

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**RESISTENCIA Y RESILIENCIA A LA SEQUÍA EN GRAMÍNEAS
FORRAJERAS PERENNES C3 Y C4**

por

**Agustina CARRASCO MOREIRA
Nicolás JUÁREZ CARABALLO**

**Trabajo Final de Grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el título
de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2022**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo Final de Grado aprobado por:

Director: -----
Ing. Agr. (Dr.) Martín Jaurena

Ing. Agr. (Dr.) Martín Durante

Ing. Agr. (Mag.) Felipe Casalas

Ing. Agr. (Mag.) Ricardo Rodríguez Palma

Fecha: 25 de noviembre de 2022

Autor: -----
Agustina Carrasco Moreira

Nicolás Juárez Caraballo

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Agronomía, docentes y demás funcionarios, que han sido imprescindibles para nuestra formación académica.

A nuestros tutores Martín Jaurena y Martín Durante, por guiarnos, enseñarnos y por todo el tiempo dedicado.

A las autoridades de INIA por brindarnos lo necesario para la realización de este trabajo, al Ing. Agr. Gerónimo Cardozo, funcionarios de la Sede INIA Tacuarembó y en especial a Seba por la gran hospitalidad, disposición y colaboración durante el trabajo de campo.

A nuestros amigos, los de toda la vida y los que esta carrera nos regaló, por ser nuestro apoyo en todo momento.

Y principalmente a nuestras familias, que sin ellos este sueño hubiera sido imposible de alcanzar.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADRO E ILUSTRACIONES	VII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1. IMPORTANCIA DEL CAMPO NATURAL ANTE LA VULNERABILIDAD A LA VARIACIÓN CLIMÁTICA	3
2.2. METABOLISMOS FOTOSINTÉTICOS DE LAS ESPECIES EN ESTUDIO.....	4
2.3. RELACIONES HÍDRICAS.....	5
2.3.1. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la fotosíntesis	6
2.4. RESPUESTAS DE LAS PLANTAS AL DÉFICIT HÍDRICO	7
2.5. CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES EVALUADAS	9
2.5.1. <i>Bromus auleticus</i>	9
2.5.2. <i>Festuca arundinacea</i>	10
2.5.3. <i>Andropogon lateralis</i>	11
2.5.4. <i>Paspalum dilatatum</i>	12
2.5.5. <i>Paspalum notatum</i>	13
2.6. DIGESTIBILIDAD Y CONTENIDO DE PROTEÍNA CRUDA.....	14
2.6.1. Digestibilidad de los tejidos foliares.....	14
2.6.2. Contenido de nitrógeno y proteína cruda	16
2.7. HIPÓTESIS DEL TRABAJO	17
3. MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.1. UBICACIÓN Y PERÍODO EXPERIMENTAL.....	19
3.2. INFORMACIÓN METEOROLÓGICA.....	19
3.3. TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL	20
3.4. INSTALACIÓN DEL EXPERIMENTO.....	20
3.5. FASES EXPERIMENTALES.....	21
3.6. DETERMINACIONES Y METODOLOGÍA.....	22

3.7.	ANÁLISIS ESTADÍSTICO	23
4.	RESULTADOS.....	25
4.1.	CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA	25
4.1.1	Temperatura del aire	25
4.1.2	Temperatura del suelo	25
4.1.3	Tiempo térmico acumulado	26
4.2	FASE I: RESISTENCIA A LA SEQUÍA	27
4.1.1	Producción de forraje total	27
4.1.2	Producción de forraje verde.....	30
4.1.3	Proporción de forraje verde respecto al total producido	33
4.1.4	Proteína cruda.....	36
4.2	FASE II: RESILIENCIA A LA SEQUÍA.....	40
4.2.1	Producción de forraje total	40
4.2.2	Producción de forraje verde.....	43
4.2.3	Proporción de forraje verde respecto al total producido	45
4.2.4	Proteína cruda.....	47
4.3	SOBREVIVENCIA DE MACOLLOS.....	52
4.4	EVAPOTRANSPIRACIÓN DIARIA	53
4.5	CONSUMO DE AGUA POR UNIDAD PRODUCIDA DE FORRAJE	54
5	DISCUSIÓN	57
5.1	FASE I: RESISTENCIA A LA SEQUÍA	57
5.1.1	Producción de biomasa total	57
5.1.2	Producción de biomasa verde	59
5.1.3	Proporción de biomasa verde.....	60
5.1.4	PC en la biomasa y por componentes.....	60
5.2	FASE II: RESILIENCIA A LA SEQUÍA.....	62
5.2.1	Producción de biomasa total	62
5.2.2	Producción de biomasa verde y su proporción respecto al total	64
5.3	SOBREVIVENCIA DE MACOLLOS.....	68
5.4	EVAPOTRANSPIRACIÓN DIARIA	69

5.5	CONSUMO DE AGUA POR UNIDAD PRODUCIDA DE FORRAJE	70
6	CONCLUSIONES	73
7	RESUMEN	74
8	SUMMARY	75
9	BIBLIOGRAFÍA	76

LISTA DE CUADRO E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Condiciones del sustrato donde se instalaron los materiales varietales.....	21
2. Coeficientes de correlación de Pearson entre porcentaje de PC y producción de biomasa total y biomasa verde (g MS/maceta), fase resistencia a la sequía.....	38
3. Coeficientes de correlación de Pearson para las variables proporción de los componentes de la biomasa y porcentaje de proteína cruda, fase de resistencia a la sequía.....	39
4. Coeficientes de correlación de Pearson entre porcentaje de PC y producción de biomasa total y biomasa verde (g MS/maceta), fase de resiliencia a la sequía.....	50
5. Coeficientes de correlación de Pearson para las variables proporción de los componentes de la biomasa y porcentaje de proteína cruda, fase de resiliencia a la sequía.....	51
6. Medias de evapotranspiración diaria (mm/d) según especie y nivel de agua disponible, con sus correspondientes niveles de significancia y error experimental.....	53
7. Proporción promedio de biomasa verde, tallos verdes y restos secos según especie, fase resiliencia a la sequía.....	67
8. Nivel crítico de agua disponible en el suelo para producción de biomasa y supervivencia de macollos según especie.....	68

Figura No.	Página
1. Relación entre el consumo voluntario medio y la digestibilidad del forraje de especies C3 y C4.	16
2. Temperaturas máximas, mínimas y medias promedio históricas y para el año del ensayo. Para la media histórica se presentan los desvíos estándar correspondientes.	19
3. Evolución de las temperaturas registradas durante la primera fase experimental.	25
4. Evolución de las temperaturas diarias del suelo registradas durante la primera fase experimental.	26
5. Tiempo térmico en grados días durante la primera fase experimental.	26
6. Tiempo térmico en grados días durante la segunda fase experimental.	27
7. Producción de forraje total para las especies C3, (1) corresponde <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resistencia a la sequía.	28
8. Producción de forraje verde para las especies C3, (1) corresponde <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resistencia a la sequía.	31
9. Producción de forraje verde para las especies C3, (1) corresponde <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resistencia a la sequía.	34
10. Proporción de proteína cruda (%) en respuesta al nivel hídrico del suelo para las especies C3, (1) corresponde a <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resistencia a la sequía.	36

