

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS AÉREAS EN
GRAMÍNEAS FORRAJERAS CON DISTINTA VELOCIDAD DE FLUJO DE
TEJIDOS**

por

Ana Lucía DÁVILA CASCO

María Liliana NOGUEIRA DA SILVEIRA

**Trabajo final de grado presentado
como uno de los requisitos para
obtener el título de Ingeniero Agrónomo**

PAYSANDÚ

URUGUAY

2026

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia

“Creative Commons Reconocimiento – No comercial – Compartir igual”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. (Mag.) Diego Michelini

Codirector/a:

Ing. Agr. (Dr.) Javier García Favre

Tribunal:

Ing. Agr. (Mag.) Ricardo Rodríguez

Ing. Agr. (Mag.) Diego Michelini

Ing. Agr. (Dr.) Pablo Boggiano

Fecha:

13 de marzo de 2026

Estudiantes:

Ana Lucía Dávila Casco

María Liliana Nogueira da Silveira

AGRADECIMIENTOS

A nuestras familias, por su apoyo incondicional e impulsarnos cada día a lograr nuestro objetivo.

A nuestros amigos, por acompañarnos a lo largo de cada etapa. A nuestro cotutor, Ing. Agr. (Dr.) Javier García Favre, cuya dedicación, guía y compromiso fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo. Su orientación académica y humana marcaron una diferencia decisiva. Asimismo, extendemos nuestro agradecimiento al Ing. Agr. Luciano Zacarias, por su apoyo, sus aportes técnicos y su disposición permanente para colaborar en cada instancia.

A la Facultad de Agronomía y Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni, por proporcionarnos el ámbito académico y los recursos necesarios para desarrollar este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	7
RESUMEN	8
SUMMARY	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1. Morfogénesis aérea vegetal	12
2.1.1. El proceso morfogenético.....	12
2.1.2 Tasa de aparición de hojas.....	13
2.1.3 Tasa de elongación foliar.....	15
2.1.4 Vida media foliar	16
2.2 Factores ambientales que afectan los procesos morfogenéticos y variables estructurales de las pasturas.....	17
2.2.1 Temperatura.....	17
2.2.2 Agua	18
2.2.3 Nitrógeno	18
2.3 Características funcionales de especies capturadoras y conservadoras.....	19
2.4 Descripción de las especies de estudio	20
2.4.1 Nassella neesiana.....	20
2.4.2 Paspalum quadrifarium.....	22
2.4.3 Bromus auleticus	23
2.4.4 Paspalum dilatatum	24
2.4.5 Festuca arundinacea.....	26
2.5 Clasificación de las especies en estudio según el uso de los recursos.....	28
3. HIPÓTESIS	29
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
4.1. Condiciones experimentales generales.....	30
4.1.1 Lugar y período experimental	30
4.1.2 Información meteorológica.....	30

4.1.3 Especies	30
4.1.4 Diseño experimental.....	30
4.1.5 Instalación del ensayo.....	31
4.2 Metodología experimental.....	32
4.2.1 Mediciones detalladas de cada macollo.....	32
4.2.2 Variables calculadas	33
4.2.2.1 Tasa de aparición de hoja (TAH)	33
4.2.2.2 Número de hojas por macollo en función de los grados día acumulados.....	33
4.2.2.3 Filocrón.....	33
4.2.2.4 Duración de la elongación foliar	33
4.2.2.5 Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados	33
4.2.2.6 Tasa de elongación foliar.....	34
4.2.2.7 Tasa de elongación foliar por macollo	34
4.2.2.8 Estadísticos descriptivos para las variables TEF-hoja y TEF-macollo	34
4.2.2.9 Tablas ANAVA	34
4.2.2.10 Análisis de medias	35
4.2.2.11 Grados día acumulados (GDA)	35
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	36
5.1 Variables meteorológicas	36
5.2 Tasa de aparición de hojas (TAH).....	36
5.3 Número de hojas por macollo en función de los GDA.....	38
5.4 Filocrón.....	40
5.5 Duración de la elongación foliar	41
5.6 Tasa de elongación foliar diaria para las especies evaluadas durante el período de estudio.....	43
5.7 Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados	49
5.8 Tasa de elongación de todas las hojas dentro del macollo para las especies evaluadas durante el período de estudio	53
6. CONCLUSIONES.....	60
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62
8. ANEXOS	70

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla n.

Tabla 1 <i>Parámetros de las ecuaciones número de hojas por macollo por especie en función de GDA</i>	39
Tabla 2 <i>Filocrón de las cinco especies evaluadas</i>	40
Tabla 3 <i>Estadísticos descriptivos de la dinámica de la TEF por hoja</i>	45
Tabla 4 <i>ANAVA para la variable TEF por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)</i>	46
Tabla 5 <i>Análisis de comparación de medias de TEF por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)</i>	47
Tabla 6 <i>ANAVA para la variable TEF máxima por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)</i>	48
Tabla 7 <i>Análisis de comparación de medias de TEF máxima por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)</i>	49
Tabla 8 <i>Estadísticos descriptivos de la dinámica de la TEF por macollo</i>	55
Tabla 9 <i>ANAVA para la variable TEF por macollo promedio (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)</i>	56
Tabla 10 <i>Análisis de comparación de medias de TEF por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)</i>	56
Tabla 11 <i>ANAVA para la variable TEF máxima por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)</i>	57
Tabla 12 <i>Análisis de comparación de medias de TEF máxima por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)</i>	58

Figura n.

Figura 1 <i>Relación entre las variables morfogenéticas y las características estructurales para algunas especies de gramíneas forrajeras</i>	13
Figura 2 <i>Representación esquemática del diseño experimental del trabajo</i>	31
Figura 3 <i>Humedad relativa, temperatura máxima, media y mínima para el período de estudio</i>	36
Figura 4 <i>TAH (hojas.día⁻¹) en función de los GDA</i>	37
Figura 5 <i>Número de hojas producidas por macollo por especie en función de los GDA</i>	38
Figura 6 <i>Duración de la elongación foliar</i>	42
Figura 7 <i>Tasa de elongación foliar por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹) y temperatura media del aire (°C)</i>	43
Figura 8 <i>Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados</i>	50
Figura 9 <i>Dinámica del largo de la cuarta hoja por especie en relación con la acumulación térmica</i>	52
Figura 10 <i>Tasa de elongación foliar por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹) y temperatura media del aire (°C)</i>	53

RESUMEN

Los pastizales naturales constituyen la base de la ganadería uruguaya y cumplen funciones clave en la conservación de la biodiversidad y la estabilidad (capacidad de mantener su funcionamiento frente a variaciones ambientales) de los sistemas productivos. En este contexto, resulta fundamental comprender las estrategias de las especies forrajeras para sostener la productividad y la resiliencia (capacidad de recuperarse luego de perturbaciones) de estos ecosistemas. Uno de los marcos conceptuales de rasgos funcionales vegetales distingue entre especies capturadoras de recursos, las cuales son de rápido crecimiento y alta producción a corto plazo, y especies conservadoras de recursos, de crecimiento más lento, mayor longevidad y tolerancia al estrés. Los caracteres morfogenéticos constituyen indicadores clave de estas estrategias, ya que reflejan la forma en que las especies asignan y utilizan los recursos. Sin embargo, aún son escasos los estudios que comparan sistemáticamente estos rasgos bajo el marco conceptual capturadoras-conservadoras en especies forrajeras locales. En este trabajo se analizaron cuatro especies contrastantes, con *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh (*Festuca arundinacea*) como especie testigo, a fin de evaluar las diferencias morfogenéticas asociadas a cada estrategia funcional.

Palabras clave: pastizales naturales, estrategias funcionales, caracteres morfogenéticos, especies forrajeras, especies capturadoras-conservadoras

SUMMARY

Natural grasslands are the foundation of Uruguay's livestock production and play a key role in biodiversity conservation and in maintaining the stability of productive systems. In this context, it is essential to understand the strategies of forage species that sustain the productivity and resilience of these ecosystems. One of the frameworks of plant functional traits distinguishes between acquisitive species, characterized by rapid growth and high short-term productivity, and conservative species, which exhibit slower growth, greater longevity, and higher stress tolerance. Morphogenetic traits are key indicators of these strategies, as they reflect how species allocate and utilize resources. However, there are still few studies that systematically compare these traits under the acquisitive–conservative conceptual framework in local forage species. In this study, four contrasting species were analyzed, with *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh (*Festuca arundinacea*) used as a reference species, in order to evaluate the morphological differences associated with each functional strategy.

Keywords: natural grasslands, functional strategies, morphological traits, forage species, acquisitive-conservative species

1. INTRODUCCIÓN

El campo natural es la principal base forrajera de la ganadería en el Uruguay. Las pasturas naturales poseen una rica diversidad genética de especies nativas, que determina su estabilidad productiva a través de los años. Sin embargo, la falta de medidas de manejo adecuadas desde la introducción del ganado ha provocado un progresivo deterioro de esta valiosa base forrajera (Zanoniani et al., 2001). En este contexto, comprender las estrategias de crecimiento y persistencia de las especies forrajeras resulta clave para manejarlas de manera sustentable y así sostener su productividad y la resiliencia a largo plazo.

El enfoque de los rasgos funcionales vegetales permite caracterizar a las especies de acuerdo con su estrategia de utilización de recursos (Lavorel & Garnier, 2002). Dentro de este marco, se distinguen especies denominadas *capturadoras*, que presentan altas tasas de crecimiento, rápida aparición de hojas y elevada producción en el corto plazo, pero con menor capacidad de persistencia. Asimismo, se encuentran las especies *conservadoras*, que crecen más lentamente y muestran menor plasticidad en condiciones favorables, pero poseen una mayor longevidad y tolerancia a situaciones de estrés (Reich, 2014). Este eje capturadoras-conservadoras ofrece una herramienta conceptual valiosa para interpretar la dinámica de los pastizales y predecir sus respuestas frente a perturbaciones, como la defoliación o la sequía (Altesor et al., 2005; Garnier et al., 2016).

Los caracteres morfogenéticos constituyen indicadores relevantes de estas estrategias. Variables como la tasa de aparición de hojas, el filocrón, la altura de la planta o la asignación de biomasa entre órganos permiten inferir cómo cada especie equilibra la captación y el uso de recursos (Lemaire & Chapman, 1996). Estudios clásicos en Uruguay y la región (Carámbula, 1991; Rosengurtt, 1979) han destacado la importancia de dichos rasgos en la adaptación de las especies, aunque aún son escasas las comparaciones sistemáticas que integren de forma explícita el marco conceptual de capturadoras y conservadoras en especies forrajeras locales.

En este trabajo se evaluaron cuatro especies contrastantes en sus características funcionales, junto con *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh (*Festuca arundinacea*) como especie testigo de referencia, ya que además del amplio conocimiento morfogenético que existe sobre esta, es ampliamente utilizada y conocida en sistemas

productivos (Carámbula, 1991). La selección respondió a su representatividad en los sistemas pastoriles y a la posibilidad de contrastar diferentes estrategias de crecimiento y persistencia.

Comprender la relación entre la morfogenésis de las especies y sus estrategias funcionales no solo aporta al conocimiento científico, sino que también tiene implicancias prácticas en el manejo de pasturas. Identificar cuales especies ofrecen mayor estabilidad a lo largo del año y cuáles responden con mayor producción en condiciones favorables es esencial para diseñar sistemas ganaderos más sustentables y resilientes (Modernel et al., 2016).

En este marco, se planteó como objetivo general analizar los caracteres morfogenéticos de cuatro especies forrajeras contrastantes, *Paspalum dilatatum* Poir., *Bromus auleticus* Trin. ex Nees, *Paspalum quadrifarium* Lam. y *Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth, enmarcados en el eje funcional capturadoras-conservadoras, y considerando a *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh como especie testigo de referencia. Desde ahora nombraremos las especies como *Paspalum dilatatum*, *Bromus auleticus*, *Paspalum quadrifarium*, *Nassella neesiana* y *Festuca arundinacea*.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Morfogénesis aérea vegetal

2.1.1. El proceso morfogenético

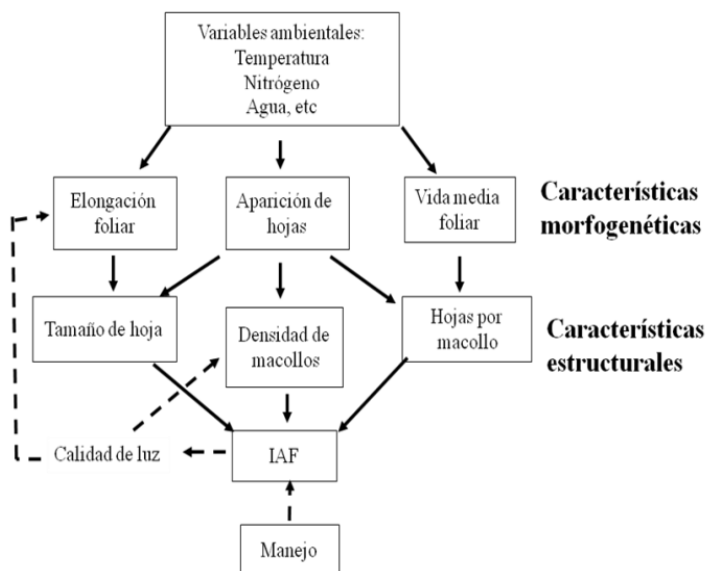
La morfogénesis estudia el origen y desarrollo de los distintos órganos de una planta y la sucesión de ciertos eventos de producción, expansión y forma vegetal en el espacio (Gomide, 1997). Los procesos morfogenéticos consisten en la tasa de aparición de nuevos órganos y sus tasas de elongación, senescencia (Lemaire & Chapman, 1996). Todos estos procesos morfogenéticos son condicionados fuertemente por el ambiente (variaciones en temperatura, nutrición nitrogenada, agua, entre otros factores) (Chapman & Lemaire, 1993).

Los meristemas de los macollos son los tejidos que regulan la tasa de aparición y expansión de hojas, al igual que en tallos y raíces. La actividad de un meristema (zona de crecimiento de hoja, ápice de raíz, yema de macollo, meristema intercalar de hoja y tallo) es analizada a través de las tasas potenciales de división y expansión celular (Lemaire, 1997). Estas tasas interaccionan con parámetros ambientales como temperatura, calidad de luz percibida por las plantas o signos externos tipo fotoperíodo (Lemaire, 1997).

En una pastura de gramíneas en estado vegetativo, en la cual se producen hojas y macollos, la morfogénesis de las plantas puede ser descrita por tres características principales: tasa de aparición de hojas, tasa de elongación foliar y vida media foliar. Estas características están determinadas genéticamente, y tienen gran influencia de variables ambientales, como, por ejemplo, temperatura, suministro de nutrientes y condición hídrica del suelo. A su vez, dichas variables morfogenéticas determinan las tres principales características estructurales de una pastura, las cuales son el tamaño foliar, la densidad de macollos y el número de hojas verdes por macollo (Lemaire & Chapman, 1996). Estas características son las que definen el índice de área foliar (IAF) de las pasturas y, con ello, la capacidad de captura de radiación incidente para el proceso de fotosíntesis que abastece las funciones de crecimiento (Colabelli et al., 1998). En la Figura 1 se puede observar un esquema representativo.

Figura 1

Relación entre las variables morfogenéticas y las características estructurales para algunas especies de gramíneas forrajeras



Nota. Tomado de Chapman y Lemaire (1993).

Según Gomide (1997), comprender las características morfogenéticas de las gramíneas permite entender las características de la curva de producción y acumulación de forraje y, a su vez, la estimación de la calidad del pasto junto con la posibilidad de recomendación de prácticas de manejo diferenciadas.

2.1.2 Tasa de aparición de hojas

La tasa de aparición de hojas (TAH) es el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo. Este puede ser expresado en días o en grados día, dada su estrecha relación con la temperatura; para ello, se calcula como el producto de cantidad de hojas en el período dividido la temperatura media diaria acumulada (temperatura media diaria-temperatura base) (Colabelli et al., 1998). Además, la TAH juega un rol central en la morfogénesis de las plantas porque influye directamente en cada uno de los tres componentes de la estructura de la pastura (Cruz & Boval, 2000; Lemaire & Chapman, 1996).

De acuerdo con Nabinger (1999), la tasa de formación de hojas en un macollo se mantiene relativamente estable cuando se expresa en función de la suma térmica acumulada, bajo condiciones ambientales no limitantes. De este modo, el número acumulado de hojas puede describirse mediante una relación aproximadamente lineal

con los grados-día, asociada al efecto de la temperatura sobre la dinámica de aparición foliar.

Mitchell (1953) y Anslow (1966 como se citan en Carámbula, 2004), señalan que la TAH está condicionada por diversos factores ambientales, entre ellos la radiación solar, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes. Asimismo, Carámbula (2002) indica que dicha velocidad presenta variaciones estacionales. Durante el invierno, en varias especies templadas, la aparición foliar ocurre alrededor de cada tres semanas, y las hojas poseen una duración de vida de ocho a diez semanas. En cambio, en primavera y verano la aparición puede producirse en menos de una semana, con una longevidad de entre cuatro y cinco semanas.

La TAH influye directamente sobre el peso del macollo y sobre la tasa de macollaje (número de macollos/área) (Carámbula, 2002). Las variaciones interespecíficas en la TAH determinan la estructura de la pastura; altas tasas se corresponden con pasturas con mayor densidad de macollos pequeños, y bajas tasas, con pasturas con menores poblaciones de macollos grandes (Colabelli et al., 1998).

En las axilas foliares se desarrollan yemas que, bajo condiciones ambientales favorables, pueden originar nuevos macollos. Los meristemas de estos brotes presentan una estructura similar a la del macollo original y continúan generando hojas, en cuyas axilas se forman, a su vez, nuevas yemas. Este proceso se repite de manera continua, lo que da lugar al fenómeno conocido como macollaje (Carámbula, 2002).

Una misma planta puede albergar múltiples generaciones de macollos, ya que cada yema axilar posee el potencial de originar un nuevo brote o ramificación. La aparición de estos macollos y de sus respectivas hojas se encuentra estrechamente sincronizada con la formación foliar del tallo principal, lo cual genera un patrón de desarrollo predecible. En consecuencia, el potencial de macollaje de un genotipo está determinado por la velocidad de aparición de hojas, dado que cada hoja nueva aporta una yema axilar (Nabinger, 1999).

A nivel del meristema, se denomina plastocrón al intervalo de tiempo que transcurre entre la iniciación de dos primordios foliares consecutivos. A nivel de macollo, el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas es llamado filocrón (Lemaire & Agnusdei, 2000). El filocrón para especies C3 se calcula usando 0 °C como temperatura base y 8-9 °C para especies C4 (Lemaire & Agnusdei, 2000). En especies

de gramíneas C3, el filocrón depende del genotipo y del nivel de inserción de la hoja; a su vez, está condicionado por factores ambientales, tales como la luz, temperatura, humedad del suelo, nutrientes y la intensidad de la defoliación (Gomide, 1997).

