, EUA. 16 p.
- FERRI, C.M. 2011. The seasonal and inter-annual patterns of biomass accumulation and crude protein in kleingrass (*Panicum coloratum*) in the

- semiarid Pampean region of Argentina. *Journal of Agriculture and Natural Resources* 38, 191-198.
- FULKERSON, W.; SLACK, K. 1994. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. *Grass and Forage Science* 49, 373-377.
- GASTAL, F.; NELSON, C.J. 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology* 105, 191-197.
- GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1988. Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. Proceeding of the XII Meeting of European Grassland Federation, Dublin, Iris Grassland Association, Belclare, Irlanda. 323-327 pp.
- GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany* 70, 437-442.
- GASTAL, F.; DURAND, J.L. 2000. Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards. En: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; DE MORAES, A.; NABINGER, C.; DE F. CARVALHO, P.C. (Eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. 15-39 pp.
- GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 2015. Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilization in pasture: review of the underlying ecophysiological processes. *Agriculture* 5, 1146-1171.
- GAUTIER, H.; VARLET-GRANCHER, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiology of Plant* 98, 424-430.
- GUSTAVSSON, A.M. 2011. A developmental scale for perennial forage grasses based on the decimal code framework. *Grass and Forage Science* 66, 93-108.
- HAYNES, R.J.; WILLIAMS, P.H. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49, 119-199.
- HERNÁNDEZ, O. 1991. Manejo del cultivo y respuesta al pastoreo. En: FERNÁNDEZ, O.A.; BREVEDAN, R.E.; GARGANO, A.O. (Eds.). *El pasto llorón. Su biología y manejo*, CERZOS, UNS, Bahía Blanca. 277-322 pp.
- JOHNSON, C.R.; REILING, B.A.; MISLEVY, P.; HALL, M.B. 2001. Effects of nitrogen fertilization and harvest date on yield, digestibility, fiber, and protein fractions of tropical grasses. *Journal of Animal Science* 79, 2439-2448.
- KNOPS, J.M.H.; BRADLEY, K.L.; WEDIN, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impact on ecosystem nutrient cycling. *Ecology Letters* 5, 454-466.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. En: HODGSON J.; ILLIUS, A.W. (Eds.). *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, Oxon, Reino Unido. 3-36 pp.
- LEMAIRE, G.; CULLETON, N. 1989. Effects of nitrogen applied after the last cut in autumn on a tall fescue sward. 2. Uptake and recycling of nitrogen in the sward during winter. *Agronomie* 9, 241-249.
- LEVENE, H. 1960. Robust test for quality of variance. En: OLKIN, I. (Ed.). *Contributions to Probability and Statistics*. Stanford University Press, CA. 278-292 pp.
- LUPWAYI, N.Z.; HAQUE, I. 1999. Leucaena hedgerow intercropping and cattle manure application in the Ethiopian highlands. 1. Decomposition and nutrient release. *Biology and Fertility of Soil* 24, 182-195.
- MACADAM, J.W.; VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J. 1989. Effects of nitrogen supply on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology* 89, 549-556.
- MATHEWS, B.W.; MIYASAKA, C.; TRITSCHLER, J.P. 2004. Mineral nutrition of C4 forage grasses. En: MOSER, L.H.; BURSON, B.L.; SOLLENBERGER, L.E. (Eds.). *Warm-Season (C4) Grasses*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin, EUA. 217-265 pp.
- MATTHEW, C.; LEMAIRE, G.; SACKVILLE HAMILTON, N.R.; HERNÁNDEZ-GARAY, A. 1995. A Modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliation swards. *Annals of Botany* 76:579-587.
- MAZZANTI, A.; LEMAIRE, 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, 352-359.
- MYERS, R.J.K.; ROBBINS, G.B. 1991. Sustaining productive pastures in the tropics; 5: Maintaining productive sown grass pastures. *Tropical Grassland* 25, 104-110.
- 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.
- PEYRAUD, J.L.; ASTIGARRAGA, L. 1998. Review of the effect of nitrogen fertilization on the chemical composition, intake, digestion and nutritive value of fresh herbage: consequences on animal nutrition and N balance. *Animal Feed Science and Technology* 72, 235-259.
- ROBSON, M.J.; PARSON, A.J. 1978. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. 1. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition. *Annals of Botany* 42:1185-1197.
- SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B.; CHEN, H.J. 1968. A comparative study of various test for normality. *Journal of the American Statistical Association* 63, 1343-1372.
- SILVA, V.J.; PEDREIRA, C.G.S.; SOLLENBERGER, L.E.; SILVA, L.S.; YA-SUOKA, J.I.; ALMEIDA, I.C.L. 2016. Canopy height and N affect herbage accumulation, nutritive value, and grazing efficiency of "Mulato II" brachiariagrass. *Crop Science* 56, 2054-2061.
- SINCLAIR, T.R.; HORIE, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science* 29, 90-98.
- SIMONS, J.C.; LEMAIRE, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42, 373-380.
- SKINNER, R.H.; SIMMONS, S.R. 1993. Modulation of leaf elongation, tiller appearance and tiller senescence in spring barley by far-red light. *Plant Cell and Environment* 16, 555-562.
- VENDRAMINI, J.M.B.; DUBEUX, J.C.B.; SILVEIRA, M.L. 2014. Nutrient cycling in tropical pasture ecosystems. *Agrária - Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 9, 308-315.
- WEDIN, D.A. 2004. C₄ grasses: Resource use, ecology, and global change. En: MOSER, L.E.; BURSON, B.L.; SOLLENBERGER, L.E. (Eds.). *Warm-season (C₄) grasses*. Agronomy Monograph 45. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI. 15-50 pp.