11. Producción de forraje total para las especies C3, (1) corresponde a <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) <i>Paspalum notatum</i> , fase de resiliencia a la sequía.	41
12. Producción de biomasa verde para las especies C3, (1) <i>Bromus auleticus</i> y (2) <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) <i>Andropogon lateralis</i> , (4) <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) <i>Paspalum notatum</i> , fase de resiliencia a la sequía.....	44
13. Proporción de forraje verde (%) para las especies C3, (1) corresponde a <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resiliencia a la sequía.	46
14. Proporción de proteína cruda (%) en respuesta al nivel hídrico del suelo para las especies C3, (1) corresponde a <i>Bromus auleticus</i> y (2) a <i>Festuca arundinacea</i> , y para las especies C4, (3) corresponde a <i>Andropogon lateralis</i> , (4) a <i>Paspalum dilatatum</i> y (5) a <i>Paspalum notatum</i> , fase de resiliencia a la sequía.	48
15. Mediana e intervalo de confianza (IC = 80%) para sobrevivencia de macollos según especie y nivel hídrico, al final del experimento (Fase de resiliencia).	52
16. Consumo de agua por unidad producida de forraje (l/kg MS) según tratamiento, fase de resistencia y resiliencia a la sequía.	54
17. Consumo de agua por unidad producida de forraje (l/kg MS) según especie, fase de resistencia y resiliencia a la sequía.	55

1. INTRODUCCIÓN

El campo natural es el ecosistema más importante del Uruguay. En él se desarrolla más del 60% de la producción ganadera del país y es la principal fuente de biodiversidad, ya que alberga a nivel regional a más de 4800 especies de plantas (Andrade et al., 2018), 385 especies de aves y 90 de mamíferos (Bilencia y Miñarro, 2004). Las especies forrajeras del campo natural son predominantemente estivales, por lo cual, la mayor producción de forraje se concentra en los meses de primavera-verano-otoño. Estas especies, presentan un metabolismo fotosintético C4, lo que les confiere mayor eficiencia en la fijación de dióxido de carbono, por tanto, mayor producción de biomasa en condiciones de altas temperaturas y/o déficit hídrico en comparación con plantas de metabolismo C3. La gran diversidad de especies forrajeras presentes en el campo natural ha ido co-evolucionando y adaptándose a la variabilidad en las condiciones ambientales y de pastoreo, brindándole una gran estabilidad frente a la alta variabilidad en el clima.

Según Baethgen y Terra (2010), en Uruguay y la región, en las últimas décadas se ha observado mayor variabilidad climática interanual, lo que implica un desafío en la búsqueda de estrategias para aumentar la estabilidad de los sistemas productivos. En este contexto, es fundamental conocer las respuestas de las especies, pudiendo identificar a aquellas que presentan mayor tolerancia a restricciones hídricas, y que, frente a estos cambios, son resilientes, es decir, que tienen la habilidad de amortiguar las perturbaciones naturales y de recuperar la capacidad de producir forraje luego del estrés. Esto permitirá mejorar la toma de decisiones productivas para promover las especies más adaptadas y adecuar el manejo de los sistemas pastoriles con el fin de mitigar los efectos climáticos.

El objetivo general de este trabajo es evaluar la resistencia a la sequía y la resiliencia luego del estrés hídrico, en especies con metabolismo C3 (*Bromus auleticus*, *Festuca arundinacea*) y C4 (*Andropogon lateralis*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*). Los objetivos específicos son: i) cuantificar la producción de biomasa aérea en situación de exposición al déficit hídrico creciente y en la posterior recuperación; ii) medir el contenido de nitrógeno (N) del forraje luego de la exposición al déficit hídrico y en la recuperación; iii) identificar el nivel de agua crítico que es limitante para la producción de forraje de cada especie; iv) estimar el consumo de agua requerido por unidad de materia seca (MS) de forraje

producido (litros de agua/kg MS) y la evapotranspiración (ET) en cada especie y tratamiento de nivel de agua disponible en el suelo; v) determinar la sobrevivencia de macollos al final del experimento.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. IMPORTANCIA DEL CAMPO NATURAL ANTE LA VULNERABILIDAD A LA VARIACIÓN CLIMÁTICA

El campo natural constituye la principal base forrajera del país, ya que ocupa el 64,3% de la superficie total explotada (Cortelezzi y Mondelli, 2014). Está compuesto por gran diversidad de especies perennes que son complementarias en sus ciclos productivos, pudiendo lograr una performance adecuada en producción y calidad en un amplio rango de condiciones ambientales. Estas especies han evolucionado genéticamente durante miles de años para tolerar y resistir a las condiciones climáticas a las cuales son sometidas, lo que le confiere estabilidad al campo natural frente a cambios climáticos inter e intra anuales (Millot et al. 1987, Carámbula 2000). Las especies más frecuentes y abundantes en un determinado suelo son las más adaptadas a las condiciones ambientales del mismo; por ejemplo, en suelos más húmedos y/o con mal drenaje abunda *Andropogon lateralis*, en cambio, en zonas con mejor drenaje se observa dominancia de *Paspalum dilatatum* (Millot et al., 1987).

Uruguay se encuentra en una zona de transición entre el clima templado y subtropical, lo que genera grandes fluctuaciones, tanto en temperatura como precipitaciones, intra e interanualmente (Carámbula, 2000). Arce et al. (2013) mencionan que el clima de Uruguay se caracteriza por tener gran variabilidad, donde pueden desarrollarse déficits hídricos importantes. Si estos ocurren en el período estival, con condiciones de altas temperaturas y radiación, se dará mayor evapotranspiración, reducción en la producción de forraje y en la persistencia de las especies. Las condiciones de estrés hídrico, además, pueden modificar la dinámica de los nutrientes en la relación suelo-planta. Se afecta la capacidad de absorción de estos en suelos con baja humedad y otros procesos metabólicos que involucran la producción de biomasa (Handmer et al., 2012).

Las proyecciones de los escenarios más probables de cambio climático destacan que habrá un aumento de la temperatura del aire, cambios en el ciclo hidrológico y la ocurrencia de eventos climáticos extremos, como sequías con mayor intensidad y frecuencia (Da Rocha et al., 2021). Esta situación implica una mayor importancia de pronosticar con precisión estos eventos y de buscar alternativas mediante investigación y gestión para mitigar los riesgos. Por tanto, es primordial tener como objetivo la selección de especies forrajeras que puedan adaptarse a los climas futuros (Howden et al., 2007).

La disponibilidad de agua limita la producción de forraje, debido a que es un factor determinante en el crecimiento de las plantas, y por tanto condiciona a la producción animal (Olmos y Sosa, 2020). Un estudio realizado por Bartaburu et al. (2013), determinó que sequías en Uruguay pueden reducir la producción de carne entre un 20 y 40%, generando consecuencias muy negativas desde el punto de vista biológico, ambiental, económico y social. Para que los sistemas de producción ganadero pastoril logren ser exitosos, deben estar compuestos por especies con capacidad de adaptación, que presenten producciones aceptables durante los períodos más críticos de sequías y con buena persistencia (Carámbula, 2000).