Uno de los aspectos clave en las decisiones de manejo de muchos establecimientos ganaderos es la determinación del intervalo de pastoreo. La TAH está directamente implicada en el proceso (Rawnsley et al., 2010). Se ha demostrado que un intervalo de pastoreo basado en el estado de rebrote foliar optimiza la persistencia, la producción, la utilización y la calidad de las especies forrajeras templadas (Donaghy et al., 2008; Fulkerson & Donaghy, 2001; Rawnsley et al., 2002; Turner et al., 2006). El enfoque planteado por Rawnsley et al. (2010), denominado *rotación de pastoreo basada en el número de hojas*, define el intervalo de pastoreo según la cantidad de hojas desarrolladas por cada macollo. La capacidad de ajuste del intervalo de pastoreo frente a los cambios estacionales depende de un monitoreo continuo y preciso de la TAH en el campo, lo que requiere registros detallados y observaciones regulares por parte de los productores, estimación que en general requiere tiempo y tiene cierta ambigüedad, lo que ha llevado a recomendaciones del intervalo entre pastoreos basadas en el número de hojas (Rawnsley et al., 2010).

2.1.3 Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación foliar (TEF) es la relación entre el aumento en longitud de la lámina verde y un intervalo de tiempo determinado. Al igual que la TAH, ese intervalo de tiempo puede medirse en días o grados día (Colabelli et al., 1998). Además, esta puede ser definida como el producto entre la tasa de producción de células y la tasa y duración de la expansión celular. La TEF cesa cuando la lígula está expuesta por completo, estado que se denomina de hoja completamente expandida.

Esta variable quizá constituye el rasgo morfogenético más estrechamente vinculado con el rendimiento forrajero y el rendimiento individual por macollo. Sin embargo, la selección genética orientada a incrementar esta tasa suele presentar una correlación negativa con el número de macollos por planta (Skinner & Nelson, 1994). Debido a su fuerte asociación con la productividad, este carácter ha sido empleado como criterio de selección en programas de mejoramiento genético de pasturas (Hazard, 1996).

El genotipo y el ambiente son muy influyentes sobre la TEF. En este sentido, la tasa de crecimiento elemental relativa, entendida como la velocidad de expansión de los tejidos

foliares a escala local dentro de la zona de crecimiento, se ve modificada por las condiciones ambientales. Por ejemplo, las bajas temperaturas reducen dicha tasa, mientras que la sequía reduce el tamaño y la tasa de crecimiento elemental relativa en la zona de crecimiento (Schnyder et al., 2000). También, la TEF se ve influenciada por la altura de la pastura o, en su defecto, por el IAF (Lemaire & Agnusdei, 2000). Pasturas mantenidas con un IAF reducido y sometidas a defoliaciones frecuentes presentan menores tasas de elongación que aquellas manejadas con defoliaciones más espaciadas (Grant et al., 1989). Según Mazzanti et al. (1994), esta disminución en la TEF puede alcanzar valores cercanos al 20 % al pasar de un IAF de 2,4 a 1,6 en pasturas de Festuca.

2.1.4 Vida media foliar

La vida media foliar es el período transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de su senescencia, y puede ser expresada como número de intervalos de aparición de hojas. Las hojas tienen una vida limitada, lo cual es una característica relativamente estable para cada genotipo (Colabelli et al., 1998). Tras completar su elongación, la hoja permanece verde y funcional durante un período determinado, hasta que el inicio de la senescencia coincide con la aparición y el crecimiento de una nueva hoja, posterior al número máximo de hojas vivas.

La vida media foliar (VMF) puede cuantificarse de forma directa como el intervalo entre la aparición de una nueva hoja y el comienzo de su senescencia. Esta característica representa el período durante el cual —luego de una completa defoliación— los tejidos verdes de hojas se acumulan en macollos adultos individuales sin ninguna pérdida por senescencia.

Luego de ello, comienza la acumulación de tejido muerto, que se superpone con la acumulación de tejido verde de hojas nuevas y establece un balance entre la aparición y la desaparición de tejido de hojas en macollos individuales. En este estado de rebrote, se obtiene la máxima cantidad de tejido verde en la pastura. Por lo tanto, como lo propusieron Lemaire y Chapman (1996), la VMF puede ser usada para la caracterización de las diferentes aptitudes de las especies para acumular tejido foliar. Debido a esto, la VMF determina el número máximo de hojas vivas que un macollo individual puede sostener cuando se alcanza el rendimiento máximo (Lemaire & Agnusdei, 2000).

2.2 Factores ambientales que afectan los procesos morfogénéticos y variables estructurales de las pasturas

2.2.1 Temperatura

De acuerdo con Colabelli et al. (1998), la velocidad de un proceso morfogénético es proporcional al incremento de temperatura, por encima de un umbral por sobre el cual la planta responde desarrollándose o creciendo. Sin embargo, en pastos existe un rango térmico óptimo para la expresión máxima del crecimiento, ya que temperaturas superiores reducen sustancialmente la tasa de crecimiento debido a la inactivación enzimática y al aumento de la demanda respiratoria (Pollock, 1990, como se cita en Del Pozo Rodríguez, 2004). Entre los factores ambientales, la temperatura es el factor frente al cual las plantas responden de forma inmediata (Colabelli et al., 1998).

Cuando una hoja emerge, lo hace a una TEF determinada por la temperatura. Luego de un período de tiempo —que corresponde a la duración de la elongación, el cual es proporcional al intervalo de aparición foliar—, la hoja en elongación alcanza su tamaño final (TFM) y permanece verde durante su VMF (Lemaire & Agnusdei, 2000).

La TEF, al igual que la TAH, aumenta proporcionalmente con la temperatura y, por lo general, la relación entre ambas variables es exponencial (Colabelli et al., 1998). No obstante, estudios realizados en rangos estrechos de temperaturas o períodos cortos de tiempo pueden mostrar una relación lineal debido al efecto instantáneo de la temperatura sobre la elongación foliar.

Entre las especies C3, puede distinguirse cómo *Nassella neesiana* responde a la temperatura: las TEF son menores frente a bajas temperaturas y aumentan cuando la temperatura se incrementa. A su vez, puede observarse que las especies C3 mantienen mayores TEF que las C4 en primavera, dentro de un rango de temperatura entre 12,5 y 17,5 °C en la región de La Pampa Deprimida de la provincia de Buenos Aires (Lemaire & Agnusdei, 2000).

A medida que aumentan las temperaturas medias diarias con el avance estacional, la TAH y la TEF aumentan de forma simultánea. Dado que el número máximo de hojas por macollo tiende a ser constante para cada especie, este incremento en la producción de tejido implica un acortamiento de la duración media de las hojas durante el período de crecimiento activo. En consecuencia, se incrementa la tasa de senescencia y se acelera el recambio de tejidos (Colabelli et al., 1998).

2.2.2 Agua

El déficit hídrico influye de manera significativa en los procesos morfogénicos de las plantas. La baja disponibilidad hídrica provoca una reducción en la TEF y en la tasa de macollaje, limita el tamaño final de las hojas y disminuye el número de hojas activas por macollo (Colabelli et al., 1998). Estos efectos, combinados con un aumento en la senescencia foliar y de los macollos, conducen a una reducción en la VMF y a una menor densidad de las pasturas (Turner & Begg, 1978).

Como consecuencia de dicha disminución del área foliar, se reduce la capacidad de interceptar radiación solar, lo que afecta la eficiencia en la conversión de energía y limita la fotosíntesis (Durand et al., 2000, como se cita en Tricot Cuña, 2017). Esta menor demanda de asimilados en la parte aérea favorece su redistribución hacia los órganos subterráneos y promueve el crecimiento de raíces (Passioura, 1982).

En este contexto, muchas especies desarrollan una mayor proporción de biomasa radical, lo cual incrementa la relación raíz/parte aérea como estrategia adaptativa frente a la sequía (Gales, 1979; Turner & Begg, 1978). También se ha observado que, frente a situaciones de estrés hídrico, las raíces tienden a crecer en profundidad en busca de mayor disponibilidad de agua en estratos más profundos del suelo.

2.2.3 Nitrógeno

La disponibilidad de nitrógeno representa uno de los principales factores limitantes para el crecimiento de gramíneas forrajeras, dado su papel esencial en los procesos de síntesis proteica y expansión foliar. Una mayor oferta de este nutriente estimula la TEF y promueve el desarrollo de una mayor área foliar activa. Como consecuencia, se incrementa la capacidad del dosel para interceptar la radiación solar incidente, lo que favorece la actividad fotosintética y se traduce en un aumento del crecimiento y de la acumulación de biomasa forrajera (Mazzanti et al., 1994).

La disponibilidad de nitrógeno influye de manera significativa en la TEF. Se registran valores considerablemente inferiores —entre tres y cuatro veces menores— en situaciones de deficiencia del nutriente respecto a condiciones no limitantes (Gastal et al., 1992). Este efecto estaría relacionado con la cantidad de nitrógeno acumulado en la zona meristemática de elongación, en especial en los sitios de división celular. Por su parte, MacAdam et al. (1988) señalan que la mejora en la TEF, producto del suministro de nitrógeno, se asocia a un incremento en la producción celular, manifestado en una

mayor cantidad diaria de células epidérmicas maduras y un aumento en la proporción de células mesófilas activas en división.

Además de la TEF, el largo final de hojas aumenta considerablemente con la nutrición nitrogenada (Lemaire & Chapman, 1996). Este efecto positivo puede explicarse por incrementos en la TEF y en la duración de la elongación foliar en respuesta a este nutriente (Lemaire & Chapman, 1996).

Por otra parte, diversos autores han señalado que la TAH no presenta una respuesta significativa frente a variaciones en la disponibilidad de nitrógeno, lo que indica una relativa independencia de esta variable respecto al nivel nutricional con dicho elemento (Wilman & Wright, 1983, como se cita en Colabelli et al., 1998).

Diversos estudios han demostrado que el macollaje responde de manera positiva al suministro de nitrógeno, lo cual se refleja en un aumento en la formación de nuevos macollos (Colabelli et al., 1998). Cuando la disponibilidad del nutriente es elevada, puede observarse una mayor cantidad de macollos emitidos y un incremento en la tasa de macollaje, aunque sin necesariamente alterar la TAH. No obstante, más allá del efecto del nitrógeno, la dinámica del macollaje está estrechamente vinculada a la TAH, ya que el potencial de macollar varía entre especies según sus características morfogénicas particulares (Cruz & Boval, 2000). La respuesta a la adición de nitrógeno en macollaje está condicionada por la cantidad y la calidad de la luz, por lo que dicha capacidad de macollaje dependerá también del manejo de la defoliación. Eso se visualiza, por ejemplo, en el trabajo de Mazzanti et al. (1994), en donde la respuesta al nitrógeno en condiciones de clausura a la defoliación o de pastoreo intermitente fue principalmente en TEF y de poca magnitud en macollaje, mientras que en pastoreo continuo la respuesta fue más importante en macollaje y de menor magnitud en TEF.

2.3 Características funcionales de especies capturadoras y conservadoras

La amplia diversidad de especies presentes en el campo natural, al agruparse en grupos funcionales resultantes de la combinación de formas de vida, ciclo de crecimiento y aceptabilidad por parte de los animales (Rosengurtt, 1979), facilita una regulación más precisa de las intervenciones y sus efectos (Pillar, 1996).

Según Cruz et al. (2010), las especies se pueden clasificar en grupos de especies que muestran rasgos o características biológicas similares a cierto nivel de suministro de

recursos o intensidad de perturbación. A su vez, describen, por un lado, a las especies con estrategia de captura rápida de recursos y, por otro, a las de reserva de recursos.

Las especies caracterizadas por una estrategia de captura rápida de recursos se distinguen por exhibir elevadas tasas fotosintéticas, una mayor área foliar específica (AFE) y un menor contenido de materia seca foliar (CMSF). En cambio, las especies con estrategias conservadoras de recursos se asocian con tasas fotosintéticas más bajas, valores más altos de CMSF y menor AFE. Además, el CMSF presenta una correlación negativa con la AFE y positiva con la resistencia mecánica al corte (Cruz et al., 2010). Según Cruz et al. (2010), la estrategia de captura respondería más bien a una adaptación orientada a maximizar la intercepción de luz. De hecho, este tipo morfológico permite optimizar la captación de luz en valores bajos del IAF.

De acuerdo con Cruz et al. (2010), las especies que poseen un mayor CMSF presentan también una VMF más prolongada, acompañada por una mayor acumulación de tejidos estructurales y de pared celular. Esto se traduce en una menor digestibilidad y palatabilidad del forraje. Dichas especies suelen mostrar valores bajos de AFE y un alto contenido de tejidos de sostén, lo que determina una mayor resistencia al corte y un valor nutritivo forrajero más limitado. Este grupo corresponde típicamente a las denominadas *especies conservadoras de recursos*, mientras que aquellas con bajo CMSF y alta AFE se asocian a estrategias de captura rápida de recursos y se caracterizan por una VMF más corta.

2.4 Descripción de las especies de estudio

2.4.1 Nassella neesiana

Esta especie habita campos muy variados y, durante el período frío del año, es el pasto más frecuente y la forrajera campestre más importante del país. *Nassella neesiana* presenta gran persistencia con un adecuado manejo del pastoreo y muy buena resiembra (Boggiano, 1990). Es una especie perenne, de síndrome fotosintético C3, de ciclo de producción invernal, con hábito cespitoso y de tipo productivo tierno-fino (Rosengurtt, 1979). El período de floración comienza en octubre y sazona desde fines de noviembre hasta principios de enero (Rosengurtt et al., 1970). Es muy conocida por su fruto (flechilla), provisto de un apéndice punzante o callus, que favorece su propagación (Izaguirre, 1992).

Existe una gran variabilidad en cuanto a la morfología de esta especie con respecto a su vellosidad y aspereza. Las variantes glabras y casi lisas pueden considerarse tiernas, pero al aumentar la vellosidad y aspereza de la planta tiende a ser de tipo más ordinario (Berretta, 1976). Por lo general, es una especie altamente seleccionada por el ganado. Es la gramínea perenne invernal que más abunda en las comunidades de campo natural, luego de especies del género *Piptochaetium* (Rosengurtt, 1946). De acuerdo con el trabajo de Cruz et al., (2019), en el cual evaluaron el CMSF y AFE para 63 especies forrajeras de los campos naturales de Sudamérica, ubica a *Nassella neesiana* con valores de CMSF de 389 mg/g y un AFE de 16 m²/g.

Esta especie muestra una gran resistencia a los factores climáticos adversos, y solo desaparece con pastoreos de intensidad excesiva. Se caracteriza por tener hojas largas y anchas, las cuales se mantienen tiernas hasta la antesis. Es muy consumida por vacunos y lanares hasta que aparecen las panojas, lo que provoca que la floración sea escasa en los pastizales debido al pastoreo selectivo por los animales. Además, se observa que las plantas de esta especie son menos consumidas cuando sus frutos maduran (Boggiano, 1990; Rosengurtt, 1946). Esta gramínea forrajera es particularmente útil en condiciones de regeneración de los campos, y el daño causado por las flechillas es mínimo debido al impacto que los animales ejercen sobre las plantas (Rosengurtt, 1946).

La germinación es considerada como bastante lenta (veinticuatro días postsiembra) y escalonada, y la emergencia del tapiz se completa en un período cercano a tres semanas. El crecimiento inicial es levemente débil y toma vigor desde mediados de invierno en adelante (Boggiano, 1990; Rosengurtt, 1946).

A su vez, esta especie tiene una excelente capacidad de resiembra cuando se le permite florecer. En un estudio comparativo con otras gramíneas invernales, (Boggiano, 1990) demostró que fue la especie que más se resembró y que se propagó por toda el área encontrándose en el 60 % de las parcelas estudiadas.

Para *Nassella neesiana*, Peirano Puigvert y Rodríguez Carvallo (2004) reportaron valores de tasa de elongación foliar de 0,230 cm/macollo/día y de tasa de aparición de hojas de 0,024 hojas/día en tratamientos sin aplicación de nitrógeno (N0). En concordancia, Errandonea Panissa y Kuchman Bottaro (2008) obtuvieron resultados similares, con valores de 0,234 cm/macollo/día para la TEF y de 0,022 hojas/día para la TAH. Cabe señalar que las mediciones reportadas en ambos estudios fueron realizadas

durante el período invernal. Por su parte, Agnusdei et al. (1998 como se cita en Castaño, 2003), observaron variaciones marcadas en el filocrono de *N. neesiana* entre condiciones naturales y potenciales de crecimiento (aproximadamente no limitantes en términos de nutrición mineral e hídrica), registrando un marcado aceleramiento en la producción de hojas bajo estas últimas. El intervalo de aparición foliar varió entre 303 y 185 °C·día (GCD), lo que evidencia la elevada plasticidad que presenta la especie para esta variable.

2.4.2 Paspalum quadrifarium

Es una especie C4 de hábito de vida perenne, con crecimiento cespitoso y de ciclo primavera-estival. Asimismo, presenta baja calidad nutricional, palatabilidad y accesibilidad (Sacido et al., 2004). Posee tipo productivo duro al crecer, pero es apetecible cuando es joven. Los individuos adultos forman matas compactas y erectas de hasta 1,8 m de altura, y se encuentra en campos de suelos variados, excepto en aquellos muy pobres y de inundación permanente. Comúnmente se le llama *paja mansa* (Rosengurt, 1946). Florece desde noviembre y sazona en diciembre y enero (Pereira Machín, 2006).

De acuerdo con Laterra et al. (1998), los pajonales dominados por *Paspalum quadrifarium* presentan una capacidad de carga relativamente baja en comparación con el promedio regional, lo cual se debe a la elevada proporción de material senescente con escasa digestibilidad. Para mejorar su calidad forrajera, es común recurrir a prácticas de corte o quema de las maciegas con el fin de favorecer su rebrote tierno (Rosengurt, 1946). La quema se suele efectuar en invierno y, luego de ella, la especie ofrece una elevada palatabilidad para el ganado vacuno, atribuida a su alto contenido proteico en las primeras etapas de crecimiento (Laterra et al., 1998). Además, estas comunidades requieren un manejo con pastoreos frecuentes e intensivos que eviten la lignificación y el endurecimiento de las maciegas (Pereira Machín, 2006).

No obstante, es importante resaltar que estas maciegas actúan como verdaderos reservorios de forraje en pie, que son muy útiles en períodos de escasez. Su aprovechamiento estratégico, acompañado de una suplementación proteica durante el invierno, permite contar con una fuente alimenticia relevante para el ganado (Pereira Machín, 2006).

Paspalum quadrifarium tiene características similares a las especies que integran el grupo funcional que se caracteriza por conservar recursos (Cruz et al., 2010). Presenta una mayor VMF y cuentan con una mayor acumulación de tejidos estructurales y pared celular (Ferrés Terra, 1982, como se cita en Platero Stirling et al., 2022), resultando en un recambio de tejidos más lento (baja TAF y TEF) y en una menor digestibilidad (Cruz et al., 2010). Los valores calculados a partir de Platero Stirling et al. (2022), indican una TEF media por hoja de 1,35 cm/día y TEF por macollo de 1,58 cm/día

2.4.3 Bromus auleticus

Bromus auleticus posee una amplia distribución en Uruguay, en el sur de Brasil y Argentina (Millot, 2001; Moraes et al., 2000; Olmos, 1993). Es una gramínea de síndrome fotosintético C3, de ciclo de vida perenne y de ciclo de producción invernal, de tipo productivo fino y hábito de crecimiento cespitoso. Es una especie común en campos vírgenes. Presenta excelente productividad, es muy apetecida por el ganado y muestra una diversidad muy amplia en dimensiones foliares y vellosidades (Methol & Freire, 1990).

Esta especie encuentra buenas condiciones de implantación hacia fines de mayo y principios de junio. A partir de ese momento, su crecimiento es relativamente lento, y se encuentra apto para el pastoreo recién al otoño siguiente. Debido a su lento crecimiento inicial, en sus primeros años presenta bajos rendimientos en comparación con otras gramíneas invernales (Boggiano, 1990). En el caso del cultivar INIA Tabobá, su producción puede superar los 6000 kg MS/ha/año (Bemhaja & Risso, 2006).

El papel de esta especie es relevante desde el punto de vista nutritivo —como complemento al campo natural durante el período invernal— debido a la escasa presencia de especies invernales (Millot, 2001). *Bromus auleticus* tiene una excelente palatabilidad y es accesible para los animales debido a su digestibilidad y contenido proteico (Bemhaja, 2001; Berreta et al., 1990; Davies, 1990; Olmos, 1993). De acuerdo con el trabajo de Cruz et al. (2019), se obtienen valores de CMSF de 299 mg/g y un AFE de 18 m²/g para esta especie.

Al ser una planta de tipo productivo fino (Rosengurtt, 1979), es muy apreciada por los animales, pero tiene tendencia a desaparecer debido a la selectividad de estos. Por ello, esta especie se adapta mejor a pastoreos con períodos de descanso (Bemhaja, 2001; Olmos, 1993). Si bien sobrevive adecuadamente a los períodos críticos de invierno y

verano, un sobrepastoreo durante el verano lo perjudica en relación con las demás especies nativas de ciclo estival (Carámbula, 2004). A su vez, presenta una gran resistencia a la sequía y posee enraizamiento vigoroso y profundo. Además, tiene tolerancia a altas temperaturas e intensidad de luz, adaptación a una gran diversidad de suelos (desde arenosos a arcillosos) y facilidad de cosecha (Olmos, 1993; Rosengurt, 1946).

En el trabajo de Peirano Puigvert y Rodríguez Carvallo (2004) para *Bromus auleticus* se registraron las tasas de elongación foliar de $0,435 \text{ cm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ en tratamientos sin fertilización nitrogenada (N0), durante el período otoño-invernal. Asimismo, para la tasa de aparición de hojas, en el tratamiento testigo se obtuvieron valores de $0,048 \text{ hojas} \cdot \text{día}^{-1}$. De manera concordante, Errandonea Panissa y Kuchman Bottaro (2008) reportaron resultados similares para esta especie bajo condiciones invernales y sin aplicación de nitrógeno, con valores de $0,478 \text{ cm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ para la tasa de elongación foliar y de $0,045 \text{ hojas} \cdot \text{día}^{-1}$ para la tasa de aparición de hojas.

2.4.4 Paspalum dilatatum

Es una gramínea perenne, estival, nativa, cultivable, de síndrome fotosintético C4. Esta especie es de tipo productivo fino, hábito de crecimiento cespitoso y rizomas cortos, tolera déficit y excesos hídricos y es plástica al pastoreo (resiste pastoreos intensos) (Carámbula, 2002). Es una forrajera muy difundida en los campos del Uruguay y de excelente producción (Del Puerto, 1969). Estas características la convierten en una especie especialmente apta para asociarse con otros cultivos invernales, lo que contribuye de forma complementaria a la producción conjunta. Su metabolismo C4 le confiere una alta eficiencia en el aprovechamiento de la radiación solar, el uso del agua y la absorción de nutrientes.

Coirolo et al. (1991) indican valores de crecimiento diario estacional de 7,0, 3,4 y 6,6 kg/MS/ha/día para otoño, invierno y primavera, respectivamente en campo natural. A su vez, Formoso y Allegri (1983) destacan una producción de materia seca anual de entre 10 a 16 tt/MS/ha. En cuanto al CMSF y AFE para esta especie, según Cruz et al. (2019), presenta valores de CMSF de 262 mg/g y un AFE de 22 m²/g para esta especie.

Según Carámbula (1981), el período de semillazón se prolonga desde diciembre hasta abril. La dispersión de la semilla se ve limitada por la baja calidad del material recolectado, que presenta un reducido porcentaje de semillas llenas y un poder

germinativo también bajo. Se recomienda una densidad de siembra de 6 a 8 kg/ha, con una profundidad de 1 a 2 cm. Cabe destacar que la germinación puede demorar alrededor de tres semanas, y requiere condiciones favorables de humedad y temperatura para un adecuado establecimiento (Rosengurtt, 1946). Carámbula (1981) señala que la siembra puede realizarse tanto en primavera temprana como en otoño. Para sembrar en primavera, se recomienda realizarla entre fines de agosto y comienzos de septiembre, cuando el aumento de la temperatura favorece un rápido desarrollo de las plántulas y una adecuada implantación. Por el contrario, las siembras efectuadas hacia fines de marzo o abril presentan una menor implantación debido a las temperaturas más bajas, lo que reduce la persistencia de las plantas y aumenta la competencia con otras especies.

Aunque *Paspalum dilatatum* es una especie de crecimiento estival, Da Costa y Scheffer-Basso (2003) demostraron su notable tolerancia a las bajas temperaturas y a las heladas. El estudio realizado por dichos autores muestra que la totalidad de las plantas logró sobrevivir a las condiciones de frío intenso características de la región donde se llevó a cabo la investigación.

En Uruguay se han identificado diversos ecotipos de *Paspalum dilatatum*. *Ecotipo* es aquella «población vegetal natural que, por haberse desarrollado en condiciones naturales definidas, ostenta características diferenciales respecto a otras poblaciones de la misma especie» (Canals et al., 2019, párr. 15). Entre estos ecotipos, se distinguen formas sexuales y apomícticas con niveles de ploidía tetra, penta-, hexa- y heptahaploides. Dentro de los ecotipos sexuales, se incluye *Paspalum dilatatum* ssp. *flavescens*, mientras que los apomícticos comprenden *Paspalum dilatatum* ssp. *dilatatum*, *P. dilatatum* Uruguaiana, *P. dilatatum* Chirú (Speranza, 2009).

Los valores calculados a partir de Platero Stirling et al. (2022) muestran un TEF media por hoja de 0,68 cm/día y TEF por macollo de 0,90 cm/día, estos resultados se asemejan a los encontrados por Agnusdei et al. (1998, como se cita en Castaño, 2003), quienes obtuvieron valores de tasa de elongación foliar por macollo de 0,8 cm/día.

En el trabajo de Bentancur Jackson y Ferrés Salveraglio (2020) para *Paspalum dilatatum*, las tasas de elongación foliar registraron valores de 0,146 cm/macollo/día en los tratamientos sin fertilización nitrogenada (N0), durante los meses invernales julio-agosto. Asimismo, para la tasa de aparición de hojas, en el tratamiento testigo se obtuvieron valores de 0,039 hojas/día.

2.4.5 Festuca arundinacea

Es una de las gramíneas perennes invernales más sembradas en el país (Formoso, 2010), ya que está muy bien adaptada a diversos ambientes en Uruguay. Presenta metabolismo fotosintético C3 y un hábito de crecimiento cespitoso a rizomatoso. Es muy utilizada en praderas mezcla con leguminosas porque aumenta el valor nutritivo de la mezcla, al igual que la producción de materia seca (Carámbula, 1977). Además, desarrolla un sistema radical denso y fibroso, con raíces que conforman una red profunda capaz de explorar el suelo y captar agua incluso a profundidades superiores al metro (Garwood & Sinclair, 1979).

Esta especie presenta rizomas cortos, en contraste con especies estoloníferas o rizomatosas de mayor desarrollo, lo que limita la acumulación de reservas subterráneas. En consecuencia, es necesario evitar defoliaciones severas y mantener una adecuada proporción de área foliar remanente para favorecer su recuperación pospastoreo (Gorriti Isern & Pérez del Castillo Raquet, 1998).

Además, puede adaptarse a un amplio rango de suelos, aunque se comporta mejor —con mayor productividad y longevidad— en suelos medios a pesados; a su vez, tolera suelos ácidos y alcalinos (Carámbula, 2002). Incluso la especie puede sobrevivir en aquellos suelos con un rango de pH de 4,5 a 9,5 (Sleper & Buckner, 1995). Por otro lado, presenta respuesta fotoperiódica de día largo. Esto quiere decir que, cuando se alarga el fotoperíodo, la tasa de crecimiento relativa y la tasa de asimilación neta aumentan (Gibson & Newman, 2001).

La persistencia de la festuca depende del desarrollo de un buen sistema radicular desde fines de invierno y primavera, así como de un manejo cuidadoso del pastoreo que no perjudique el rebrote de otoño (Carámbula, 2004). Durante el verano, el crecimiento vegetativo suele interrumpirse como respuesta al estrés térmico y a la falta de humedad, y se reanuda con la llegada del otoño (Barnes et al., 1995). Posee buena precocidad otoñal, rápido rebrote de fines de invierno y una floración temprana (septiembre-octubre). Si se tuviese que describir su comportamiento en calidad de pradera, se podría decir que provee forraje temprano y conforma praderas de larga duración (Carámbula, 1977).

De acuerdo con Cowan (1956, como se cita en Carámbula, 2002), una de las principales limitantes de *Festuca arundinacea* es su lenta implantación, atribuida al escaso vigor

inicial de sus plántulas, lo que facilita que sean desplazadas por especies anuales de crecimiento rápido. Esta característica podría relacionarse con una baja movilización de las reservas contenidas en la semilla, lo que retrasa el desarrollo radicular. Además, se destacan otras desventajas, como la ausencia de resiembra natural, una susceptibilidad variable a la roya y una palatabilidad que puede fluctuar según el cultivar y el manejo aplicado.

Según Formoso (2010), en Uruguay, INIA La Estanzuela desarrolló la variedad sintética Tacuabé (de acceso público) con el propósito de corregir tres limitaciones agronómicas relevantes del cultivar Kentucky 31, el cual era hasta ese momento el material más utilizado comercialmente en el país. Los objetivos de mejoramiento respecto al K31 se centraron en incrementar el potencial de producción de forraje durante el otoño e invierno, mejorar la persistencia productiva y aumentar la competitividad frente al trébol blanco (Formoso, 2010). Como resultado, Tacuabé presentó ventajas notorias en la producción estacional de forraje, alcanzó incrementos del 49 % en otoño y del 22 % en primavera y mostró una adecuada compatibilidad en mezclas con trébol blanco y una persistencia productiva destacable (Formoso, 2010).

Según Castro et al. (2012), en cuanto a la productividad, los resultados de la evaluación nacional de cultivares de especies forrajeras demostraron que los rendimientos de *Festuca arundinacea*, variedad Estanzuela Tacuabé, sembrada en 2011 varían según la localidad. En La Estanzuela (Colonia) se registraron producciones de 7977 kg MS/ha en el primer año, 13466 kg MS/ha en el segundo y 4989 kg MS/ha en el tercero (Castro et al., 2012). En contraste, en la localidad de Salto los valores fueron sensiblemente menores, alcanzando 2416 kg MS/ha en el primer año y 2952 kg MS/ha en el segundo (Castro et al., 2012).

En el trabajo de Beraza Sánchez et al. (2017) se obtuvieron valores para la tasa de elongación foliar de 0,20 cm/día con temperaturas medias de 14,3 °C. Abud Clariget et al. (2011) obtuvieron valores para la tasa de extensión total entre 0,499 cm/día y 0,682 cm/día, siendo evaluadas en temperaturas medias de entre 20,8 y 21,3 °C. Beraza Sánchez et al. (2017) también presentan resultados de TAH para *Festuca* de 0,057 hojas/día y un filocron de 250 C día, para una temperatura media de 14,3 °C.

2.5 Clasificación de las especies en estudio según el uso de los recursos

En base a la bibliografía consultada, en cuanto a valores de características morfogénéticas y morfológicas de las especies en estudio, es que podemos suponer que *Bromus auleticus* Trin ex Nees, *Paspalum dilatatum* Poir. y *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh (*Festuca arundinacea*) se comportan como especies capturadoras de recursos, mientras que *Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) y *Paspalum quadrifarium* Lam. como conservadoras de recursos. De estas especies son del tipo subtropical y síndrome fotosintético C4 (*Paspalum dilatatum* Poir. y *Paspalum quadrifarium* Lam.) y templadas de síndrome fotosintético C3 (*Bromus auleticus* Trin. ex Nees, *Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) y *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh (*Festuca arundinacea*) (Carámbula, 1991).

3. HIPÓTESIS

Las especies evaluadas de carácter capturador y conservador de recursos presentan características morfológicas contrastantes en función de su estrategia funcional.

Las especies catalogadas como capturadoras (*Paspalum dilatatum*, *Bromus auleticus* y *Festuca arundinacea*) presentan mayores tasas de aparición y elongación foliar que las especies catalogadas como conservadoras de recursos (*Nassella neesiana* y *Paspalum quadrifarium*).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Condiciones experimentales generales

4.1.1 Lugar y período experimental

El experimento se realizó en la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni (Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Paysandú, Uruguay), en condiciones controladas de crecimiento bajo invernáculo, durante el período comprendido entre el 23 de mayo y 23 de octubre de 2024.

4.1.2 Información meteorológica

Se recopiló para el período experimental, la temperatura mínima, máxima y media diaria con sensores de temperatura acoplados a unlogger HOBO (modelo U23-002 Pro) (ver Anexo A). Durante el período en cuestión el equipo registró la temperatura ambiente dentro del invernáculo a 2 metros de altura, cada cinco minutos.

A partir de dichos registros se determinó la temperatura mínima y máxima de cada día, estimando la temperatura promedio diaria como el promedio entre ambas (ver Anexo B).

Para analizar las variables morfogénicas cuantificadas (ver «4.2. Metodología experimental»), se calculó la temperatura y la humedad relativa medias diarias, definidos como el promedio de los valores diarios registrados entre dos fechas consecutivas de medición. La obtención y el procesamiento de los datos se describen en los Anexos B y C.

4.1.3 Especies

Las especies evaluadas en este ensayo fueron *Bromus auleticus*, *Nassella neesiana*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum quadrifarium* y, como testigo, *Festuca arundinacea*.

4.1.4 Diseño experimental

Se utilizó un diseño experimental de cuatro bloques completos al azar, con unidades experimentales repetidas (n=4) en cada bloque para la realización de cosechas seriadas en el tiempo.

El ensayo incluyó el trasplante de 80 individuos totales (16 por cada especie estudiada) a macetas desarmables con disposición aleatoria en cuatro bloques. Se sorteó el bloque y la ubicación dentro de este (cuatro individuos por especie en cada bloque), como se

muestra en la Figura 2. Posterior al trasplante, se realizó un corte del material vegetal aéreo de forma individual a cada planta de cada especie —a 5 cm de altura en las especies templadas (Poff et al., 2011) y a 8 cm en las subtropicales— con el fin de homogeneizar las plantas y promover tanto el crecimiento como el macollaje. Luego de la reanudación del crecimiento y la aparición de macollos nuevos, se seleccionaron tres macollos por individuo (maceta) (Poff et al., 2011). Estos se marcaron con cables de colores (negro, azul y blanco) mediante la colocación de los mismos alrededor de la base de los macollos.

Figura 2

Representación esquemática del diseño experimental del trabajo

Bloque 2				Bloque 3			
B11 (Cos. 1)	F15 (Cos. 4)	Q3 (Cos. 3)	P10 (Cos. 1)	B15 (Cos. 3)	Q2 (Cos. 1)	P3 (Cos. 2)	N9 (Cos. 3)
Q4 (Cos. 4)	N11 (Cos. 1)	P2 (Cos. 2)	B14 (Cos. 4)	B13 (Cos. 2)	Q7 (Cos. 4)	F16 (Cos. 3)	B1 (Cos. 1)
F7 (Cos. 2)	N15 (Cos. 4)	P16 (Cos. 3)	Q6 (Cos. 2)	F5 (Cos. 4)	B7 (Cos. 4)	F6 (Cos. 2)	P12 (Cos. 1)
N16 (Cos. 2)	Q14 (Cos. 1)	B5 (Cos. 2)	P1 (Cos. 4)	P14 (Cos. 4)	P6 (Cos. 3)	Q9 (Cos. 3)	N10 (Cos. 1)
B9 (Cos. 3)	F4 (Cos. 3)	N5 (Cos. 3)	F3 (Cos. 1)	N3 (Cos. 4)	F14 (Cos. 1)	Q16 (Cos. 2)	N8 (Cos. 2)

Bloque 1				Bloque 4			
F10 (Cos. 4)	N12 (Cos. 1)	B2 (Cos. 4)	Q10 (Cos. 3)	Q12 (Cos. 2)	F8 (Cos. 1)	F9 (Cos. 4)	P15 (Cos. 4)
P4 (Cos. 1)	P11 (Cos. 2)	N6 (Cos. 2)	Q8 (Cos. 2)	Q15 (Cos. 4)	F11 (Cos. 3)	P9 (Cos. 1)	B4 (Cos. 1)
B8 (Cos. 2)	P5 (Cos. 3)	F2 (Cos. 2)	N4 (Cos. 3)	Q5 (Cos. 1)	N7 (Cos. 3)	N13 (Cos. 2)	Q11 (Cos. 3)
Q1 (Cos. 1)	B10 (Cos. 1)	P7 (Cos. 4)	Q13 (Cos. 4)	P8 (Cos. 2)	B3 (Cos. 2)	B12 (Cos. 3)	F12 (Cos. 2)
N1 (Cos. 4)	F1 (Cos. 3)	B6 (Cos. 3)	F13 (Cos. 1)	B16 (Cos. 4)	N2 (Cos. 4)	N14 (Cos. 1)	P13 (Cos. 3)

Tratamientos/especies	Referencia
Paspalum quadrifarium	Q (1,2,...,16)
Paspalum dilatatum	P (1,2,...,16)
Nassella neesiana	N (1,2,...,16)
Bromus auleticus	B (1,2,...,16)
Festuca arundinacea	F (1,2,...,16)

4.1.5 Instalación del ensayo

Para obtener las plantas utilizadas en la fase experimental, se siguió el protocolo propuesto por Leoni et al. (2009) y Altesor et al. (2017). En los dos meses previos al inicio del experimento se colectaron cuatro plantas por especie en panes de tierra dentro de la Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Paysandú. Luego, se trasplantaron en

macetas de 15 L a razón de dos individuos por maceta (dos macetas por especie), con el fin de multiplicar macollos. Las plantas se subdividieron en macollos individuales (o en grupos de dos a tres macollos pequeños) y trasplantaron al menos el doble de individuos necesarios a macetas individuales pequeñas. Al finalizar esta etapa, hay al menos veinte macollos por especie de tamaño y estado ontogénico similar (descartando aquellos con tamaños extremos). Posteriormente, 16 de los mejores y más homogéneos de estos individuos fueron trasplantados a macetas más grandes, lo cual dio inicio al ensayo. Los restantes cuatro individuos por especies fueron parte de la cosecha 0. Se prepararon 80 macetas en total (16 por especie x 4 individuos por cada cosecha), con caños de PVC con 40 cm de altura y 10 cm de diámetro (ver Anexo D). Las macetas fueron cortadas de forma longitudinal y vuelto a armarlas pegando las partes con cinta, por el corte longitudinal. Las macetas se rellenaron con un sustrato compuesto por 30 % de suelo franco limoso y 70 % de arena, al que se le midió el pH y los niveles de nutrientes para luego fertilizar y así evitar limitantes para el crecimiento de las plantas. Las macetas fueron regadas periódicamente para que la disponibilidad de agua no fuera restrictiva para el crecimiento.