2.2. METABOLISMOS FOTOSINTÉTICOS DE LAS ESPECIES EN ESTUDIO

La fotosíntesis es un proceso de óxido-reducción, en el cual el agua (H_2O) aporta los electrones para la fijación y reducción del dióxido de carbono (CO_2), produciendo glúcidos (CH_2O) y liberando oxígeno (O_2). La misma consta de dos fases, la lumínica y la de fijación de CO_2 . La primera sólo se da en presencia de luz, y sus productos son el $NADPH.H^+$ (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato) y el ATP (adenosín trifosfato), en la segunda el CO_2 es fijado a través de diferentes estrategias según el metabolismo de la planta (C3 vs C4) (Monza y Signorelli, 2016).

El ciclo de Calvin y Benson se produce en el estroma del cloroplasto, donde la energía y el poder reductor generados en la fase lumínica se usan para la conversión de CO_2 en glúcidos (Monza y Signorelli, 2016). La enzima rubisco (ribulosa bi-fosfato carboxilasa-oxigenasa), que forma parte de aproximadamente el 50% de las proteínas del cloroplasto, puede tener dos sustratos, el CO_2 y el O_2 , catalizando la carboxilación o la oxigenación del RuBP (ribulosa 1,5 bifosfato). Cuando actúa como carboxilasa, fija CO_2 a la RuBP y da lugar al ciclo C3. De lo contrario, cuando oxigena a la RuBP, se da el proceso de fotorrespiración, el cual consume energía (ATP), lo que es perjudicial para la producción de biomasa. Bajo condiciones normales de presión parcial de O_2 y CO_2 , el 50% del carbono fijado mediante la fotosíntesis se puede perder por fotorrespiración, reflejándose en una reducción de la eficiencia fotosintética (Monza y Signorelli, 2016). Este ciclo ocurre en *Bromus auleticus* y *Festuca arundinacea*, dos de las especies en estudio en este trabajo de Tesis.

Por otro lado, las especies *Andropogon lateralis*, *Paspalum dilatatum* y *Paspalum notatum* poseen un ciclo C4. Las plantas con esta vía metabólica poseen una estrategia de fijación de CO₂ que minimiza la fotorrespiración. La carboxilación ocurre en el citosol de las células del mesófilo, donde el CO₂ es fijado por la enzima PEP carboxilasa (fosfoenolpiruvato carboxilasa), que no oxigena a la RuBP, mientras que en los cloroplastos de las células de la vaina se da el ciclo C3, abastecido del CO₂ liberado por el ciclo C4. Esto determina que la concentración de CO₂ en las células de la vaina sea seis veces más a la atmosférica (2000 vs 330 ppm), minimizando la actividad oxigenasa de la rubisco y, por consiguiente, la fotorrespiración (Monza y Signorelli, 2016).

2.3. RELACIONES HÍDRICAS

El potencial hídrico es el estado energético de un determinado volumen de agua respecto al agua libre o pura, a la misma presión y temperatura, y es responsable del movimiento de las moléculas de agua en el suelo (Graff, 2012). El potencial hídrico se conforma por el potencial de presión, equivalente a la presión hidrostática, el potencial de solutos u osmótico, y el mátrico o matricial, que representa la succión. Este último, mayoritariamente es irrelevante para las plantas (López, 2000). En el sistema suelo-planta-atmósfera, el agua se mueve debido a estos gradientes de energía libre, desde zonas donde el agua es abundante y por tanto hay mayor potencial hídrico, a zonas donde la energía es menor (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2008b).

Con lluvias o riego el suelo puede saturarse, que ocurre cuando todos los poros quedan ocupados por agua. Luego, el suelo comienza a drenar debido a la fuerza gravitacional. Entre 24 y 72 horas después (tiempo que depende del contenido de arcilla en el suelo), los macroporos del suelo pierden toda el agua, quedando ocupados por aire, mientras que los microporos aún permanecen con agua. En este momento el suelo se encuentra a capacidad de campo. Este es el límite máximo de agua que puede ser utilizada por las plantas y por tanto es el máximo confort hídrico para los cultivos (Durán 2000, García Petillo et al. 2017). El límite mínimo para extraer y utilizar el agua por parte de las plantas se conoce como punto de marchitez permanente, que se da cuando el agua está retenida a una tensión de -1,5 MPa (15 bar) (Silva et al., 1988). El contenido de agua entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente se conoce como agua disponible y es el total de agua que un cultivo es capaz de extraer para su crecimiento (García Petillo et al., 2017).

El estrés hídrico severo aumenta la tensión en el xilema, lo que conlleva a la formación de burbujas de aire y ruptura de la columna de agua que provocan obstrucción o embolia del vaso, dando origen a la cavitación (Lambers et al., 2008). La resistencia a la sequía está determinada por el diámetro de los poros en las membranas de cierre, dado que se relaciona con la tensión en el xilema, pero no está relacionado con el diámetro del vaso (Pockman et al. 1995, Sperry 1995). Las especies que son más resistentes a la cavitación se asocian a una mayor tolerancia a la sequía (Tyree y Sperry, 1989), sin embargo, esto puede no ser suficiente para determinar la sobrevivencia de las plantas (Valladares et al., 2004).

La resistencia a la sequía es la habilidad que tienen determinadas especies para producir biomasa en situaciones de déficit hídrico (Fischer, 1981). La resiliencia a la sequía se define como la tasa de recuperación del crecimiento vegetal cuando la condición de estrés es removida (Reyes, 2019).

2.3.1. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la fotosíntesis

La disponibilidad hídrica se vincula mediante tres aspectos con el proceso fotosintético. En primer lugar, a través de la conductancia estomática; en condiciones en que la transpiración supera la absorción de agua, los estomas se cierran de forma parcial o total, lo que implica menor difusión de CO₂ al interior de las hojas, afectando la fase de fijación de carbono de la fotosíntesis. En segundo lugar, el déficit hídrico tiene consecuencias en la fase fotoquímica de la fotosíntesis; luego de restablecerse el nivel de agua en el suelo, los niveles de fotosíntesis previos al déficit no son posibles de lograr, ya que hay un efecto irreversible sobre el funcionamiento de los fotosistemas debido a la alteración de la membrana de los tilacoides. Por último, también el déficit hídrico perjudica la capacidad de interceptación de la radiación, debido a una reducción en el índice de área foliar (IAF) por un menor crecimiento foliar y por la senescencia acelerada (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2008a).

2.3.2. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la evapotranspiración y el consumo de agua por unidad de forraje producida

La tasa de evapotranspiración (ET) permite estimar los requerimientos hídricos de las plantas (Reyes et al., 2019). El estrés hídrico afecta al metabolismo de estas generando una disminución en la tasa de transpiración (Parra et al., 1999). Un estudio realizado por Zavala et al. (2021), en condiciones de agua no limitante, determinó que en los tratamientos con mayor ET obtenían mayor IAF y por tanto, mayor producción de forraje total y verde.

La eficiencia en el uso del agua (EUA) resulta de la relación entre la evapotranspiración y la producción de biomasa (Valenzuela et al., 2009). Hace referencia al volumen de agua que evapotranspiran las plantas para fijar determinada cantidad de CO₂ (Medrano et al., 2007). La eficiencia intrínseca de la transpiración se mide como la asimilación de CO₂ en relación a esta, la cual depende de las especies y las condiciones ambientales. En términos agronómicos, se busca una elevada eficiencia en el uso del agua, a efectos de obtener una alta producción de forraje. Muchas veces la capacidad de resistencia y la productividad de las especies presentan una relación inversa, ya que la resistencia al déficit hídrico se basa en la capacidad de supervivencia ante la condición de estrés, la cual puede detener el crecimiento y por tanto la producción (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2008c).