4.2 Metodología experimental

De los 20 individuos por especie, 16 se cosecharon en cuatro cosechas postrasplante (frecuencias de cosecha según número de hojas desarrolladas) (Leoni et al., 2009). Los individuos de la cosecha 0 fueron seleccionados al azar de la población de individuos por especie, previamente preseleccionada. El momento de cosecha de las plantas se definió en función del número de hojas producidas en macollos marcados dentro de cada maceta: para las primeras dos cosechas el momento se definió cada dos hojas completamente expandidas, mientras que para las últimas dos cosechas fue cada una hoja. Por lo tanto, cada especie requirió distintos períodos de tiempo para alcanzar el estado de desarrollo que definió cada cosecha. Cuando un individuo por especie y por bloque alcanzó el número de hojas determinado, se procedió a la extracción de la planta entera.

4.2.1 Mediciones detalladas de cada macollo

Todas las semanas se midió con una regla milimetrada el largo de todas las láminas verdes de los tres macollos señalados por individuo. Se midió desde la punta de la lámina hasta la ubicación de la lígula de la hoja anterior completamente desarrollada en

caso de una hoja en crecimiento; mientras que, en una hoja completamente elongada, desde su lígula hasta su punta (García-Favre et al., 2021). Las hojas nuevas se consideraban aparecidas y se registraban como tales cuando la punta de su lámina se hacía visible. Por otra parte, cuando una hoja en medición dejaba de elongar y alcanzaba su longitud máxima, se consideraba completamente expandida.

4.2.2 Variables calculadas

4.2.2.1 Tasa de aparición de hoja (TAH)

La TAH (hojas.día⁻¹) se calculó como el inverso del intervalo de aparición de hojas, a partir de la pendiente del modelo lineal entre número de hojas aparecidas acumuladas y los grados días acumulados, con temperatura base para las especies con síndrome fotosintético C3 y C4 de 0°C y 8°C, respectivamente.

4.2.2.2 Número de hojas por macollo en función de los grados día acumulados

Esta variable representa el promedio del número total de hojas por macollo (donde se midieron tres macollos por planta) en cada fecha en función de los grados días acumulados (GDA), recabado a partir de todos los macollos medidos a lo largo del experimento.

4.2.2.3 Filocrón

Se estimó como el período de tiempo promedio en grados día entre la aparición de dos hojas sucesivas. A partir del modelo lineal entre número de hojas y los GDA, se calculó el filocrón en GDA como la inversa de la pendiente que resultó del modelo para cada especie.

4.2.2.4 Duración de la elongación foliar

La duración de la elongación para cada hoja se contabiliza desde la aparición de la hoja hasta que está completamente expandida, medida en GDA.

4.2.2.5 Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados

Promedio de la longitud de hoja en cm para las sucesivas hojas de cada especie en función de los GDA.

4.2.2.6 Tasa de elongación foliar

La TEF (cm día^{-1}) en las especies evaluadas se calculó a partir de los incrementos en el largo foliar de las láminas en elongación entre dos mediciones sucesivas.

4.2.2.7 Tasa de elongación foliar por macollo

La TEF por macollo ($\text{cm macollo}^{-1} \text{ día}^{-1}$) en las especies evaluadas se calculó a partir de los incrementos en el largo foliar de las láminas en elongación de cada macollo entre dos mediciones sucesivas.

4.2.2.8 Estadísticos descriptivos para las variables TEF-hoja y TEF-macollo

Los estadísticos descriptivos de la dinámica de la TEF y de la TEF por macollo se obtuvieron a partir de los datos individuales registrados para cada especie durante el período de evaluación.

Para cada variable y especie se calcularon la media, el desvío estándar, el valor máximo observado de TEF (cm día^{-1}) y el GDA correspondiente al valor máximo de TEF.

Los cálculos se realizaron utilizando el software Microsoft Excel, a partir de las funciones estadísticas básicas, empleando el conjunto completo de observaciones disponibles. La media y el desvío estándar se estimaron a partir de los valores diarios de TEF, mientras que el valor máximo se identificó mediante la inspección del mayor registro observado para cada especie. El GDA máximo se determinó como el valor de tiempo térmico acumulado correspondiente al momento en que se registró la máxima TEF.

4.2.2.9 Tablas ANAVA

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el software RStudio (R Core Team), a partir de los datos individuales empleados previamente para el cálculo de los estadísticos descriptivos. Para cada variable se ajustó un modelo lineal y se evaluó la significancia de los efectos mediante la prueba F, considerando un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$ para las variables TEF por hoja, TEF máxima por hoja y TEF por macollo y $\alpha=0,10$ para TEF máxima por macollo. Los resultados se expresan en términos de suma de cuadrados, grados de libertad, cuadrados medios, estadístico F y valor de probabilidad (P-valor).

4.2.2.10 Análisis de medias

En los casos en que el efecto de especie en ANAVA resultó significativo, se procedió posteriormente al análisis de comparación de medias. La comparación de medias se llevó a cabo utilizando el software RStudio, mediante pruebas post hoc adecuadas al diseño experimental, considerando un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$. Los resultados se expresan como valores medios, acompañados de su error estándar (E.E.), y las diferencias entre especies se indican mediante letras distintas, donde medias que comparten al menos una letra no difieren significativamente entre sí.

4.2.2.11 Grados día acumulados (GDA)

Los grados día acumulados (GDA) se calcularon como la suma térmica diaria a lo largo del período de estudio. Para ello, se utilizó la temperatura media diaria, obtenida como el promedio entre la temperatura máxima y mínima del día, a la cual se le restó una temperatura base (Tb) definida para las especies estudiadas (C3 y C4 de 0°C y 8°C).

$$\text{GDA} = \Sigma [(T_{\text{max}} + T_{\text{min}})/2 - T_b]$$

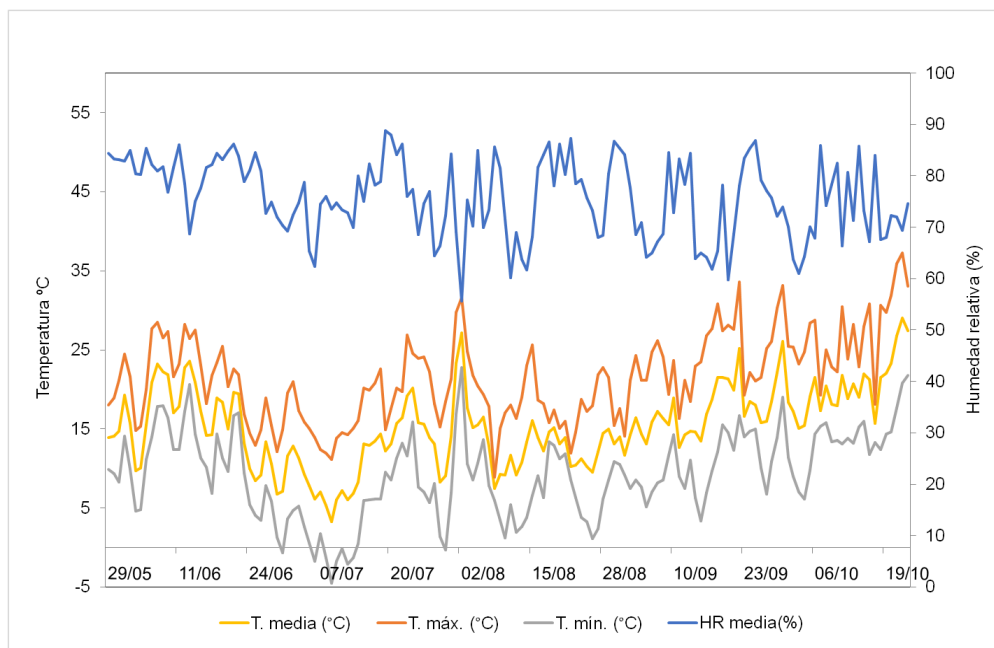
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Variables meteorológicas

En la Figura 3 se muestra la evolución de la humedad relativa junto con las temperaturas máximas, media y mínima durante el período de estudio. Según Cooper y Tainton (1968), el crecimiento máximo en especies tropicales y subtropicales se da con temperaturas de entre 30 y 35° C, mientras que con temperaturas menores a 10° C casi no se registra crecimiento. Los autores sostienen que para especies templadas las temperaturas óptimas de crecimiento oscilan entre 20 y 25° C, afirman que a pesar de que el crecimiento disminuye con temperaturas por debajo de los 10° C, con temperaturas de 5° C todavía se registran crecimientos.

Figura 3

Humedad relativa, temperatura máxima, media y mínima para el período de estudio

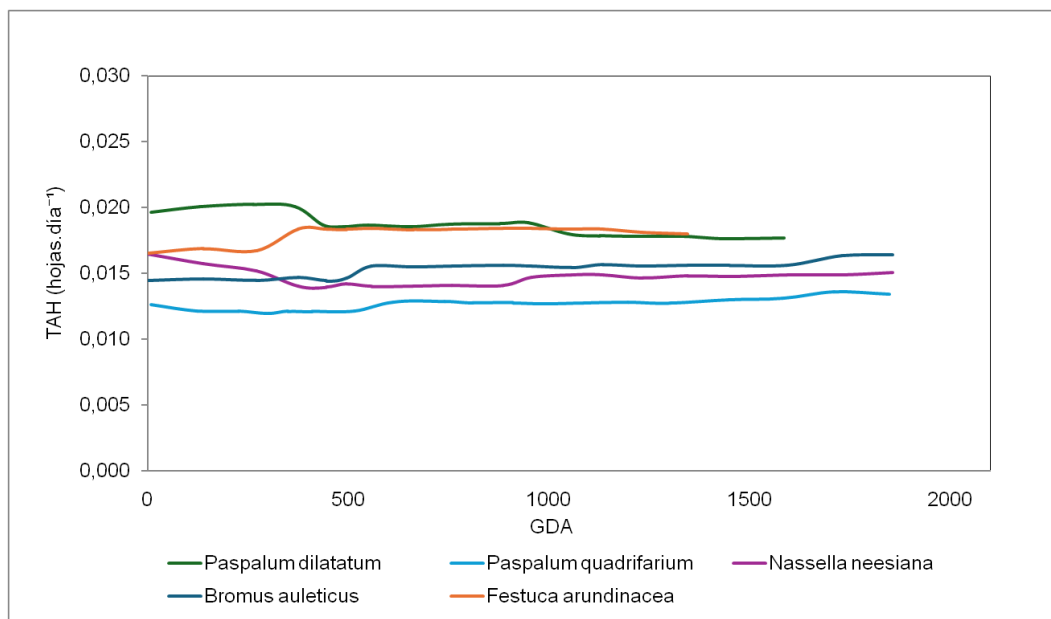


5.2 Tasa de aparición de hojas (TAH)

El análisis se inicia con la TAH, variable fundamental para comprender cómo cada especie realiza el flujo de tejidos aéreos (Figura 4).

Figura 4

TAH (hojas.día⁻¹) en función de los GDA



En los primeros 500 GDA, la especie que presenta una mayor TAH es *Paspalum dilatatum*, la cual luego de ese tiempo disminuye y mantiene tasas similares a *Festuca arundinacea* hasta los 1000 GDA donde nuevamente se da una caída. Estas son las dos especies con mayores TAH, ambas categorizadas como capturadoras de recursos. Durante este primer período del ensayo, las temperaturas fueron más elevadas: las temperaturas media máxima y media mínima oscilaron entre 20,8 y 18,2 °C para el período comprendido entre el 5 y 19 de junio. Sin embargo, luego de los 500 GDA, las temperaturas medias diarias a principios de julio disminuyeron a 6,7 y 9,7 °C para el período comprendido entre el 3 y 17 de julio. Por la baja de estas es que podría explicarse la marcada disminución de la TAH en *Paspalum dilatatum*. Para especies C4, la temperatura base de desarrollo para esta variable morfológica se ubica entre 8 y 9 °C (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Las especies de captura rápida de recursos se caracterizan por tener altas tasas fotosintéticas, lo que se traduce en una mayor producción de fotoasimilados disponibles para el crecimiento (Cruz et al., 2010). Dado que la TAH depende del suministro de carbono y energía al meristemo, es esperable que especies con mayor actividad fotosintética presenten valores más elevados de TAH. *Paspalum dilatatum* y *Festuca arundinacea* son las especies con las TAH más altas. *Bromus auleticus* también presentó una TAH superior a las especies conservadoras, lo cual era esperable. No obstante, su TAH fue menor que la de *Paspalum dilatatum*, aunque con menos variaciones.

Nassella neesianay Paspalum quadrifarium mostraron tasas de aparición foliar más bajas que las demás especies. Estas tienen la particularidad de presentar una menor tasa fotosintética en comparación con las especies captadoras (Cruz et al., 2010). Además, se caracterizan por una mayor translocación de recursos hacia la parte radicular, ya que su estrategia conservadora se enfoca más en la supervivencia y longevidad en lugar de en la rápida producción de materia seca (Cruz et al., 2010; Reich, 2014). Como resultado, su crecimiento aéreo es más lento, lo que se asocia a una tasa de aparición foliar también más lenta (Cruz et al., 2010). *Paspalum quadrifarium* presentó la menor TAH. Cabe destacar que esta especie es estival y su máximo crecimiento ocurre con temperaturas medias elevadas.

5.3 Número de hojas por macollo en función de los GDA

En la Figura 5 se muestra el número de hojas producidas por macollo, promedio de 3 macollos por planta para cada fecha de medición. Se observaron diferencias consistentes entre especies en cuanto a la magnitud del incremento y el nivel máximo alcanzado.

Figura 5

Número de hojas producidas por macollo por especie en función de los GDA

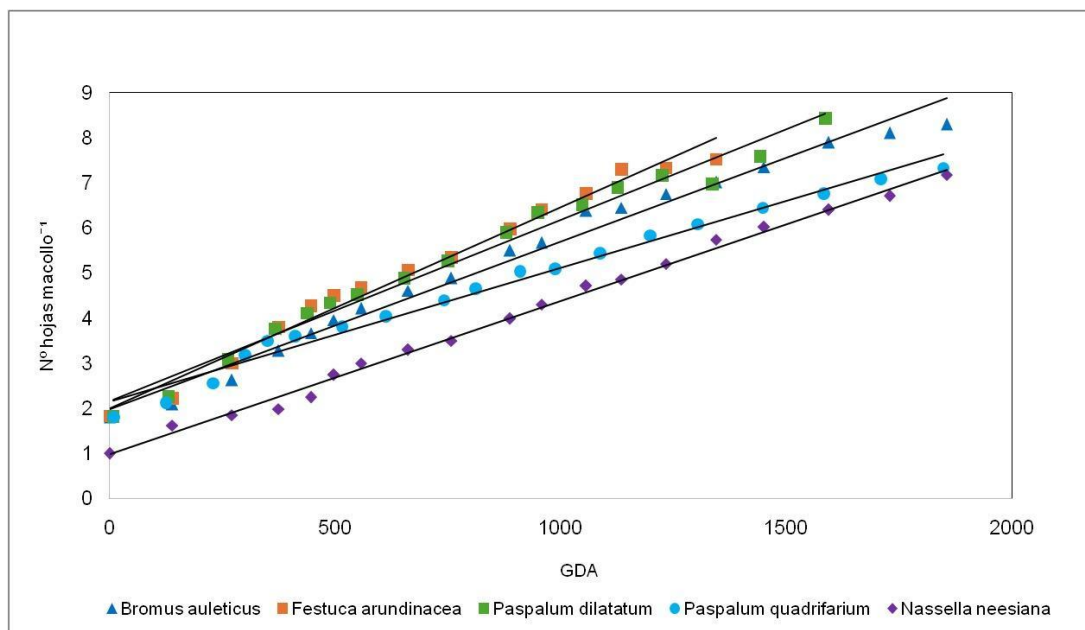


Tabla 1

Parámetros de las ecuaciones número de hojas por macollo por especie en función de GDA

Especie	Ecuación	Pendiente (TAH, hojas·GDA ⁻¹)	R ²
<i>Festuca arundinacea</i>	$y = 0,0045x + 2,0015$	0,0045	0,9831
<i>Paspalum dilatatum</i>	$y = 0,0040x + 2,1550$	0,0040	0,9798
<i>Bromus auleticus</i>	$y = 0,0037x + 1,9812$	0,0037	0,9836
<i>Paspalum quadrifarium</i>	$y = 0,0030x + 2,1496$	0,0030	0,9851
<i>Nassella neesiana</i>	$y = 0,0034x + 0,9831$	0,0034	0,9951

Festuca arundinacea y *Paspalum dilatatum* fueron las especies en alcanzar la mayor cantidad de hojas: alcanzaron entre 8 y 8,5 hojas por macollo hacia los 1300-1500 GDA. Este comportamiento indica una elevada tasa de aparición de hojas, lo que las sitúa dentro de un perfil funcional de tipo capturador, asociado a una rápida explotación de los recursos disponibles y, por ende, con mayor flujo de tejidos. Los datos concuerdan con la Figura 4, que demuestra que estas especies son las que presentaron una mayor tasa de aparición de hojas.

Por su parte, *Bromus auleticus* mostró un desempeño intermedio: si bien acompañó los valores de *Festuca arundinacea* en las etapas iniciales, hacia el final del período (1800 GDA) alcanzó un máximo ligeramente inferior (8 hojas). Este patrón refleja un crecimiento relativamente plástico, con buena respuesta inicial y una posterior estabilización, lo que demuestra su carácter capturador.

Paspalum quadrifarium, logró valores de número de hojas notablemente menores que *Paspalum dilatatum*, *Festuca arundinacea* y *Bromus auleticus*, hacia el final alcanzó alrededor de 7 hojas. La menor pendiente evidencia una tasa de aparición más lenta, característica de especies con estrategias conservadoras, como se demuestra en la Figura 5.

Finalmente, *Nassella neesiana* se distinguió por presentar el menor número de hojas durante todo el período, ya que alcanzó poco más de 7 hojas por macollo hacia los 1800 GDA. Su menor ritmo de aparición, sostenido en el tiempo, confirma su perfil

conservador, que prioriza la estabilidad del crecimiento frente a la velocidad de desarrollo foliar.

En conjunto, los resultados de número total de hojas producidas y TAH permiten diferenciar con claridad especies de comportamiento más dinámico y capturador (*Festuca arundinacea*, *Paspalum dilatatum* y *Bromus auleticus*) de aquellas con un patrón más lento y conservador (*Nassella neesiana* y *Paspalum quadrifarium*).

5.4 Filocrón

En la Tabla 2 se observan diferencias marcadas entre ellas, lo que refleja distintas velocidades en la aparición de hojas y, por lo tanto, diferentes ritmos de crecimiento foliar.

Tabla 2

Filocrón de las cinco especies evaluadas

Especie	Filocrón	r^2
<i>Festuca arundinacea</i>	222	0,98
<i>Paspalum dilatatum</i>	250	0,97
<i>Bromus auleticus</i>	270	0,98
<i>Nassella neesiana</i>	294	0,99
<i>Paspalum quadrifarium</i>	333	0,98

La especie que resultó con un menor filocrón fue la testigo *Festuca arundinacea*, que mostró valores de 222 GDA. Según Lemaire (1985), esta especie presenta un filocrón de entre 170-220 GDA. Su menor tiempo entre aparición de dos hojas sucesivas reafirma una elevada velocidad de aparición foliar, lo cual se demuestra en la Figura 4.

Paspalum dilatatum también mostró un filocrón bajo (250 GDA) si se compara con el resto de las especies. A su vez si se compara este valor con los resultados obtenidos por los autores Lemaire y Agnusdei (2000) para el biotipo pentaploide común de *Paspalum dilatatum*, se pueden notar diferencias, ya que dichos autores obtuvieron valores de filocrón de 180 GDA (con temperatura base de 8,2 °C) en otoño e invierno, en la Pampa deprimida (Argentina). Asimismo, se nota aún más diferencia si se observan los valores obtenidos por Michelini Garicöits (2010), donde para materiales pentaploides de esta

especie los valores promedios fueron de 101,17 GDA (con T_b de 8,0 °C). Los valores de este trabajo dieron muy por encima del promedio a las referencias encontradas y expresaron un tiempo de aparición entre hojas sucesivas mayor. Una clara diferencia que se puede destacar con el resto de los valores es que en los otros experimentos se partió de una temperatura de 8 y 8,2 °C, sin embargo, durante este ensayo, en varios períodos las temperaturas fueron menores a 8 °C, en especial durante todo el mes de julio y gran parte del mes de agosto (ver Anexo B). A su vez estas diferencias, pueden ser atribuibles a la época del año en que se realizó el experimento, siendo para Lemaire y Agnusdei (2000) en invierno y primavera, y para Michelini Garicöits (2010) fue en primavera.

En contraste, *Bromus auleticus* presentó un filocrono de 270 GDA, lo cual es consistente con su estrategia de crecimiento más estable y menos dinámica que la de *Festuca arundinacea*.

Por su parte, *Nassella neesiana* y, en especial, *Paspalum quadrifarium* mostraron los filocrones más elevados: 294 y 333 GDA. Esto implica que dichas especies requieren mayor acumulación térmica para emitir una nueva hoja, lo cual es consistente con estrategias más conservadoras y adaptadas a ambientes de menor fertilidad o mayor estacionalidad (Cruz et al., 2010). Asimismo, presentan baja frecuencia de aparición de hojas, mayor VMF y flujo de tejidos más lento. Estas características se asocian a una mayor inversión en estructuras de sostén, mayor CMSF, mayor translocación hacia las raíces y tolerancia frente al estrés.

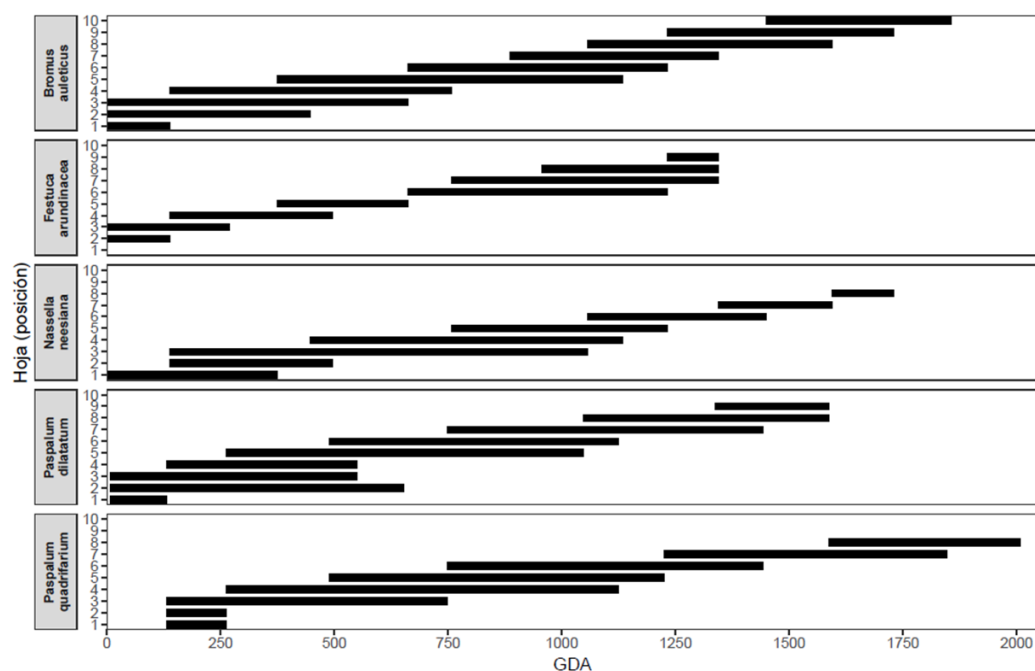
En general, los altos coeficientes de determinación obtenidos (r^2 entre 0,97 y 0,99) respaldan la confiabilidad de los ajustes y confirman las tendencias observadas entre especies.

5.5 Duración de la elongación foliar

La duración de la elongación foliar mostró patrones variables entre las especies. En términos generales, se observó que la duración de los ciclos y el grado de superposición entre hojas varió de manera consistente, lo que permite interpretar diferencias en la velocidad y la eficiencia del desarrollo foliar. Los datos obtenidos surgen de los promedios de las cuatro plantas por especie que se cosecharon en la última instancia de cosecha.

La Figura 6 muestra el promedio de los ciclos de expansión foliar en macollos de distintas especies, expresados en GDA. Cada barra negra representa la duración del ciclo de expansión de una hoja individual, desde su aparición hasta alcanzar su máxima longitud.

Figura 6
Duración de la elongación foliar



Paspalum dilatatum fue la especie nativa que alcanzó primero las 6 hojas totalmente expandidas y en la que estas demoraron menos grados día en aparecer. En este caso, el crecimiento de cada hoja refleja ciclos de expansión algo más extensos que los de *Festuca* y *Bromus*, aunque manteniendo cierta superposición en el crecimiento de varias hojas a la vez.

En las gramíneas templadas *Bromus auleticus* y *Festuca arundinacea*, los ciclos de expansión foliar fueron los más cortos, lo que refleja una elevada velocidad de desarrollo foliar. Esto favorece una rápida acumulación de área fotosintética activa. Especialmente en *Bromus auleticus*, se observa el crecimiento de varias hojas a la vez (superposición), por lo que alcanza un poco más tarde la mayor cantidad de hojas. Esto es típico del género, según Ordoñez et al. (2017). También, es la que logra un mayor número de hojas por macollo.

En *Nassella neesiana* y *Paspalum quadrifarium* los ciclos se extendieron durante intervalos de GDA más prolongados y con menor grado de superposición entre hojas, lo

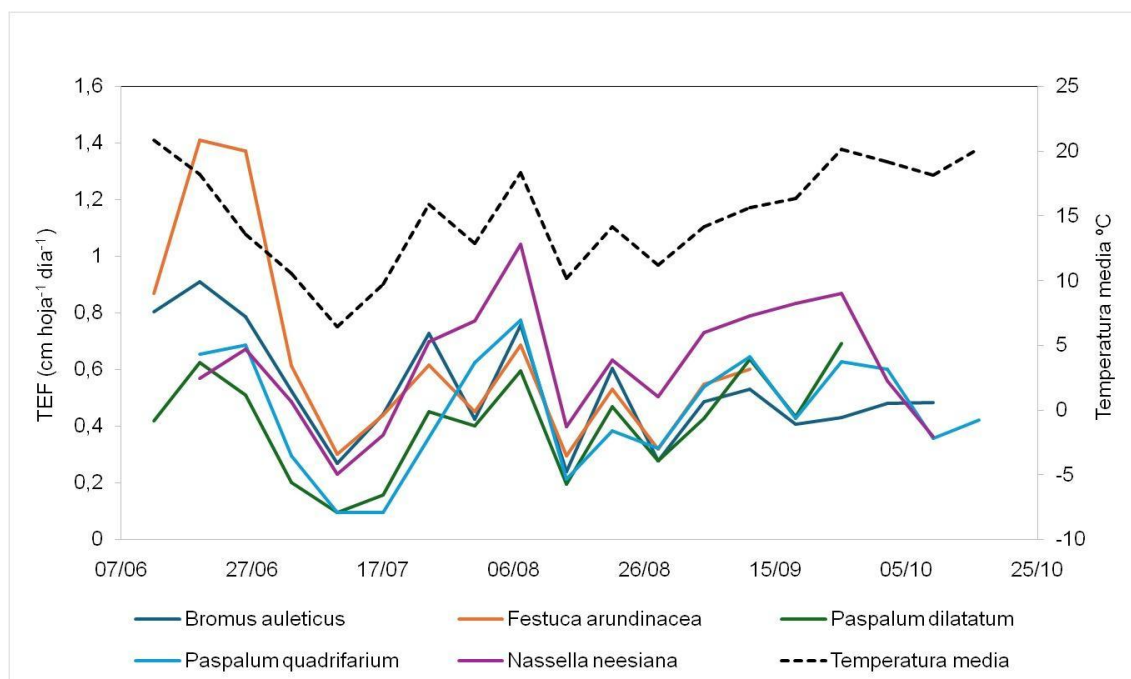
que indica un ritmo de expansión más lento y secuencial. Este patrón se ajusta a una estrategia conservadora, donde el crecimiento foliar se produce de manera más gradual y se prioriza la persistencia y estabilidad frente a la velocidad de crecimiento. Asimismo, dichas especies son las que más demoran en llegar a las 6 hojas por macollo, lo que también concuerda con los resultados obtenidos en la Figura 4, donde estas dos especies presentan las tasas de aparición foliar más bajas.

5.6 Tasa de elongación foliar diaria para las especies evaluadas durante el período de estudio

Con fin de visualizar la tendencia de la variable TEF, se elaboró la Figura 7 a partir del promedio de las TEF de todos los individuos en el transcurso del experimento.

Figura 7

Tasa de elongación foliar por hoja ($\text{cm.hoja}^{-1}.\text{día}^{-1}$) y temperatura media del aire ($^{\circ}\text{C}$)



A grandes rasgos la evolución de la TEF de las distintas especies sigue un patrón similar al de evolución de la temperatura media del aire, pero sin embargo, hay un notorio efecto de la especie en cuanto a las velocidades o tasas en que ocurre dicha elongación foliar.

Se observa que *Festuca* alcanza su pico de TEF más alto a finales de otoño, para luego descender abruptamente y estabilizarse a partir del inicio del invierno, cuando las temperaturas son más bajas. Esta especie presenta una precocidad otoñal (Carámbula, 1977), lo cual se refleja en su máxima TEF.

El comportamiento de *Nassella neesiana* coincide con lo indicado por Lemaire & Agnusdei (2000), respecto a que esta especie, en relación a otras especies C3, presenta baja TEF a baja temperatura, pero es la que más responde en incrementos de la TEF al aumentar la temperatura del aire. Por su parte, *Bromus auleticus* presenta una tendencia muy similar a la de *Festuca*, incluyendo un pico de TEF en el mismo período, aunque con un valor considerablemente menor. Después del inicio del invierno, *Bromus auleticus* experimenta una elongación foliar más estable hasta principios de octubre, lo que también refleja su mayor actividad de crecimiento durante el período invernal.

Paspalum quadrifarium es una de las especies más variables, ya que muestra varios picos altos y bajos de TEF. Su máximo valor de TEF se observó a inicios de agosto, mientras que su mínimo ocurrió a mediados de julio. *Paspalum quadrifarium* es una especie estival de carácter C4, y dicho pico de TEF en pleno mes de agosto (un mes invernal) puede explicarse por un veranillo que tuvo lugar en los primeros días del mes, donde se registraron temperaturas máximas de 29,8 y 31,6 °C el 1 y 2 de agosto, respectivamente. Las altas temperaturas de este período resultaron en un aumento de TEF, el retraso observado es consecuencia de cómo se mide la TEF, donde no hay mediciones diarias sino con un período de tiempo entre dos mediciones sucesivas. En contraste, el mínimo se registró a mediados de julio, cuando las temperaturas medias fueron de 5,3 y 3,3 °C el 8 y 9 del mes. Esta disminución en las temperaturas provocó un mínimo de TEF una semana después.

Según el trabajo de Cruz et al. (2010), sería esperable que *Paspalum dilatatum* tenga una TEF superior a *Paspalum quadrifarium* debido a la diferencia en sus características de captura de recursos. Sin embargo, en el presente trabajo no se reflejó dicho resultado. En el caso de *Paspalum dilatatum*, se observó la TEF más baja y menos variable de todas las especies a lo largo del período. También, es una especie estival, cuya máxima producción ocurre con temperaturas medias elevadas (Lemaire & Agnusdei, 2000), mientras que el experimento se llevó a cabo principalmente en meses otoñales e invernales, lo que impidió que se expresara su TEF potencial. Podríamos atribuir esta diferencia a la variable número de hojas expresada en la Figura 5, donde se observa que *Paspalum dilatatum* tiene mayor cantidad de hojas por macollo que *Paspalum quadrifarium*, lo que podría haber generado en el balance, que la TEF sea más lenta, gracias a que tiene mayor cantidad de hojas por macollo para elongar. Por el contrario, *Paspalum quadrifarium*, al tener menor cantidad de hojas, pudo alcanzar TEF por hoja

mayores que *Paspalum dilatatum*. *Paspalum dilatatum* tiene un comportamiento más estable en relación con los cambios de temperatura, ya que no presenta picos tan pronunciados de TEF como los observados en *Paspalum quadrifarium*.

Con el fin de sintetizar el comportamiento de la TEF entre las especies evaluadas, se presenta la Tabla 3, que resume los principales estadísticos descriptivos de esta variable. Allí se incluyen los valores medios, la variabilidad intraespecífica (desvío estándar), la máxima TEF registrada y la acumulación de GDA de desarrollo correspondiente al momento en que ocurre dicho máximo.

Tabla 3

Estadísticos descriptivos de la dinámica de la TEF por hoja

Especie	Media (cm/día)	Desvío Estándar	Máxima TEF (cm/día)	GDA Máxima TEF
<i>Festuca arundinacea</i>	0,69	0,60	3,1	270,41
<i>Bromus auleticus</i>	0,55	0,31	2,1	446,06
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,39	0,30	1,6	653,44
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,44	0,36	2,7	227,92
<i>Nassella neesiana</i>	0,63	0,42	2,4	446,06

Los resultados obtenidos en el trabajo de Platero Stirling et al. (2022), donde se comparan las tasas de extensión de estas dos especies de *Paspalum*, muestran valores medios de TEF de 1,35 cm/día para *Paspalum quadrifarium* y de 0,68 cm/día para *Paspalum dilatatum*, lo cual concuerda con el orden de los resultados obtenidos en este trabajo, donde *Paspalum quadrifarium* resultó con valores ligeramente mayores de media de TEF que *Paspalum dilatatum*. Por otro lado, Colabelli et al. (1998) obtuvieron valores de TEF por macollo de 0,80 cm/día para *Paspalum dilatatum* en una temperatura media de 20 °C.

Para la especie *Nassella neesiana*, Hernández Alpuin et al. (2017) obtuvieron valores de 0,40 cm/día en meses invernales para la tasa de extensión por hoja y 0,60 cm/día para la tasa de extensión media por macollo.

A fin de evaluar si las diferencias observadas en los valores de TEF entre especies son estadísticamente significativas, se realizó un análisis de varianza (ANAVA). En la

Tabla 4 se presentan los resultados del modelo con un nivel de significancia de $\alpha=0,05$, incluyendo los efectos de bloque y especie.

Tabla 4

ANAVA para la variable TEF por hoja ($cm.hoja^{-1}.día^{-1}$)

Origen de la variación	Suma de cuadrados	gl	CM	F	P-valor
Modelo	0,26	7	0,04	12,98	0,0001
Bloque	1,7 e-3	3	5,8 e-4	0,20	0,8930
Especie	0,26	4	0,06	22,56	<0,0001
Error	0,03	12	2,9 e-3		
Total	0,29	19			

El análisis de varianza mostró que la especie fue el principal factor, lo cual explica la variación en la TEF, con un efecto altamente significativo ($p < 0,0001$). Esto indica que las diferencias observadas entre especies no son atribuibles al azar, sino que responden a contrastes reales en su comportamiento morfogenético. En otras palabras, las especies presentan tasas de elongación foliar diferentes entre sí, lo que refleja estrategias funcionales diferenciadas.

Por el contrario, el efecto de bloque no resultó significativo ($p=0,8930$), lo que sugiere que las condiciones particulares de cada bloque experimental no influyeron de manera importante en la variable analizada. Esto confirma la homogeneidad del diseño y respalda la validez de los resultados.

En conjunto, el modelo general fue significativo ($p=0,0001$), lo que indica que la estructura del ANAVA logró explicar una proporción considerable de la variación total en la TEF. Dado el efecto significativo de la especie, se justifica la aplicación de un análisis de comparación de medias (Tabla 5) para identificar entre cuáles especies se encuentran las diferencias específicas.

Tabla 5

Análisis de comparación de medias de TEF por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)

Especie	Medias	n	E.E.	
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,39	4	0,03	A
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,44	4	0,03	A
<i>Bromus auleticus</i>	0,55	4	0,03	B
<i>Nassella neesiana</i>	0,64	4	0,03	C
<i>Festuca arundinacea</i>	0,70	4	0,03	C

El análisis de comparación de medias confirmó la existencia de tres grupos estadísticamente diferenciados en la TEF entre las especies evaluadas (letras A, B y C). Las especies *Paspalum dilatatum* y *Paspalum quadrifarium* conformaron el grupo A, y mostraron las menores tasas de elongación foliar (0,39 y 0,44 cm/día, respectivamente). En un nivel intermedio se ubicó *Bromus auleticus* (grupo B), con una TEF de 0,55 cm/día. Finalmente, *Nassella neesiana* y *Festuca arundinacea* integraron el grupo C, y presentaron las mayores tasas de elongación foliar del conjunto (0,64 y 0,70 cm/día, respectivamente).

Además de analizar la TEF promedio, se evaluó la TEF máxima alcanzada por cada especie con el objetivo de caracterizar su potencial de crecimiento bajo condiciones favorables. A continuación, se presentan los resultados del ANAVA correspondiente (Tabla 6), seguido del análisis de comparación de medias (Tabla 7), lo que permite identificar diferencias significativas en la expresión máxima de elongación foliar entre las especies estudiadas.

Tabla 6*ANAVA para la variable TEF máxima por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)*

Origen de la variación	Suma de cuadrados	gl	CM	F	P-valor
Modelo	5,36	7	0,77	5,48	0,0052
Bloque	0,07	3	0,02	0,16	0,9237
Especie	5,29	4	1,32	9,48	0,0011
Error	1,67	12	0,14		
Total	7,03	19			

El análisis de varianza mostró que la especie explicó una proporción significativa de la variación en la TEF máxima. Esto indica que las especies difieren no solo en sus tasas promedio de elongación, sino también en su capacidad máxima de crecimiento foliar, es decir, en el punto de mayor potencial de producción de tejido.

En contraste, al igual que en TEF promedio, el efecto de bloque no resultó significativo ($p=0,9237$), lo que confirma, nuevamente, la homogeneidad espacial del experimento y que las diferencias observadas no se relacionan con variaciones ambientales entre bloques, sino con atributos propios de cada especie.