La EUA se relaciona con los litros de agua necesarios para la producción de un kilogramo de biomasa (Medrano et al., 2007), ya que una planta es más eficiente cuando utiliza menos volumen de agua para su crecimiento y desarrollo (Valenzuela et al., 2009). Las plantas con metabolismo C₄, que son más eficientes fotosintéticamente tienen menor consumo de agua por unidad de forraje producida con respecto a plantas C₃ (Ghannoum et al. 2011, Valenzuela et al. 2009, Wang et al. 2012).

2.4. RESPUESTAS DE LAS PLANTAS AL DÉFICIT HÍDRICO

Sánchez Díaz y Aguirreolea (2008a) plantean dos estrategias por parte de las plantas para resistir al déficit hídrico prolongado: la evitación y tolerancia. La evitación involucra aquellos mecanismos que evitan que la planta sufra estrés. Uno de ellos es el escape a la sequía, que consiste en la habilidad que tiene la planta para completar su ciclo de vida antes de que se desarrolle la sequía, estas

poseen un ciclo muy corto, por lo cual, pasan períodos críticos como semillas u órganos perennes protegidos de la desecación (Carámbula y Terra, 2000). Otro mecanismo es el de conservar el agua en la planta, ya sea mediante la disminución de las pérdidas por regulación del cierre estomático para evitar transpiración, presencia de cutícula gruesa impermeable disminución del área foliar expuesta, modificación del ángulo de hojas, etc., o almacenaje en algunos de sus órganos (tubérculos, rizomas, estolones, entre otros), para mantener un balance hídrico positivo. El tercer mecanismo de evitación es el mantenimiento de la absorción del agua, el que consiste en priorizar el crecimiento radical respecto al aéreo para mantener la absorción de agua del suelo, logrando así un sistema de raíces profundas y extensas que pueden explorar gran volumen de suelo (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2008a).

La tolerancia comprende dos mecanismos, los cuales están asociados al mantenimiento de la actividad fisiológica de la planta, aún en situaciones de disminución del potencial hídrico. El primero es el mantenimiento de la turgencia, que se puede lograr mediante dos estrategias que operan en el corto plazo y en la medida que la restricción hídrica se da en forma gradual. Una de ellas es mediante el ajuste osmótico que se basa en mantener el potencial de presión por encima de cero, lo que permite continuar con los procesos de expansión y crecimiento celular. La otra estrategia consiste en adaptar el tamaño de la célula a la pérdida de turgencia, es decir, que la pared celular se amolde a la pérdida de volumen celular. El segundo mecanismo es la tolerancia a la desecación por parte de los tejidos. Durante períodos de déficit hídricos de gran magnitud hay pérdida casi total del agua en el protoplasto, pero mediante este mecanismo adaptativo se logra mantener las estructuras celulares sin daños, ya que las mismas permanecen casi intactas hasta que se levante dicha limitante (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2008a).

Las especies pueden presentar en forma simultánea más de una estrategia para enfrentar la sequía, por lo cual es difícil determinar la principal adaptación de cada una en distintos ambientes. Frente a déficits leves, las especies pueden lograr un buen comportamiento productivo sin el accionar de ninguna estrategia, pero en las sequías extremas, las especies que no logran adaptarse tendrán crecimiento muy lento o incluso nulo. Por lo cual, para lograr los máximos rendimientos, las especies deben desarrollar los mecanismos de tolerancia y de escape, sobreviviendo los períodos más extremos sin crecer, pero

reiniciando el crecimiento y recuperándose sin dificultades cuando las condiciones mejoren (Carámbula y Terra, 2000).

El término estrés debe tratarse en términos relativos, ya que determinadas condiciones ambientales pueden resultar estresantes para algunas especies, pero no para todas, como es el caso de plantas adaptadas a baja humedad, donde contenidos elevados pueden resultar perjudiciales (Tadeo y Gómez Cadenas, 2008). El primer efecto del estrés sobre las plantas es a través de la disminución de las funciones fisiológicas básicas y la reducción del vigor, conocida como fase de alarma. Posteriormente, le sigue la fase de resistencia, en la cual hay adaptación del metabolismo celular a las nuevas condiciones, reparación del material y maquinaria celular dañada, y desencadenamiento de adaptaciones morfológicas. En estas condiciones se llega a un estado fisiológico adecuado al nivel de estrés actual, lo cual se asocia al máximo grado de resistencia que la planta es capaz de soportar. Si el estrés continúa durante un período prolongado, se da lugar a la fase de agotamiento, culminando con la muerte de la planta. Sin embargo, si el estrés desaparece a tiempo, se inicia la fase de regeneración, alcanzando un nuevo estado fisiológico óptimo (Tadeo y Gómez Cadenas, 2008).

2.5. CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES EVALUADAS

2.5.1. *Bromus auleticus*

Bromus auleticus, o “cebadilla criolla”, es una gramínea nativa, perenne invernada, de floración muy temprana y tipo vegetativo cespitoso (Rosengurtt, 1979). Se adapta a un rango amplio de suelos, desde arenosos a arcillosos. Tolera diferentes situaciones referidas a contenido de materia orgánica, acidez y disponibilidad de fósforo, pero no resiste condiciones de anegamiento prolongadas. Si bien sobrevive adecuadamente a los períodos críticos de invierno y verano, un sobrepastoreo durante el verano lo perjudica en relación a las demás especies nativas de ciclo estival (Carámbula, 2004). El tipo productivo de esta especie es fino, según Rosengurtt (1979). Su producción en el caso del cultivar INIA Tabobá puede superar los 6000 kg MS/ha/año (Belmhaja y Risso, 2006).

Según García et al. (2021), estudios realizados en otra especie similar, *Bromus valdivianus*, permitieron observar que la restricción de agua disminuyó considerablemente el área y longitud de las hojas, pero no afectó de forma significativa el peso individual de las mismas. Además, la frecuencia de

defoliación durante un período de escasez de agua del suelo afecta la aptitud de la planta para sobrevivir y recuperarse. Pastoreos más aliviados permitieron desarrollar un amplio sistema radicular, logrando mayor exploración del suelo, y por tanto mayor generación de carbohidratos solubles en agua, lo que conlleva a que las plantas puedan recuperarse más rápido. Condón et al. (2017), encontraron que existe una variación intraespecífica en *Bromus auleticus* que puede estar asociada con la variación ecogeográfica, y, por lo tanto, con la adaptación. Estos autores destacan, además, que la disponibilidad de agua en el suelo y el drenaje son dos factores que pueden explicar las diferencias observadas.

En un trabajo realizado por Zanoniani et al. (2012), se encontró que la población de plantas de *Bromus auleticus* en otoño aumentó desde ofertas de forrajes medias a elevadas. La población máxima obtenida fue de 125 plantas/m², la cual se dio con 164 kg N/ha y 14 % de oferta de forraje en relación al peso vivo animal. Por otro lado, se obtuvo una respuesta significativa en la población de macollos al agregado de N, pero de baja magnitud, alcanzando una población máxima de 1750 macollos/m² con una dosis de 132 kg N/ha y 14% del PV de oferta de forraje.