El modelo general también fue significativo ($p=0,0052$), lo cual demuestra que la estructura del ANAVA fue adecuada para explicar una parte importante de la variación total de la TEF máxima.

A continuación, en la Tabla 7 se presenta el análisis de medias para la variable TEF máxima.

Tabla 7

Análisis de comparación de medias de TEF máxima por hoja (cm.hoja⁻¹.día⁻¹)

Especie	Medias	n	E.E.	
<i>Paspalum dilatatum</i>	1,47	4	0,19	A
<i>Bromus auleticus</i>	1,77	4	0,19	A / B
<i>Nassella neesiana</i>	2,01	4	0,19	A / B
<i>Paspalum quadrifarium</i>	2,05	4	0,19	B
<i>Festuca arundinacea</i>	3,00	4	0,19	C

En el grupo A se ubicó *Paspalum dilatatum* (1,47 cm/día), que presentó los valores más bajos de TEF máxima. En un nivel intermedio se encontraron *Bromus auleticus* (1,77 cm/día) y *Nassella neesiana* (2,01 cm/día), que integraron el grupo A/B.

Por su parte, *Paspalum quadrifarium* (2,05 cm/día) se ubicó en el grupo B, y se diferenció significativamente de *Paspalum dilatatum* al mostrar una capacidad mayor para incrementar su elongación foliar bajo las mejores condiciones ambientales.

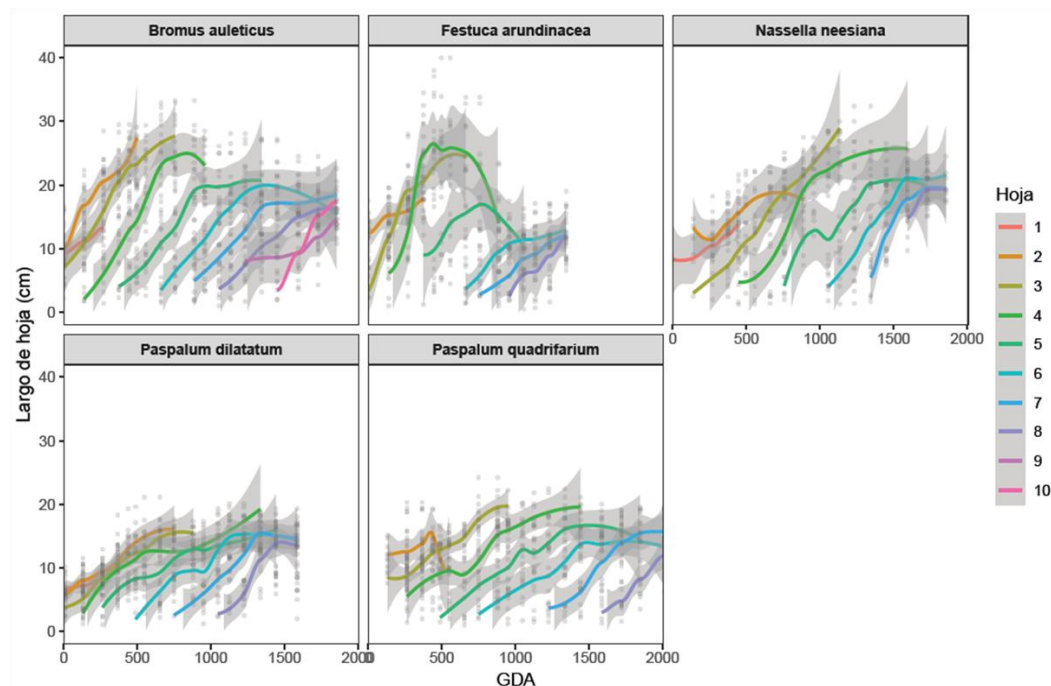
Finalmente, *Festuca arundinacea* presentó la mayor TEF máxima del conjunto (3,00 cm/día), y conforma por sí sola el grupo C.

5.7 Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados

En la Figura 8 se presenta la relación entre el largo de hoja y los GDA para las cinco especies estudiadas. Los distintos colores representan las hojas sucesivas dentro del macollo, mientras que las curvas suavizadas permiten observar la trayectoria de crecimiento en cada caso. El sombreado gris corresponde al intervalo de confianza del ajuste, indicando la variabilidad asociada a la estimación. Esta visualización facilita comparar cómo progresa la expansión de las hojas a medida que avanza el desarrollo térmico y cómo difiere esta dinámica entre especies.

Figura 8

Largo de hoja (cm) en función de grados día acumulados



En todas las especies se observó un incremento del largo foliar con el aumento de la temperatura acumulada, que confirma la fuerte dependencia térmica de la elongación, ya señalada por Colabelli et al. (1998) y Lemaire & Agnusdei (2000). No obstante, la pendiente, el largo máximo alcanzado y el grado de superposición entre hojas difirieron claramente entre especies.

Festuca arundinacea fue la especie que mostró la mayor velocidad de elongación inicial, con pendientes pronunciadas en las primeras hojas (1-4) y longitudes máximas cercanas a 30 cm hacia los 800 GDA. Se observa, además, una superposición de ciclos, con dos hojas elongando simultáneamente, lo que refleja una alta tasa de flujo de tejidos. Hacia los 1000-1300 GDA, el largo foliar se estabilizó e incluso disminuyó en algunas hojas, lo que coincide con la tendencia observada en otras especies C3.

Bromus auleticus presentó un comportamiento similar al de *Festuca arundinacea*, ya que alcanzó longitudes máximas de aproximadamente 30 cm. La superposición de hojas en crecimiento fue evidente, en especial entre la hoja 3 y la 5, lo que indica una elevada tasa de aparición. Su curva refleja un crecimiento sostenido durante todo el período experimental, con una leve desaceleración hacia el final del ciclo térmico.

Por su parte, *Paspalum dilatatum* presentó el crecimiento foliar de menor longitud entre todas las especies, con longitudes máximas apenas superiores a 15-18 cm. Su pendiente

es la de menor magnitud y se asemeja a la de *Paspalum quadrifarium*, la otra especie C4. Estos datos concuerdan con los obtenidos en la Figura 7, donde estas especies presentan las tasas de elongación foliar más bajas. Sin embargo, *Paspalum dilatatum* es la primera en llegar a las 6 hojas (sin ser totalmente expandidas) en los 500 GDA, lo que refleja también su rápida tasa de aparición (Figura 4), lo que conlleva a que crezcan varias hojas a la vez.

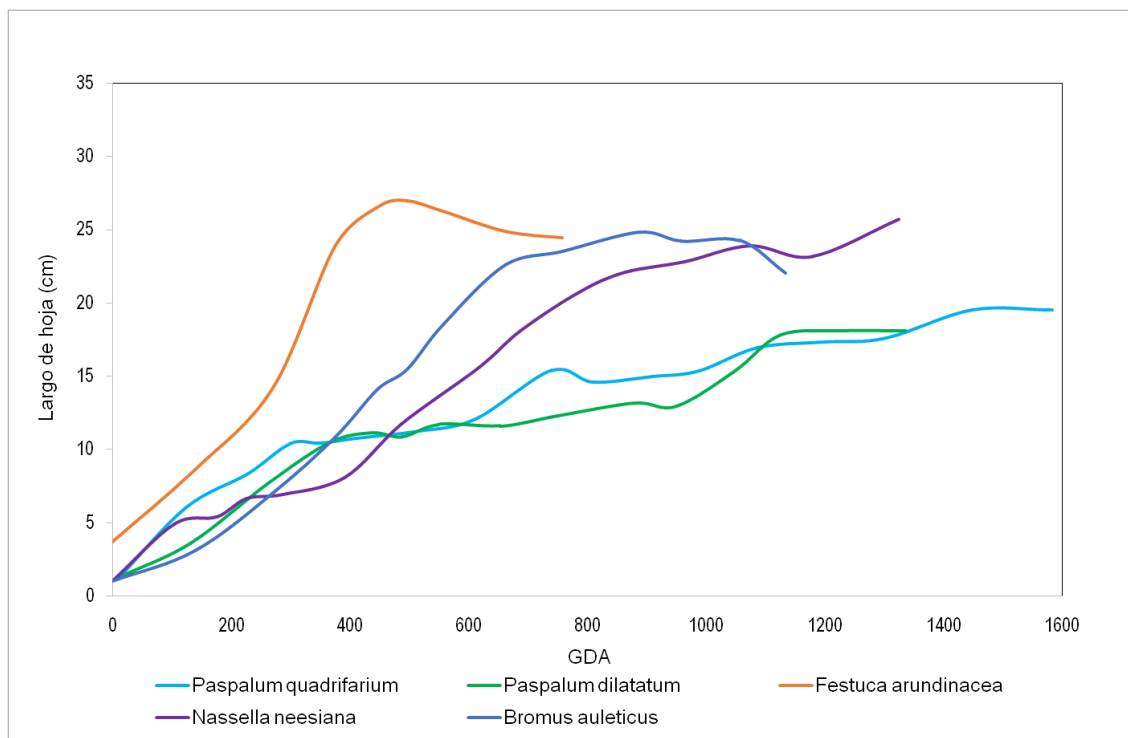
Paspalum quadrifarium exhibió un patrón de elongación más pausado, con pendientes suaves y largos foliares finales de 15-20 cm. Se aprecia un crecimiento secuencial de hojas, lo que indica una elongación más lenta y prolongada en el tiempo. Es la especie en demorar más en aparecer la sexta hoja, a los 1250 GDA. La ausencia de picos marcados sugiere una respuesta térmica más restringida, producto de su estrategia de conservación de recursos.

Nassella neesiana mostró una pendiente de elongación similar a *Bromus* y longitudes foliares máximas en torno a 20-25 cm. La especie mantuvo un crecimiento activo, con superposición parcial de hojas, en especial entre la hoja 3 y la 5, y una acumulación térmica cercana a los 1000 GDA a la hoja 6.

Festuca arundinacea y *Bromus auleticus* se caracterizan por altas tasas de elongación y superposición foliar, mientras que *Nassella neesiana*, *Paspalum quadrifarium* y *Paspalum dilatatum* presentan elongación lenta y crecimiento secuencial. Para graficar el crecimiento por especie de largo foliar en centímetros se tomó la hoja más representativa de la Figura 8, que corresponde a la cuarta hoja, y se realizó un nuevo gráfico (Figura 9) para observar aún mejor las pendientes y la tendencia de cada especie en esta variable.

Figura 9

Dinámica del largo de la cuarta hoja por especie en relación con la acumulación térmica



El largo foliar aumentó con la acumulación térmica en todas las especies, aunque con diferencias marcadas en ritmo, magnitud y duración del crecimiento. *Festuca arundinacea* mostró el máximo largo foliar más temprano (27-28 cm a 400-500 GDA), lo que refleja una alta TEFy un ciclo corto típico de una especie capturadora templada. *Bromus auleticus* mostró un incremento progresivo del largo foliar, alcanzando valores cercanos a 22-23 cm hacia 800 a 900 GDA. Este comportamiento indica una duración de la elongación más prolongada que la observada en *Festuca arundinacea* (máximo temprano), pero menos extendida que en las especies de crecimiento más secuencial, lo que demuestra una estrategia capturadora invernal de duración intermedia del período de expansión foliar.

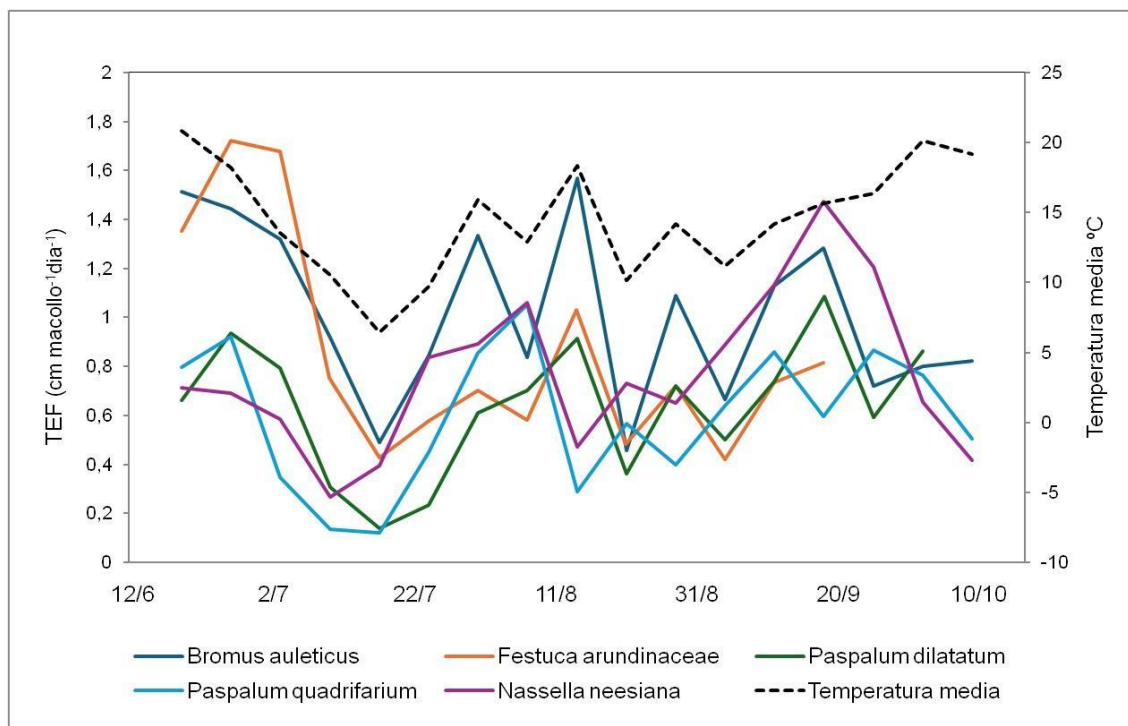
Nassella neesiana presentó pendiente moderada, con apariciones de hoja notablemente más tardías (23-24 cm a 1200 GDA). *Paspalum quadrifarium* tuvo una pendiente menor, y alcanzó un máximo en longitud de hoja de 17-19 cm a 900-1000 GDA, lo que indica una TEF baja y crecimiento más conservador. *Paspalum dilatatum* exhibió la elongación más tardía (17-18 cm a 1100 GDA) y, más allá de ser una especie capturadora, evidenció menor magnitud bajo condiciones frías.

5.8 Tasa de elongación de todas las hojas dentro del macollo para las especies evaluadas durante el período de estudio

Para describir el ritmo total de producción foliar, se calculó y representó la TEF del macollo, entendida como la suma de las tasas de elongación de todas las hojas que se encuentran en fase de crecimiento dentro del macollo, constituyendo un indicador integrador del ritmo instantáneo de producción foliar (Lemaire & Chapman, 1996). La Figura 10 ilustra su comportamiento a lo largo del experimento para cada especie. Esta representación complementa el análisis de la TEF por hoja, ya que permite evaluar cómo se expresa el crecimiento cuando se consideran simultáneamente todas las hojas en expansión.

Figura 10

Tasa de elongación foliar por macollo ($\text{cm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y temperatura media del aire ($^{\circ}\text{C}$)



Al igual que para la Figura 7, donde se representa la TEF por hoja, para el caso de TEF por macollo la evolución temporal mostró variaciones muy marcadas a lo largo del ciclo invernal-primaveral.

A partir del 24 de junio (ver Anexo B), se registró un descenso en la temperatura media diaria, que alcanzó un mínimo de 3,3 $^{\circ}\text{C}$ el 9 de julio. A su vez, entre el 9 y el 14 de julio, las temperaturas medias se mantuvieron por debajo de los 10 $^{\circ}\text{C}$, lo cual coincide con una marcada disminución de la TEF de los macollos. Posteriormente, las

temperaturas medias comenzaron a incrementarse: se ubicaron entre 13 y 20 °C, y alcanzaron un máximo de 27,2 °C el 2 de agosto.

Una segunda caída en la TEF se observó entre el 22 y el 26 de agosto, en un contexto de temperaturas medias cercanas a los 10 °C. Más adelante, entre el 5 y el 20 de septiembre, se registró un aumento en la TEF, las temperaturas máximas en ese período superaron los 20 °C, y el 22 de septiembre la temperatura media alcanzó los 25,2 °C. Luego, las temperaturas medias descendieron y se mantuvieron entre 15 y 18,5 °C hasta el 28 de septiembre, hecho que se asoció con una reducción de la TEF por macollo. El 29 y 30 de ese mes, las temperaturas máximas superaron los 30°C y las temperaturas medias llegaron a los 26 °C, hecho que se asoció con una reducción en la TEF por macollo.

La especie *Paspalum quadrifarium* mantuvo valores bajos de TEF por macollo durante todo el período evaluado. *Paspalum dilatatum* también mostró valores bajos de TEF por macollo en pleno invierno, pero ambas C4 incrementaron su tasa de crecimiento foliar con el avance de la primavera.

Nassella neesiana, considerada una especie conservadora, presentó valores moderados de TEF por macollo durante el invierno, aunque registró un aumento marcado hacia fines de septiembre. Este comportamiento sugiere cierta flexibilidad o una respuesta específica frente a condiciones ambientales más favorables.

Bromus auleticus mantuvo valores elevados de TEF por macollo durante el invierno, con varios máximos notables, lo que indica un comportamiento típico de especie capturadora invernal, capaz de aprovechar los recursos disponibles de forma rápida durante su estación favorable.

Festuca arundinacea, presentó un máximo inicial elevado de TEF por macollo en el mes de junio, seguido de un período de estabilidad. Este comportamiento inicial, más acelerado, se asemeja a rasgos propios de especies capturadoras. Posteriormente, su crecimiento se estabilizó, lo que podría reflejar una mayor plasticidad frente a las condiciones ambientales.

Siguiendo con la línea de análisis, al igual que para TEF por hoja, se elaboró la Tabla 8, que resume los principales estadísticos descriptivos de esta variable.

Tabla 8

Estadísticos descriptivos de la dinámica de la TEF por macollo

Especie	Media (cm/día)	Desvío Estándar	Máxima TEF (cm/día)	GDA Máxima TEF
<i>Festuca arundinacea</i>	0,99	0,72	4,05	270,41
<i>Bromus auleticus</i>	1,05	0,54	3,31	446,06
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,65	0,39	2,01	879,09
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,61	0,46	4,10	227,92
<i>Nassella neesiana</i>	0,81	0,49	2,52	1449,8

En términos de valores medios, *Bromus auleticus* (1,055 cm/día) y *Festuca arundinacea* (0,996 cm/día) mostraron las mayores TEF por macollo, lo que indica una elevada capacidad de producción foliar a nivel de macollo y coincide con los mayores valores de elongación individual de la hoja promedio observados previamente. *Nassella neesiana* presentó un valor medio intermedio (0,816 cm/día), mientras que *Paspalum dilatatum* (0,653 cm/día) y *Paspalum quadrifarium* (0,615 cm/día) registraron las menores tasas promedio.

En cuanto al valor máximo de TEF por macollo, *Festuca arundinacea* alcanzó el mayor valor (4,057 cm/día), seguida por *Paspalum quadrifarium* (4,100 cm/día) y *Bromus auleticus* (3,314 cm/día). *Paspalum dilatatum* y *Nassella neesiana* mostraron valores máximos más moderados (2,014 y 2,528 cm/día, respectivamente).