2.5.2. *Festuca arundinacea*

Festuca arundinacea es una gramínea C3 perenne, invernada, de tipo vegetativo cespitoso, sin rizomas ni estolones (Gibson y Newman, 2001). Existen dos genotipos de diferente origen, el continental originado en Europa y Estados Unidos, y el mediterráneo que es de origen africano (Pérez y Estelrich, 2020). Su tipo productivo es fino, de alta productividad (Rosengurt, 1979). Según Castro et al. (2020), la producción de forraje promedio de los cultivares puede ser de 9870 kg MS/ha/año el primer año, 11135 kg MS/ha/año el segundo año y 9216 kg MS/ha/año el tercer año.

Festuca arundinacea es la especie perenne invernada más utilizada en la integración de pasturas en Uruguay (Formoso, 2010) ya que presenta gran adaptación a distintos tipos de suelos, tolerando aquellos ácidos y alcalinos, aunque prospera mejor en texturas medias a pesadas (Carámbula, 2004). Sin embargo, esta especie presenta un lento establecimiento, lo cual es una gran debilidad ya que la hace muy vulnerable a la competencia en fase de plántula, debido a la baja movilización de reservas de la semilla y por consiguiente, lento crecimiento de la raíz (Carámbula, 2004).

A *Festuca arundinacea*, las altas temperaturas por períodos prolongados no le afectan de manera significativa la estabilidad del tejido de membrana. Por lo tanto, el calor *per se* no tiene un impacto duradero significativo en los tejidos vegetales (Poirier et al., 2012). Sin embargo, Gastal et al. (1992), indican que el crecimiento de las hojas en condiciones de nitrógeno no limitante está relacionado principalmente con la temperatura. Estudios realizados por Reichstein et al. (2007), concluyeron que la escasez de agua es el factor principal de la disminución del rendimiento, a partir de estudios que combinaban olas de calor y sequía. Esta especie logra recuperarse rápidamente de sequías, y frente a esta, las plantas que logran más sobrevivencia y recuperación son las infectadas con endófitos (Bacon 1993, Elmi y West 1995). Por otra parte, estudios confirmaron que *Festuca arundinacea*, en condiciones de sequías severas de verano, sufre una mortalidad de macollos mayor al 80% cuando se somete a déficits hídricos de más de 550 mm (Poirier et al., 2012). Finalmente, según Carámbula (2004) *Festuca arundinacea* crece bien en lugares húmedos y presenta a la vez buena resistencia a la sequía, pero conserva menos hojas verdes que especies como *Dactylis glomerata*.

2.5.3. *Andropogon lateralis*

Andropogon lateralis, o “canutillo”, es una gramínea nativa, perenne y de crecimiento estival, frecuente en el norte del país y en la región (Rosengurtt, 1979). Esta especie es de tipo productivo duro según la clasificación de Rosengurtt (1979), tiene crecimiento cespitoso, forma maciegas y es apetecida por los animales cuando la planta es joven (Olmos et al., 2015). La producción de forraje puede obtener valores entre 2500 y 6000 kg MS/ha, dependiendo de las condiciones de manejo (Olmos et al., 2015). Según Millot et al. (1987), se considera maleza debido a que rápidamente se endurece, lo cual es una limitante para el consumo animal. De todas formas, trabajos realizados por Mufarrege (1994) determinaron una digestibilidad del 60,6%, valor superior al promedio de digestibilidad de las especies nativas del país.

Andropogon lateralis se desarrolla en distintos tipos de suelo, desde arenosos y superficiales, bajos con drenaje pobre y excesos de humedad. Esta especie presenta características como un ciclo productivo muy largo, así como su capacidad de resistencia de heladas y sequías que le otorgan gran importancia forrajera (Mufarrege, 1994). Esta gramínea es resistente a períodos de estrés

hídrico, aunque se observaron descensos en la capacidad de fotosíntesis y por tanto en la producción (Beltrame, 2004).

INIA desarrolló una propuesta de manejo para *Andropogon lateralis*, donde se busca promover la especie en lugar de debilitarla. Para ello se plantea separar a las comunidades en las que domina esta especie de las demás del campo natural, haciendo subdivisiones de potreros con agua, realizar manejo de pastoreo en base a la fisiología de producción de hojas, fertilizar con nitrógeno y fósforo según análisis foliar y eliminar los excesos de tallo y forraje muerto, entre otras claves de manejo (Jaurena et al., 2021). En un experimento realizado por Zanella et al. (2021) en la Empresa de Investigación Agropecuaria y Extensión Rural de Santa Catarina, Brasil, se evaluó el efecto de la intensidad de pastoreo, en el cual se determinó que la producción de forraje de un campo natural dominado por *Andropogon lateralis* fue estable para los dos años del ensayo a distintas intensidades. Sin embargo, hubo un efecto significativo en la composición botánica, donde la riqueza y diversidad de especies fue menor y la cobertura de *Andropogon lateralis* mayor a intensidades de pastoreo más laxo. En la intensidad de pastoreo más alta (tratamiento de 12 cm) se encontró la máxima diversidad y heterogeneidad estructural. En este tratamiento, las matas de *Andropogon lateralis* eran más pequeñas y próximas entre sí, representando menos de la mitad de la masa de forraje. Bajo pastoreos laxos (tratamiento de 36 cm), las matas de esta especie eran más grandes y representaban más del 75% de la biomasa (Zanella et al., 2021). Por lo tanto, la intensidad del pastoreo puede ser manejada para aumentar la diversidad de especies manteniendo la producción de forraje.

2.5.4. *Paspalum dilatatum*

El *Paspalum dilatatum*, también conocido como “pasto miel”, es una gramínea nativa, perenne, estival, rizomatosa a cespitosa y de tipo productivo fino (Rosengurtt, 1979). Es una especie de gran productividad, que puede llegar a producir entre 10000 y 16000 kg MS/ha/año según datos de Formoso y Allegri (1984). Se presenta en diversos tipos de suelos, tales como limosos y arcillosos, incluso en aquellos con problemas de drenaje y es resistente a déficit hídricos moderados (Carámbula, 2004). Según Judd (1975), esta tolerancia a sequías se debe al desarrollo de su sistema radicular, el cual alcanza profundidades considerables. Como ventajas de esta especie se destacan la resistencia al

pisoteo en condiciones de buena fertilidad, y, además, requiere pastoreos frecuentes e intensos (Carámbula, 2004).

Según Soares et al. (2007), *Paspalum dilatatum* presenta asimetría dorso-ventral en sus hojas, que favorece el enrollamiento de las mismas. Esto permite prevenir los déficits hídricos mediante la conductancia estomática manteniendo altas tasas fotosintéticas.

En Buenos Aires, Argentina, se llevó a cabo un experimento con plantas adultas de *Paspalum dilatatum* y *Lotus tenuis*, donde fueron sometidas a defoliación en combinación con 15 días de inundación. En la gramínea, se observó una disminución de la altura de las plantas, predominando el crecimiento postrado, por lo cual la inundación afectó negativamente el crecimiento compensatorio luego del corte (rebrote). Esto no fue detectado para la leguminosa, ya que el uso de las reservas de la corona promueve su recuperación (Striker et al., 2008).