Se continuó con un ANAVA para evaluar si las diferencias observadas en los valores de TEF por macollo entre especies eran estadísticamente significativas. En la Tabla 9 se presentan los resultados del modelo, con un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$, y se incluyen los efectos de bloque y especie.

Tabla 9

ANAVA para la variable TEF por macollo promedio ($cm.macollo^{-1}.día^{-1}$)

F.V	Suma de cuadrados	gl	CM	F	P-valor
Modelo	0,64	7	0,09	15,05	<0,0001
Bloque	0,02	3	0,01	0,88	0,4776
Especie	0,62	4	0,16	25,68	<0,0001
Error	0,07	12	0,01		
Total	0,71	19			

El análisis de varianza mostró que la especie tuvo un efecto altamente significativo sobre la TEF por macollo ($p < 0,0001$). Por otro lado, el efecto de bloque no resultó significativo ($p = 0,4776$), lo que indica que las variaciones ambientales entre bloques no influyeron de manera importante en esta variable. Este resultado refuerza la solidez del diseño experimental y sugiere que la variabilidad espacial estuvo bien controlada.

El modelo general también fue significativo ($p < 0,0001$), lo que demuestra que la estructura del ANAVA explica una proporción considerable de la variación total registrada en la TEF por macollo.

Ya que los resultados confirman que la TEF por macollo difiere significativamente entre especies, se justifica la aplicación de un análisis de comparación de medias para identificar entre cuáles especies se encuentran las diferencias específicas (Tabla 10).

Tabla 10

Análisis de comparación de medias de TEF por macollo ($cm.macollo^{-1}.día^{-1}$)

Especie	Medias	n	E.E.	
<i>Paspalum quadrifarium</i>	0,61	4	0,04	A
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,65	4	0,04	A
<i>Nassella neesiana</i>	0,81	4	0,04	B
<i>Festuca arundinacea</i>	1,00	4	0,04	C
<i>Bromus auleticus</i>	1,05	4	0,04	C

En el grupo A se ubicaron *Paspalum quadrifarium* (0,61 cm/día) y *Paspalum dilatatum* (0,65 cm/día), que presentaron las menores TEF por macollos del conjunto. *Nassella neesiana* integró el grupo B, con una TEF por macollo intermedia (0,81 cm/día).

Festuca arundinacea (1,00 cm/día) y *Bromus auleticus* (1,05 cm/día) conformaron el grupo C y presentaron las mayores tasas de elongación del macollo. Estos resultados coinciden con su alto potencial de crecimiento foliar observado previamente en las TEF individuales por hoja.

También, se evaluó la TEF por macollo máxima alcanzada por cada especie con el objetivo de compararla con la de TEF máxima por hoja. A continuación, se presentan los resultados del ANAVA correspondiente (Tabla 11), que resulta significativo para la especie con un valor de alfa de $\alpha = 0,10$, seguido del análisis de comparación de medias (Tabla 12).

Tabla 11

ANAVA para la variable TEF máxima por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)

Origen de la variación	Suma de cuadrados	gl	CM	F	P-valor
Modelo	4,63	7	0,66	1,56	0,2372
Bloque	0,16	3	0,05	0,16	0,9407
Especie	4,47	4	1,12	2,64	0,0865
Error	5,08	12	0,42		
Total	9,72	19			

El análisis de varianza para la TEF máxima del macollo mostró que el efecto de especie presentó una significancia con un nivel de confianza del 90 % ($p = 0,0865$). Esto indica que, bajo un criterio de $\alpha=0,10$, pueden existir tendencias a diferencias entre especies en el valor máximo de elongación foliar integrada del macollo, aunque estas diferencias no resultan suficientemente fuertes como para ser consideradas significativas al nivel de $\alpha=0,05$. El efecto de bloque no fue significativo ($p=0,9407$), indicando que el control del ambiente fue exitoso, lo cual reafirma los resultados anteriores.

En conjunto, los resultados sugieren que, aunque existen tendencias a diferencias entre especies, la magnitud máxima de crecimiento integrado del macollo es relativamente similar entre especies cuando se consideran todas las hojas activas. Esta estabilidad contrasta con lo observado en la TEF máxima por hoja, donde sí se registraron diferencias significativas entre especies.

La falta de significancia estadística en TEF máxima por macollo puede deberse a la naturaleza integradora del indicador, que combina el aporte simultáneo de varias hojas, la variabilidad temporal de la actividad foliar y posibles efectos compensatorios dentro del macollo (Bircham & Hogdson, 1983). Esto suaviza las diferencias marcadas que sí se expresan a nivel de hoja individual y hace que los picos máximos de crecimiento del macollo sean menos contrastantes entre especies.

Tabla 12

Análisis de comparación de medias de TEF máxima por macollo (cm.macollo⁻¹.día⁻¹)

Especie	Medias	n	E.E.	
<i>Paspalum dilatatum</i>	1,79	4	0,33	A
<i>Nassella neesiana</i>	2,39	4	0,33	A / B
<i>Paspalum quadrifarium</i>	2,60	4	0,33	A / B
<i>Bromus auleticus</i>	2,71	4	0,33	A / B
<i>Festuca arundinacea</i>	3,24	4	0,33	B

En el grupo A se ubicó *Paspalum dilatatum* (1,79 cm/día), que presentó la menor TEF máxima por macollo del conjunto. Las especies *Nassella neesiana* (2,39 cm/día), *Paspalum quadrifarium* (2,60 cm/día) y *Bromus auleticus* (2,71 cm/día) conformaron un grupo intermedio (A/B). Estas especies no difirieron significativamente entre sí, lo cual refleja una capacidad moderada para alcanzar valores máximos de elongación foliar integrada. *Festuca arundinacea* alcanzó la mayor TEF máxima por macollo (3,24 cm/día), y se ubica en el grupo B.

En conjunto, estos resultados sugieren que, aunque las diferencias estadísticas no fueron contundentes al nivel del 5 %, existen tendencias claras entre especies que expresan distintas capacidades máximas de crecimiento a escala de macollo. La magnitud de estas diferencias se ve atenuada por la naturaleza integradora de la variable, que combina la elongación simultánea de varias hojas, lo cual reduce los contrastes que sí se observan a nivel individual de hoja.

Este contraste responde a la naturaleza de cada variable. La TEF máxima por hoja refleja el pico de crecimiento de la hoja que elonga a mayor tasa, y captura el potencial fisiológico máximo del órgano individual. Por el contrario, la TEF máxima por macollo integra el crecimiento simultáneo de todas las hojas en fase de elongación. Al sumar las contribuciones de varias hojas, esta variable incorpora variabilidad adicional asociada a la sincronización entre hojas, al número de hojas activas y a la compensación interna del macollo. En consecuencia, las diferencias entre especies se vuelven menos abruptas y generan un patrón más estable y con superposición entre grupos. Un claro ejemplo de cómo se compensa el crecimiento es en la especie *Bromus auleticus*, donde para TEF por hoja mostró valores de elongación foliar intermedios, pero para TEF por macollo resultó ser de las especies con mayor valor de tasa, incluso siendo muy similar a *Festuca arundinacea*. Esta compensación es típica de la especie, ya que la planta hace crecer varias hojas a la vez, individualmente a una menor tasa, pero que en la sumatoria de varias hojas llevan a un valor más alto de elongación por macollo (Ordoñez et al, 2017).

6. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos permiten confirmar que las especies forrajeras evaluadas presentan estrategias funcionales contrastantes, coherentes con su clasificación dentro del eje captadoras-conservadoras, según el criterio definido por Cruz et al. (2010). Las diferencias observadas en las variables morfogenéticas (TAH, TEF y filocrón) reflejan la existencia de patrones adaptativos asociados a la velocidad de flujo de tejidos y al aprovechamiento de los recursos.

Paspalum dilatatum y *Bromus auleticus* se comportaron como especies captadoras, caracterizadas por una rápida aparición foliar para ambas especies y rápida elongación foliar en el caso de *Bromus*, mostrando menores valores de filocrón y alta plasticidad frente a las condiciones ambientales. Estas características les confiere un mayor potencial de producción en períodos favorables. Los resultados de la variable TEF hoja para *Paspalum dilatatum* no se condicen con esta caracterización de rápida elongación, dado que mostró bajos valores de TEF, lo cual se puede adjudicar a la época del año en que se realizó el experimento, ya que fue en meses invernales-primaverales, donde no son condiciones de temperatura óptimas para las especies de síndrome fotosintético C4 evaluadas, pero sí lo son para las C3.

Por el contrario, *Paspalum quadrifarium* y *Nassella neesiana* manifestaron una estrategia conservadora, evidenciada por menores tasas de aparición y elongación foliar, ciclos de expansión más prolongados y mayores valores de filocrón. Dichos rasgos indican un crecimiento más lento y eficiente en el uso de los recursos, lo que favorece su persistencia bajo condiciones limitantes.

Festuca arundinacea, especie testigo, mostró un comportamiento con rasgos morfogenéticos más cercanos al grupo captador, especialmente en su alta tasa de elongación y aparición foliar. Su respuesta reafirma su valor como especie de referencia en sistemas templados y su capacidad para sostener altos niveles de productividad en condiciones controladas.

En conjunto, los resultados evidencian que las variables morfogenéticas constituyen herramientas efectivas para describir las estrategias funcionales de las gramíneas forrajeras, lo que permite predecir su comportamiento frente a diferentes condiciones ambientales. Comprender estos patrones contribuye al diseño de sistemas pastoriles más

resilientes, capaces de combinar especies de rápido crecimiento con otras de alta persistencia, y, en simultáneo, optimizar productividad y estabilidad a largo plazo.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abud Clariget, M. J., Gaudenti Borra, C., Orticochea Dell'Acqua, V., & Puig Ferrés, V. M. (2011). *Evaluación estivo-otoñal de mezclas forrajeras* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri.
<https://hdl.handle.net/20.500.12008/9732>
- Altesor, A., Leoni, E., Guido, A., & Paruelo, J. M. (2017). Differential responses of three grasses to defoliation, water and light availability. *Plant Ecology*, 218(2), 95-104. <http://www.jstor.org/stable/26165329>
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezema, F., & Rodríguez, C. (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1), 83-91. <https://www.jstor.org/stable/20146767>
- Barnes, R. F., Nelson, C. J., Collins, M., & Moore, K. J. (Eds.). (1995). *Forages: An introduction to grassland agriculture* (6th ed., vol. 1). Blackwell.
- Bemhaja, M. (2001). Gramínea nativa perenne invernal para suelos arenosos: *Bromus auleticus* cv. INIA Tabobá. En Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico Agroalimentario y Agroindustrial del Cono Sur (Ed.), *Diálogo LVI: Los recursos fitogenéticos del género Bromus en el Cono Sur* (pp. 103-104). https://www.procisur.org.uy/files/documento/90_114.pdf
- Bemhaja, M., & Risso, D. F. (2006). Cultivares de forrajeras seleccionados, evaluados y liberados para areniscas. En M. Bemhaja & O. Pittaluga (Eds.), *30 años de investigación en suelos de areniscas INIA Tacuarembó* (pp. 39-55). INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/3008/1/18429250309101451.pdf>
- Bentancur Jackson, D., & Ferrés Salveraglio, L. (2020). *Evaluación del efecto residual de la fertilización nitrogenada de campo natural en el período otoño-invernal bajo pastoreo vacuno* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/31379>
- Beraza Sánchez, S., Guerisoli Pereira, G., & Rodríguez Echenique, E. (2017). *Morfogénesis en Festuca arundinacea y Dactylis glomerata* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri.
<https://hdl.handle.net/20.500.12008/18614>
- Berretta, E. J. (1976). *Determinación comparativa de productividad de especies perennes de gramíneas invernales* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Berreta, E. J., Formoso, D., Carbajal, C. M., Fernández, J., & Gabachutto, I. (1990). Producción y calidad de diferentes especies forrajeras nativas en condiciones de campo. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria; Sociedad Uruguaya de Pasturas Naturales; Universidad de la República & Plan Agropecuario (Eds.), *II Seminario Nacional de Campo Natural* (pp. 68-83). Hemisferio Sur. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/15924/1/Segundo-seminario-nacional-de-campo-natural-15-y-16-noviembre-1990-Tacuarembó-UY.pdf>

- Bircham, J. S., & Hodgson, J. (1983). The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Science*, 38(4), 323-331.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1983.tb01656.x>
- Boggiano, P. (1990). Evaluación de 14 gramíneas perennes bajo pastoreo. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria; Sociedad Uruguaya de Pasturas Naturales; Universidad de la República & Plan Agropecuario (Eds.), *II Seminario Nacional de Campo Natural* (pp. 211-224). Hemisferio Sur.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/15924/1/Segundo-seminario-nacional-de-campo-natural-15-y-16-noviembre-1990-Tacuarembó-UY.pdf>
- Canals, R. M., Peralta, J., & Zubiri, E. (2019). *Flora Pratense y Forrajera cultivada de la Península Ibérica: Glosario técnico*. Universidad Pública de Navarra.
https://www.unavarra.es/herbario/pratenses/htm/glosario_pas.htm
- Carámbula, M. (1977). *Producción y manejo de pasturas sembradas*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M. (1981). *Producción de semillas de plantas forrajeras*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M. (1991). *Aspectos relevantes para la producción forrajera*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2921/1/111219220807114541.pdf>
- Carámbula, M. (2002). *Pasturas y forrajes: Vol. 1. Potenciales y alternativas para producir forrajes*. Hemisferio Sur.
- Carámbula, M. (2004). *Pasturas y forrajes: Vol. 3. Manejo, persistencia y renovación de pasturas*. Hemisferio Sur.
- Castaño, J. (2003). *Adaptación y manejo de especies forrajeras y técnicas para optimizar su producción*. Sitio Argentino de Producción Animal.
https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/14-adaptacion_manejo_tecnicas.pdf
- Castro, M., Pereyra, S., Stewart, S., Vera, M., Cardozo, V., & Rodríguez, M. (2012). Festuca (*Festuca arundinacea*): Cultivares evaluados en La Estanzuela, Uruguay, durante 2011. En Instituto Nacional de Semillas & Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (Eds.), *Resultados experimentales de la evaluación nacional de cultivares de especies forrajeras: Anuales, bianuales y perennes* (pp. 34-44). <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/11023/1/Eval-Cult-Forrajeras-2011.pdf>
- Chapman, D. F., & Lemaire, G. (1993). Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. En New Zealand Grassland Association (Ed.), *Proceedings of the XVII International Grassland Congress* (pp. 95-104).
- Coirolo, P., Galceran, M., Gandolfo, J., Mackinnon, P., & Real, D. (1991). *Manejo de pastoreo en campo natural: Unidades de suelo Los Mimbres y Rio Tacuarembó* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.

- Colabelli, M., Agnusdei, M. G., Mazzanti, A., & Labreveux, M. (1998). *El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de defoliación*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf
- Cooper, J. P., & Tainton, N. M. (1968). Light and temperature requirements for the growth of tropical and temperate grasses. *Herbage Abstracts*, 38, 167-176.
- Cruz, P., & Boval, M. (2000). Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. De Moraes, C. Nabinger & P. C. F. Carvalho (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 151-188). CAB International. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20003019252>
- Cruz, P., De Quadros, F. L. F., Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., & Carvalho, P. C. F. (2010). Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63(3), 350-358. <https://doi.org/10.2111/08-016.1>
- Cruz, P., Lezana, L., Durante, M., Jaurena, M., Figari, M., Bottencourt de Olivera, L., Theau J. P., Massa, E., Viegas, J., De Quadros, F. L. F. (2019). A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecología Austral*, 29(2), 239-248. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.727>
- Da Costa, D. I., & Scheffer-Basso, S. M. (2003). Caracterização morfofisiológica e agrônômica de *Paspalum dilatatum* Poir. biótipo Virasoro e *Festuca arundinacea* Scherb: 1. Desenvolvimento morfológico. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(5), 1054-1060. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982003000500004>
- Davies, P. (1990). Efecto del nivel de nitrógeno y densidad de siembra en *Bromus auleticus*. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria; Sociedad Uruguaya de Pasturas Naturales; Universidad de la República & Plan Agropecuario (Eds.), *II Seminario Nacional de Campo Natural* (pp. 128-139). Hemisferio Sur. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/15924/1/Segundo-seminario-nacional-de-campo-natural-15-y-16-noviembre-1990-Tacuarembou-UY.pdf>
- Del Pozo Rodríguez, P. P. (2004). *Bases ecofisiológicas para el manejo de los pastos tropicales*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/30-bases_ecofisiologicas_manejo_pasturas_tropicales.pdf
- Del Puerto, O. (1969). *Hierbas del Uruguay*. Nuestra Tierra.
- Donaghy, D. J., Turner, L. R., & Adamczewski, K. A. (2008). Effect of defoliation management on water-soluble carbohydrate energy reserves, dry matter yields, and herbage quality of tall fescue. *Agronomy Journal*, 100(1), 122-127. <https://doi.org/10.2134/agronj2007.0016>

- Errandonea Panissa, M., & Kuchman Bottaro, C. (2008). *Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural en Stipa setigera presl y Bromus auleticus trinius bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/27433>
- Formoso, F. (2010). *Festuca arundinacea, manejo para producción de forraje y semillas*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2529/4/18429081210150440.pdf>
- Formoso, F. A., & Allegri, M. (1983). Producción de forraje, digestibilidad y proteína de gramíneas subtropicales en suelos arenosos y rastrojos de arroz en la región noreste de Uruguay. *Investigaciones Agronómicas*, (4), 38-45. <https://inia.uy/sites/default/files/publications/2024-10/Inv.Agr.-1983-No.4-p.38-45.pdf>
- Fulkerson, W. J., & Donaghy, D. J. (2001). Plant-soluble carbohydrate reserves and senescence - key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41(2), 261-275. <https://doi.org/10.1071/EA00062>
- Gales, K. (1979). Effects of water supply on partitioning of dry matter between roots and shoots in *Lolium perenne*. *Journal of Applied Ecology*, 16(3), 863-877. <https://doi.org/10.2307/2402860>
- García-Favre, J., Zhang, Y., López, I. F., Donaghy, D. J., Cranston, L. M., & Kemp, P. D. (2021). Decreasing defoliation frequency enhances *Bromus valdivianus* Phil. growth under low soil water levels and interspecific competition. *Agronomy*, 11(7), Artículo e1333. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071333>
- Garnier, E., Navas, M. L., & Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- Garwood, E. A., & Sinclair, J. (1979). Use of water by six grass species: 2. Root distribution and use of soil water. *The Journal of Agricultural Science*, 93(1), 25-35. <https://doi.org/10.1017/S0021859600086081>
- Gastal, F., Belanger, G., & Lemaire, G. (1992). A model of leaf extension rate in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*, 70(5), 437-442. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088500>
- Gibson, D. J., & Newman, J. A. (2001). *Festuca arundinacea* Schreber (*F. elatior* L. ssp. *arundinacea* (Schreber) Hackel). *Journal of Ecology*, 89(2), 304-324. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00561.x>
- Gomide, J. A. (1997). Morphogenesis and growth analysis of tropical grasses. En J. A. Gomide (Ed.), *International Symposium on Animal Production under Grazing* (pp. 97-115). Universidade Federal de Viçosa.
- Gorriti Isern, P., & Pérez del Castillo Raquet, M. (1998). *Respuesta a fuentes, niveles y localización del nitrógeno en la producción y calidad de semilla de Festuca arundinacea Schreb. CV Tacuabé* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/25272>