Por otro lado, se realizó una investigación en poblaciones de *Paspalum dilatatum* recolectadas en ocho localidades de la cuenca del Río Salado en la provincia de Buenos Aires, Argentina. En esta se estudiaron dos biotipos (uno tetraploide de reproducción sexual y el otro, pentaploide con reproducción apomíctica), de los cinco diferentes que se conocen según el nivel de ploídia y rasgos morfofisiológicos. Este estudio, a través de marcadores moleculares, determinó que los individuos se agrupan por origen geográfico y no por biotipos similares (García et al., 2007).

2.5.5. *Paspalum notatum*

El *Paspalum notatum*, o “pasto horqueta”, es una gramínea perenne, estival, con rizoma estoloniforme, muy abundante, frecuente y de gran cobertura en los campos naturales del país (Milot et al., 1987). Crece en suelos con diversas características, adaptándose a lugares secos y húmedos, suelos arenosos, ácidos, incluso con presencia de aluminio intercambiable (Pizarro, 2000). Es una especie clasificada como pasto tierno (Rosengurtt, 1979), con buen nivel productivo, ya que experimentos realizados por Giorello et al. (2021) determinaron que la producción de *Paspalum notatum* cv. Sepé, puede alcanzar 1500-2000 kg MS/ha en el año de implantación, y en los años sucesivos lograr producciones de 6000 kg MS/ha, llegando incluso hasta 12000 kg MS/ha en condiciones óptimas de fertilidad y humedad del suelo.

Ruiz et al. (2021) señalan en su investigación, que el déficit hídrico es el principal factor abiótico que afecta la supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plantas. Ellos obtuvieron como resultado que las biomásas aéreas, de rizomas y total de *Paspalum notatum* disminuyeron en todos los tratamientos con déficit hídrico y defoliación. Este mecanismo se puede atribuir a que, cuando las plantas tienen poco tiempo para recuperarse, la tasa de crecimiento relativa puede disminuir a causa de ambos factores. El efecto de estrés por sequía sobre la asignación de biomasa de *Paspalum notatum* se manifestó más en hojas y rizomas, pero las plantas defoliadas y con estrés hídrico mostraron una compensación en la biomasa de raíces. De todas formas, Millot et al. (1987) indican que esta especie es una de las nativas que presenta mayor tolerancia al estrés hídrico y que conserva la buena calidad de su forraje aún en estas condiciones.

Como otras ventajas de esta especie, además de la gran adaptabilidad y resistencia, Burson y Watson (1995), señalan que tiene gran habilidad competitiva frente a malezas de ciclo estival y que no es afectada en forma significativa por enfermedades e insectos. A su vez, resiste pastoreos intensos y logra producciones medias en suelos con poca fertilidad.

En el verano de 2006 se realizó una recolección de 417 individuos de *Paspalum notatum* en 95 sitios del territorio uruguayo, la cual se mantiene vegetativamente en INIA Tacuarembó, Uruguay. Se utilizaron marcadores moleculares, análisis citométrico y recuento de cromosomas en 210 de estos. Esta investigación permitió determinar variabilidad genética entre poblaciones, que en parte se puede explicar por la escala geográfica manejada. A pesar del alto grado de mezcla genética dentro de las poblaciones, se observa una estructura geográfica que evidencia la gran adaptabilidad a las condiciones ambientales (Reyno et al., 2012).

2.6. DIGESTIBILIDAD Y CONTENIDO DE PROTEÍNA CRUDA

2.6.1. Digestibilidad de los tejidos foliares

Akin y Burdick (1975), realizaron una clasificación de tejidos foliares según su digestibilidad. A los tejidos floemáticos y clorenquimáticos se los clasificó como rápidamente digestibles, a la epidermis y vaina parenquimática como lentamente digestibles, y, por último, al esclerénquima, vaina mestomática y demás tejidos vasculares como indigestibles. Las gramíneas tienen hojas con

una nervadura central muy marcada y gran cantidad de haces vasculares, por lo cual, la relación hoja/tallo no es un estimador que permita predecir la proporción de tejidos estructurales (Lemaire y Belanger, 2019). De todas formas, hay diferencias entre las gramíneas invernales y estivales en la proporción de tejidos, ya que las especies estivales tienen mayor proporción de tejido vascular, de epidermis, y vainas parenquimáticas, mientras que la proporción de clorénquima es menor y la de esclerénquima se mantiene sin diferencias significativas. Por tanto, se concluye que el consumo de gramíneas estivales conlleva a una digestibilidad más lenta (Akin y Burdick, 1975).

Las especies C4 presentan diferencias en el mesófilo con respecto a las C3 ya que tienen más cantidad de tejido vascular, por tanto, menos mesófilo debido a su aparato fotosintético. Esto determina que la relación haces vasculares/mesófilo sea considerablemente mayor (Huston y Pinchak, 1991). Además, las especies C4 tienen una pared celular que se descompone más lento y puede no ser totalmente digestible a diferencia de las C3 (Wilson y Hattersley, 1989). A su vez, presentan menor espacio intercelular debido a los arreglos de las células en el mesófilo, lo cual disminuye la digestibilidad de las láminas (Nenning, 2009).

En las C4 la principal limitante nutricional es el bajo contenido de energía digestible y de proteína cruda, lo que conlleva a una baja digestibilidad (Carámbula, 1996). Estudios realizados en especies no gramíneas, como *Medicago sativa*, determinaron que la digestibilidad disminuye al aumentar la producción de biomasa, por mayor contenido de tejidos de sostén y que esto se puede ver acentuado en condiciones de déficits hídricos importantes (Lemaire y Belanger, 2019).

Según Lemaire y Belanger (2019), el estrés hídrico afecta la digestibilidad, pudiendo aumentarla a consecuencia de una reducción en la producción de forraje y por tanto una menor caída de la relación hoja/tallo con acumulación de biomasa, o también disminuirla en relación a una misma cantidad de biomasa, debido a la menor digestibilidad de la fibra detergente ácida (FDA).

En cuanto al metabolismo fotosintético, Minson (1981) señala que el consumo voluntario de los animales en pastoreo disminuye a menor digestibilidad del forraje. En las especies C4, debido a la estructura de sus tejidos, se genera una menor digestibilidad que en las especies C3 (Figura 1). De todas formas, el consumo voluntario depende del estado de la pastura, es decir, que el rebrote de

una especie C4 tendrá mayor consumo voluntario si la comparamos con una especie C3 que acumuló mucha biomasa en estado reproductivo.

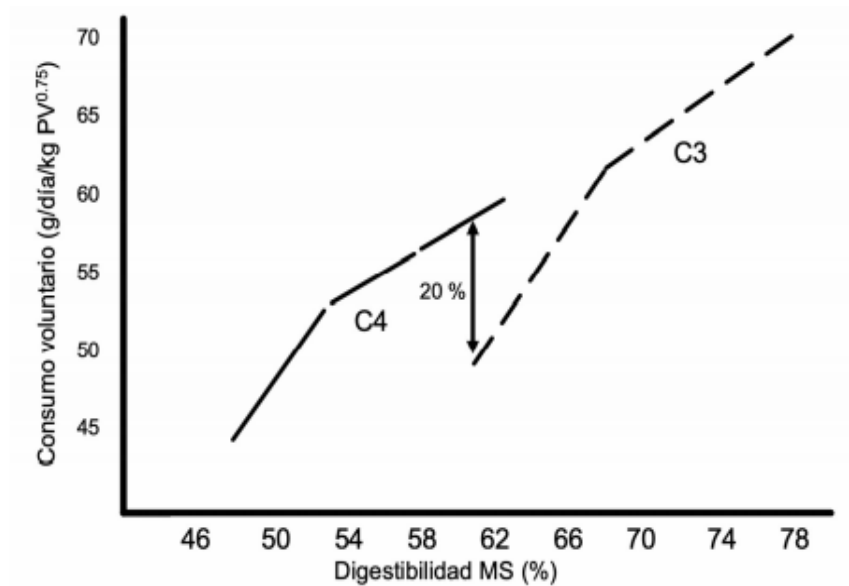


Figura 1. Relación entre el consumo voluntario medio y la digestibilidad del forraje de especies C3 y C4.

Fuente: Adaptado de Minson (1981).

2.6.2. Contenido de nitrógeno y proteína cruda

Según Hacker et al. (1981), al evaluar el contenido de PC en gramíneas se observó que un 53% de las gramíneas C4 estudiadas presentaban valores de PC por debajo del 9%, mientras que en las C3 solo un 32% era menor a ese nivel. Esto se debe a que a medida que avanza el estado fenológico en las gramíneas C4, el contenido de PC disminuye alcanzando valores menores que en las C3. Se observó que, en estas últimas, la digestibilidad era muy superior, con valores de 68,2% frente a 55,4%.

En condiciones de estrés hídrico las plantas pueden ver afectada su capacidad de absorción de nutrientes en el suelo debido a la baja humedad presente en el mismo (He y Dijkstra, 2014), a su vez también se limita la mineralización y por tanto el ciclado de nutrientes (Fierer y Schimel, 2002). La concentración de nitrógeno en planta está relacionada con la asimilación de CO₂ y si el agua es limitante se desencadenan procesos metabólicos como reducción de la conductancia estomática, de la fotosíntesis y de la respiración que generan

que la asimilación del CO₂ disminuya y, por tanto, la producción de biomasa (Farooq et al., 2012).

El metaanálisis realizado por He y Dijkstra (2014), determinó que el contenido de N en planta disminuyó un 3,7% debido al estrés hídrico y en el corto plazo alcanzó disminuciones de 10,2%. Se observó entonces, que la reducción en la absorción de N era mayor que la reducción en el crecimiento de la biomasa. Sin embargo, este efecto desapareció luego de 90 días, ya que las plantas se readaptaron a las condiciones ajustando su estructura, metabolismo y morfología para lograr un nuevo equilibrio entre crecimiento y absorción de nutrientes. Pero en sequías muy extremas puede suceder lo inverso: que la producción de biomasa disminuya más que la absorción de nutrientes, debido a que pueden aumentar su biomasa radicular en detrimento de la aérea, logrando así mayor superficie de absorción (Lambers et al., 2008) y por tanto, considerando una menor dilución en la materia seca se lograría un mayor contenido de N en planta, según lo indicado por Lemaire y Belanger (2019).

2.7. HIPÓTESIS DEL TRABAJO

- I.
 - a. El estrés provocado por el déficit hídrico genera una disminución en la producción de biomasa en todas las especies en estudio.
 - b. Las especies más resistentes en producción de forraje frente al estrés hídrico, al permanecer con más área foliar, son las que tienen mayor capacidad de recuperación luego del mismo.
- II. La concentración de nitrógeno en la planta disminuye al aumentar el estrés hídrico debido a la reducción en la absorción de nutrientes y por la menor disponibilidad en el suelo de N, principalmente en las gramíneas C3 que son las más demandantes.
- III. Conforme aumenta el déficit hídrico, hay un mantenimiento del número de macollos para sostener el nivel de producción de forraje hasta un nivel crítico de agua disponible, por debajo del cual dicho número disminuye.
- IV.
 - a. Las plantas presentan mayor evapotranspiración al aumentar el nivel de agua disponible en el suelo. Esta es mayor en especies C3

independientemente del nivel de agua disponible.

- b. El consumo de agua por unidad producida de forraje es menor al aumentar el nivel de agua disponible. Las especies C4 tienen un menor consumo y por tanto son más eficientes.

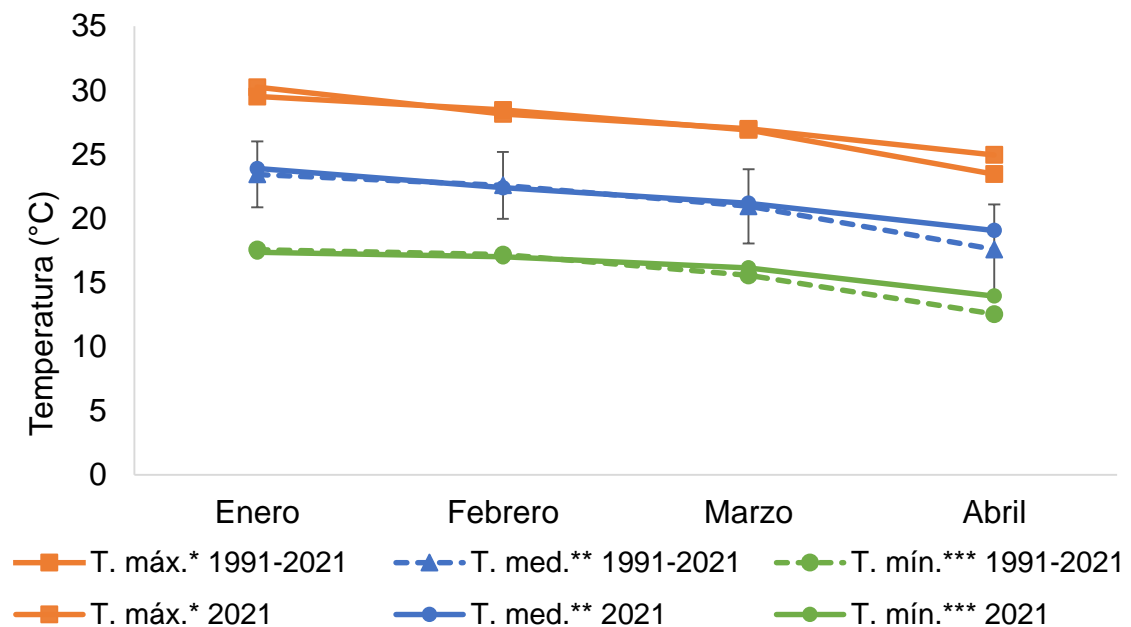
3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. UBICACIÓN Y PERÍODO EXPERIMENTAL

El ensayo se desarrolló en el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), sobre la ruta 5, Km. 386, Tacuarembó, Uruguay. El período experimental inició el 07/01/2021 y culminó el 14/04/2021.