- Grant, S. A., Elston, D. A., & Barthram, G. T. (1989). Problems of estimating tissue turnover in grass swards in the presence of grazing animals. *Grass and Forage Science*, 44(1), 47-54. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1989.tb01909.x>
- Hazard, L. (1996). La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères. *Fourrages*, 147, 293-302. <https://afpf-asso.fr/index.php?download=1369&token=c16b0ba6e27c1efb0d74a94026afe433>
- Hernández Alpuin, C., Salto Oroña, V. C., & Vulliez Dutour, M. A. (2017). *Respuesta de Stipa setigera Presl. a la fertilización NP en caracteres morfogénicos y estructurales en el período invierno-primaveral* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/18653>
- Izaguirre, P. (1992). *Notas en Stipeae: I. La región de la corona en el antecio de Stipa L.* Universidad de la República. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/31702>
- Laterra, P., Vignolio, O. R., Hidalgo L. G., Fernández, O. N., Cauhépé, M. A., & Maceira, N. O. (1998). Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa Deprimida Argentina. *Ecotrópicos*, 11(2), 141-149.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lemaire, G. (1985). *Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (Festuca arundinacea Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: Effets des facteurs climatiques* [Disertación doctoral]. Université de Caen.
- Lemaire, G. (1997). The physiology of grass growth under grazing: Tissue turnover. En J. A. Gomide (Ed.), *International Symposium on Animal Production under Grazing* (pp. 117-144). Universidade Federal de Viçosa.
- Lemaire, G., & Agnusdei, M. (2000). Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. De Moraes, C. Nabinger & P. C. F. Carvalho (Eds.), *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (pp. 265-287). CAB International. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20003019261>
- Lemaire, G., & Chapman, D. (1996). Tissue flows in grazed plant communities. En J. Hodgson & A. W. Illius (Eds.), *The ecology and management of grazing systems* (pp. 3-36). CAB International.
- Leoni, E., Altesor, A., & Paruelo, J. M. (2009). Explaining patterns of primary production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*, 20(4), 612-619. <http://www.jstor.org/stable/40295775>
- MacAdam, J. W., Volenec, J. J., & Nelson, C. J. (1988). Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*, 89(2), 549-556. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1055880/pdf/plntphys00636-0171.pdf>

- Mazzanti, A. E., Lemaire, G., & Gastal, F. (1994). The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards grazed with sheep: 1. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science*, 49(2), 111-120.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1994.tb01983.x>
- Methol, M., & Freire, A. (1990). Evaluación primaria de *Bromus auleticus*. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria; Sociedad Uruguaya de Pasturas Naturales; Universidad de la República & Plan Agropecuario (Eds.), *II Seminario Nacional de Campo Natural* (pp. 98-103). Hemisferio Sur.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/15924/1/Segundo-seminario-nacional-de-campo-natural-15-y-16-noviembre-1990-Tacuarembó-UY.pdf>
- Michellini Garicöits, D. F. (2010). *Caracterización morfológica de Paspalum dilatatum Poir.* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri.
<https://hdl.handle.net/20.500.12008/27726>
- Millot, J. C. (2001). *Bromus auleticus*: Una nueva especie domesticada. En Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico agroalimentario y Agroindustrial del Cono Sur (Ed.), *Diálogo LVI: Los recursos fitogenéticos del género Bromus en el Cono Sur* (pp. 3-5). IICA.
https://www.procisur.org.uy/files/documento/90_114.pdf
- Modernel, P., Rossing, W. A. H., Corbeels, M., Dogliotti, S., Picasso, V., & Tiftonell, P. (2016). Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters*, 11(11), Artículo e113002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/113002>
- Moraes, C. O. C., Oliveira, J. C. P., & Paim, N. R. (2000). *Comparação de Bromus auleticus Trinius com outras gramíneas perenes de inverno.* Embrapa Pecuária Sul. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/227042/1/COMPARACAODEBROMUS.pdf>
- Nabinger, C. (1999). Eficiencia do uso de pastagens: Disponibilidade e perdas de forragem. En A. M. Peixoto, J. C. Moura & V. P. Faria (Eds.), *Fundamentos do pastoreio rotacionado* (pp. 213-251). FEALQ.
- Olmos, F. (1993). *Bromus auleticus*. INIA.
<https://www.inia.uy/sites/default/files/publications/2025-11/st-35-1993.pdf>
- Ordoñez, I. P., López, I. F., Kemp, P. D., Donaghy, D. J., Herrmann, P., Hernández, F., & Bhatia, S. (2017). Pasture brome (*Bromus valdivianus*) leaf growth physiology: A six-leaf grass species. *Agronomy New Zealand*, 47, 13-22.
https://www.agronomysociety.org.nz/files/2017_2_Pasture_brome_-_a_six_leaf_grass_species.pdf
- Passioura, J. B. (1982). The role of root system characteristics in the drought resistance of crop plants. En International Rice Research Institute (Ed.), *Drought resistance in crops with emphasis on rice* (pp. 71-82). http://books.irri.org/9711040786_content.pdf
- Peirano Puigvert, M. E., & Rodríguez Carvallo, A. D. (2004). *Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/25481>

- Pereira Machín, M. (2006). Paja mansa. *Revista Plan Agropecuario*, (118), 32.
https://www.planagropecuario.org.uy/publicaciones/revista/R118/R118_32.pdf
- Pillar, V. P. (1996). A randomization-based solution for vegetation classification and homogeneity testing. *Coenoses*, 11(1), 29-36.
<https://www.jstor.org/stable/43461162>
- Platero Stirling, M. F., Ravaschio Arias, M. F., & Shaw Schandy, K. A. (2022). *Frecuencia e intensidad de defoliación de Paspalum dilatatum Poir y Paspalum quadrifarium Lamarck en campo natural y campo natural mejorado* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Correcciones bibliográficas de trabajos finales de grado.
<http://tesis.fagro.edu.uy/index.php/tg/catalog/view/16/27/616>
- Poff, J. A., Balocchi, O. A., & López, I. F. (2011). Sward and tiller growth dynamics of *Lolium perenne* L. as affected by defoliation frequency during autumn. *Crop & Pasture Science*, 62(4), 346-354. <https://doi.org/10.1071/CP10229>
- Rawnsley, R. P., Donaghy, D. J., Fulkerson, W. J., & Lane, P. A. (2002). Changes in the physiology and feed quality of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) during regrowth. *Grass and Forage Science*, 57(3), 203-211.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2494.2002.00318.x>
- Rawnsley, R. P., Snare, T. A., Lee, G., Lane, P. A., & Turner, L. R. (2010). Effects of ambient temperature and osmotic stress on leaf appearance rate. En G. R. Edwards & R. H. Bryant (Eds.), *Australasian Dairy Science Symposium 2010: Meeting the challenges for pasture-based dairying* (pp. 345-350). Caxton Press.
<https://www.sciquest.org.nz/search/results-2/downloadfulltext/149561>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rosengurt, B. (1946). *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 5ª contribución*. Rosgal.
- Rosengurt, B. (1979). *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Universidad de la República.
- Rosengurt, B., Arrillaga de Maffei, B., & Izaguirre de Artucio, P. (1970). *Gramíneas uruguayas*. Universidad de la República.
- Sacido, M. B., Loholaberry, F. K., & Latorre, E. (2004). *Dinámica de la oferta en pasturas naturales posquema: Cantidad y calidad*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/uso_del_fuego/70-dinamica_oferta_en_pasturas_naturales_posquema.pdf
- Schnyder, H., Schäufele, R., De Visser, R., & Nelson, C. J. (2000). An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. En G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, P. C. de F. Carvalho & C. Nabinger (Eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 41-60). CABI.
<https://doi.org/10.1079/9780851994529.0041>

- Skinner, R. H., & Nelson, C. J. (1994). Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science*, 34(1), 71-75.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010013x>
- Sleper, D. A., & Buckner, C. R. (1995). Fescues. En R. Barnes, D. Miller & C. Nelson (Eds.), *Forages: An introduction to grassland agriculture* (5^a ed., vol. 1, pp. 345-356). Iowa State University.
- Speranza, P. R. (2009). Evolutionary patterns in the Dilatata group (Paspalum, Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 282, 43-56.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0205-5>
- Tricot Cuña, M. V. (2017). *Respuesta morfo genética de Paspalumnotatum a la fertilización nitrogenada* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/18674>
- Turner, L. R., Donaghy, D. J., Lane, P. A., & Rawnsley, R. P. (2006). Effect of defoliation management, based on leaf stage, on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) under dryland conditions: 1. Regrowth, tillering and water-soluble carbohydrate concentration. *Grass and Forage Science*, 61(2), 164-174.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00523.x>
- Turner, N. C., & Begg, J. E. (1978). Responses of pasture plants to water deficits. En J. R. Wilson (Ed.), *Plants relations in pastures* (pp. 50-66). CSIRO.
<http://hdl.handle.net/102.100.100/300230?index=1>
- Zanoniani, R. A., Boggiano, P., & Saldanha, S. (2001). Implantación de *Bromus auleticus* Trinius en cobertura. En Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico agroalimentario y Agroindustrial del Cono Sur (Ed.), *Diálogo LVI: Los recursos fitogenéticos del género Bromus en el Cono Sur* (pp. 35-38). IICA.
https://www.procisur.org.uy/files/documento/90_114.pdf

8. ANEXOS

Anexo A

HOBO (Modelo U23-002 Pro)



Anexo B

Temperaturas máxima, mínima, media diaria y humedad relativa del periodo de estudio

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
Mayo	23	12,0	14,1	9,9	1,0	86,2
	24	10,8	14,0	7,6	2,0	78,6
	25	7,6	12,1	3,1	2,9	78,2
	26	7,6	12,7	2,5	3,1	77,1
	27	9,8	13,2	6,4	2,0	84,1
	28	14,8	20,4	9,3	3,1	84,3
	29	14,0	18,0	9,9	2,2	84,4
	30	14,1	18,9	9,4	2,7	83,4
	31	14,7	21,2	8,3	4,1	83,1
	Junio	1	19,3	24,4	14,1	3,3
2		15,8	21,7	9,9	3,0	84,9
3		9,7	14,8	4,6	3,3	80,4
4		10,1	15,3	4,8	3,5	80,3
5		15,6	20,0	11,1	2,9	85,4
6		20,9	27,7	14,0	4,4	82,2
7		23,2	28,5	17,8	3,3	81,0

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	8	22,3	26,6	17,9	2,7	81,8
	9	21,9	27,3	16,5	2,8	76,8
	10	17,0	21,7	12,4	3,1	81,6
	11	17,8	23,2	12,4	3,2	86,0
	12	22,7	28,2	17,2	3,5	78,4
	13	23,5	26,4	20,7	1,7	68,7
	14	20,9	27,5	14,4	3,4	75,0
	15	17,2	23,1	11,3	3,7	77,7
	16	14,2	18,2	10,2	2,5	81,7
	17	14,3	21,8	6,9	5,0	82,3
	18	18,9	23,4	14,4	2,5	84,4
	19	18,4	25,5	11,3	4,1	83,1
	20	15,0	20,4	9,6	3,2	84,9
	21	19,6	22,6	16,7	1,6	86,2
	22	19,5	21,9	17,0	1,4	83,8
	23	13,2	16,9	9,5	2,1	78,9
	24	10,0	14,5	5,5	2,8	81,1
	25	8,5	12,9	4,1	2,5	84,6

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	26	9,2	14,9	3,4	3,3	81,0
	27	13,4	18,9	7,9	3,5	72,7
	28	10,7	15,5	5,8	2,9	74,9
	29	6,8	12,2	1,3	3,5	72,0
	30	7,1	14,9	-0,7	5,3	70,4
Julio	1	11,6	19,6	3,7	5,2	69,3
	2	12,8	21,0	4,7	5,5	72,5
	3	11,3	17,3	5,2	4,1	74,8
	4	9,3	15,9	2,7	4,4	78,8
	5	7,8	15,1	0,6	5,1	65,5
	6	6,1	14,0	-1,8	5,3	62,4
	7	7,1	12,4	1,8	3,5	74,6
	8	5,3	12,0	-1,3	4,3	76,1
	9	3,3	11,1	-4,5	5,0	73,6
	10	6,1	13,8	-1,7	5,1	74,7
	11	7,2	14,5	-0,1	4,4	73,4
	12	6,1	14,3	-2,1	5,7	72,9
	13	6,9	15,1	-1,3	5,6	69,9

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	14	8,3	16,1	0,5	5,6	80,0
	15	13,1	20,2	6,0	4,6	75,1
	16	13,0	19,9	6,1	4,5	82,3
	17	13,5	20,8	6,1	4,7	78,3
	18	14,4	22,6	6,1	5,6	79,0
	19	12,2	14,9	9,5	1,4	88,8
	20	13,1	17,6	8,6	3,0	88,0
	21	15,7	20,2	11,3	2,8	84,1
	22	16,5	19,7	13,2	2,2	86,3
	23	19,2	26,9	11,6	5,0	76,1
	24	20,2	24,6	15,9	2,7	77,4
	25	15,8	23,9	7,6	4,9	68,6
	26	15,6	24,1	7,0	5,6	74,6
	27	14,0	22,2	5,7	5,1	77,0
	28	13,1	18,2	8,1	3,4	64,5
	29	8,3	15,2	1,4	4,4	66,5
	30	9,1	18,5	-0,3	6,0	72,3
	31	14,1	21,4	6,9	5,3	84,3

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
Agosto	1	23,3	29,8	16,8	4,0	69,1
	2	27,2	31,6	22,8	2,9	55,6
	3	17,7	24,8	10,6	4,6	75,3
	4	15,1	21,7	8,5	4,6	70,3
	5	15,6	20,5	10,7	3,2	84,9
	6	16,5	19,4	13,6	1,4	70,0
	7	12,8	17,8	7,8	2,6	73,4
	8	7,4	8,9	5,9	0,9	85,6
	9	9,3	15,1	3,5	3,0	81,5
	10	9,2	17,1	1,3	5,5	71,6
	11	11,7	18,0	5,4	4,2	60,2
	12	9,2	16,3	2,0	4,8	69,0
	13	10,8	19,0	2,6	5,7	63,7
	14	13,4	23,0	3,8	6,3	61,7
	15	16,1	25,6	6,6	6,5	68,2
	16	13,9	18,7	9,1	3,1	81,7
	17	12,3	18,2	6,4	4,1	84,1
	18	14,6	15,8	13,4	0,6	86,6

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	19	15,2	17,4	12,9	1,3	78,1
	20	13,1	15,1	11,2	1,1	86,2
	21	13,9	15,9	11,9	1,0	80,3
	22	10,2	12,0	8,5	0,7	87,3
	23	10,5	14,7	6,3	2,7	78,5
	24	11,2	18,7	3,8	4,1	79,3
	25	10,2	17,2	3,2	4,9	75,7
	26	9,5	17,9	1,1	5,5	73,2
	27	12,1	21,9	2,4	6,2	68,0
	28	14,5	22,8	6,1	5,7	68,5
	29	15,0	21,5	8,5	4,0	80,5
	30	13,1	15,4	10,9	1,3	86,7
	31	14,0	17,6	10,5	1,7	85,4
Septiembre	1	11,7	14,1	9,2	1,5	84,2
	2	14,3	21,2	7,4	4,5	77,6
	3	16,4	24,3	8,5	5,6	68,7
	4	14,4	21,1	7,7	4,6	70,9
	5	13,2	21,1	5,2	5,4	64,1

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	6	15,9	24,7	7,0	5,4	65,1
	7	17,2	26,2	8,2	6,0	67,2
	8	16,3	24,1	8,5	5,0	68,7
	9	15,5	19,4	11,7	2,7	84,6
	10	19,0	23,7	14,3	2,8	72,9
	11	12,6	16,3	9,0	1,9	83,3
	12	14,3	21,1	7,5	4,5	78,4
	13	14,8	18,4	11,1	2,2	84,5
	14	14,7	22,9	6,4	5,9	63,9
	15	13,4	23,5	3,4	7,1	65,1
	16	16,9	26,8	7,0	6,7	64,2
	17	18,7	27,7	9,8	5,8	61,9
	18	21,5	30,8	12,2	5,9	65,4
	19	21,5	27,5	15,5	3,9	78,3
	20	21,3	28,2	14,5	4,8	59,7
	21	19,9	27,6	12,3	5,0	68,8
	22	25,2	33,6	16,7	5,4	78,1
	23	16,6	19,3	14,0	1,1	83,5

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	24	18,5	22,2	14,7	2,1	85,4
	25	18,0	21,0	15,0	1,8	86,9
	26	15,8	21,6	10,1	3,1	79,2
	27	16,0	25,2	6,8	6,0	77,1
	28	18,5	26,1	10,9	5,2	75,7
	29	22,1	30,3	13,9	5,9	72,2
	30	26,1	33,2	19,0	5,3	73,9
Octubre	1	18,4	25,4	11,4	3,2	70,1
	2	17,2	25,4	9,0	5,9	63,7
	3	15,1	23,2	7,0	5,7	61,0
	4	15,5	24,8	6,1	6,1	64,3
	5	19,1	28,4	9,8	6,5	70,1
	6	21,6	28,7	14,4	4,9	68,0
	7	17,4	19,3	15,4	0,9	85,9
	8	20,4	25,0	15,8	3,0	74,2
	9	18,1	22,8	13,4	2,9	78,4
	10	17,9	22,3	13,5	2,9	82,6
	11	21,8	30,5	13,1	6,2	66,4

Mes	Día	T. media (°C)	T. máx. (°C)	T. mín. (°C)	Desv. Estándar T (°C)	HR media(%)
	12	18,8	23,8	13,8	2,4	80,7
	13	20,7	28,2	13,2	5,0	71,4
	14	19,0	22,9	15,2	2,1	85,8
	15	22,0	28,0	15,9	3,6	73,3
	16	21,3	30,8	11,8	6,4	67,3
	17	15,7	18,1	13,3	1,2	84,0
	18	21,5	30,7	12,4	6,4	67,7
	19	22,1	29,8	14,4	5,3	68,1
	20	23,3	31,9	14,7	5,9	72,3
	21	26,8	35,9	17,7	5,8	72,0
	22	29,0	37,3	20,8	6,0	69,5
	23	27,4	33,1	21,8	2,7	74,7

Anexo C*Temperaturas medias diarias para los períodos de medición (cada una semana)*

Fecha	Temperatura promedio °C
5/6/2024	14,2
12/6/2024	20,8
19/6/2024	18,2
26/6/2024	13,6
3/7/2024	10,5
10/7/2024	6,4
17/7/2024	9,7
24/7/2024	15,9
31/7/2024	12,9
7/8/2024	18,3
14/8/2024	10,1
21/8/2024	14,2
28/8/2024	11,2
4/9/2024	14,1
11/9/2024	15,7
18/9/2024	16,3
25/9/2024	20,1
2/10/2024	19,2
9/10/2024	18,2
16/10/2024	20,2
23/10/2024	23,7

Anexo D

Individuos ya trasplantados y ubicados aleatoriamente en los bloques para dar inicio al experimento