3.2. INFORMACIÓN METEOROLÓGICA

La unidad de Agroclima y Sistemas de Información (GRAS) de INIA presenta un banco de datos agroclimáticos diario, en el cual se pudo consultar las temperaturas del aire máxima, mínima y media (24 horas) promedio del período en estudio e histórica durante un período de 30 años (1991-2021). Los promedios mensuales de la temperatura del aire registrada se presentan en la siguiente figura (Figura 2).



*Temperatura máxima promedio, **Temperatura media (24 horas) promedio, ***Temperatura mínima promedio.

Figura 2. Temperaturas máximas, mínimas y medias promedio históricas y para el año del ensayo. Para la media histórica se presentan los desvíos estándar correspondientes.

Teniendo en cuenta los valores de desvío estándar de los datos estadísticos proporcionados por GRAS se puede concluir que el año en el que se realizó el experimento fue un año normal en términos de temperaturas, ya que los valores obtenidos no tienen diferencias importantes con el promedio estudiado.

3.3. TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL

Se estudiaron 5 especies (*Bromus auleticus Trin ex. Nees.*, *Festuca arundinacea Schreb.*, *Andropogon lateralis Nees.*, *Paspalum dilatatum Poir.* y *Paspalum notatum Flüggé.*). Para evaluar la resistencia a la sequía se utilizaron 6 tratamientos por especie, donde cada uno se asocia a un determinado nivel de disponibilidad hídrica (5, 10, 30, 50, 70 y 90 % de agua disponible (AD) en el suelo respectivamente). Se realizaron 4 repeticiones de los 6 tratamientos, por lo cual el experimento contó con 120 unidades experimentales, representadas por macetas de 12 litros con las especies mencionadas. Durante la etapa evaluativa de la resiliencia a la sequía, todos los tratamientos fueron llevados a un mismo nivel de disponibilidad hídrica (75% de agua disponible en el suelo, donde el 100% es equivalente a capacidad de campo).

Se utilizó como diseño experimental un DCA (diseño completamente al azar) debido a que no hubo restricciones que limitaran una completa aleatorización de las unidades experimentales.

3.4. INSTALACIÓN DEL EXPERIMENTO

El experimento se llevó a cabo bajo condiciones controladas en invernáculo de vidrio, el cual se encuentra ubicado en las coordenadas 31°44'19.30''S y 55°58'41.48''O.

El experimento se instaló en macetas de 29,5 cm de diámetro en la parte superior (sin tener en cuenta el borde), 21 cm de diámetro en la base y 23 cm de altura. Estas se encontraban previamente sembradas y presentaban buena cobertura vegetal. Para cada especie se utilizó el mismo material varietal, con el fin de que las unidades experimentales fueran homogéneas. Las mismas se instalaron en un sustrato con condiciones que se detallan a continuación (Cuadro 1). Además, al inicio del experimento fueron desmalezadas manualmente.

Cuadro 1. Condiciones del sustrato donde se instalaron los materiales varietales.

Fósforo Bray 1 (ppm P)	Potasio (meq/100 g)	Materia orgánica (%)	pH (H ₂ O)	Calcio (meq/100 g)
38	0,46	11,9	5,8	16,56

Los materiales varietales fueron recolectados al azar de diferentes zonas del departamento de Tacuarembó, Uruguay. *Andropogon lateralis*, *Bromus auleticus* y *Paspalum notatum* se obtuvieron de la Unidad Experimental La Magnolia, a 20 km de la ciudad de Tacuarembó, sobre Ruta 26 (al Este). *Paspalum dilatatum* se recolectó sobre la ruta 26 y *Festuca arundinacea* en la misma sede de INIA Tacuarembó, ruta 5, Km. 386.

Al inicio del experimento se aplicaron 40 kg N/ha (urea) y 10 kg P/ha (superfosfato triple).

3.5. FASES EXPERIMENTALES

La primera fase del experimento (Fase I: Resistencia a la sequía) comenzó el 07/01/2021, día en el cual se llevó a todas las macetas a un mismo nivel de disponibilidad hídrica (capacidad de campo). Diariamente, a partir de las 8:00 h las 120 macetas eran pesadas con balanza electrónica (1 g de precisión) y se regaban luego de alcanzar el nivel correspondiente según el tratamiento. Una vez que se comenzaba a regar, diariamente se calculaba (por diferencia de peso) el agua que perdían por evapotranspiración y se volvían a regar para mantener siempre el nivel de agua indicado por el tratamiento. Esto se efectuó utilizando probetas de 50, 250 y 1250 mm. Esta etapa culminó el 28/02/2021, fecha en la cual los tratamientos acumularon 1500 grados día (°Cd).

El 03/03/2021 se inició la segunda y última fase del experimento (Fase II: Resiliencia a la sequía), la cual finalizó el 14/04/2021 con un periodo acumulado de 830 °Cd. Previo al inicio de esta fase, se regaron las macetas repetidas veces, durante 3 días, de forma controlada, para evitar el escurrimiento y saturación, a efectos de llevarlas a todas a capacidad de campo nuevamente. Durante este período se pesaron y regaron todas las macetas tres veces a la semana (lunes, miércoles y viernes), en el mismo horario que la etapa anterior y utilizando la misma metodología de cálculo de evapotranspiración por diferencia de peso, con el objetivo de mantenerlas a un nivel de 75% de agua disponible.

Durante la primera fase, para el cálculo de la acumulación de tiempo térmico, se registró diariamente la temperatura dentro del invernáculo, a una altura de 1 m del suelo. Además, se colocó un termómetro en una maceta al azar, en la que se hizo un seguimiento de la temperatura del suelo en la misma. En la fase II, de resiliencia a la sequía, no se registró la temperatura dentro del invernáculo dado que este se encontraba totalmente abierto y por tanto era similar a la del aire registrada por GRAS, por lo cual se utilizaron estos datos para realizar los cálculos de tiempo térmico.

3.6. DETERMINACIONES Y METODOLOGÍA

Al inicio de la fase I se marcaron 20 macollos vegetativos al azar por maceta, para determinar al final del experimento la sobrevivencia de los mismos. El 28 de febrero del 2021 se realizó el primer corte en todas las macetas, utilizando un aro de 5 cm de altura, donde se recogió todo el material en sobres y se midió el peso fresco con una balanza de 0,1 g de precisión. Todas las muestras permanecieron en heladera durante una semana mientras se realizaba la separación por componentes botánicos: biomasa verde, senescente, seca, tallos e inflorescencias y restos no botánicos (el material senescente corresponde a aquel intermedio entre verde y seco). Posteriormente las muestras fueron colocadas en estufa a 60 °C, como mínimo 3 días para lograr un peso constante. Luego del secado se procedió a pesar las muestras por componente y en total para conocer el peso de la biomasa en materia seca. Por último, se molieron las muestras para enviar al laboratorio a determinar la concentración de nitrógeno (N) que se obtuvo mediante analizador elemental (marca LECO, modelo CHN 628) cuyos resultados se expresaron en base seca. A partir de estos se obtuvo el de proteína cruda (PC) a través de la ecuación $PC = N * 6,25$

Para la fase II se siguieron los procedimientos descritos anteriormente para realizar las mismas determinaciones. No fue posible realizar la medición de N y PC en todas las macetas, debido a que se requiere un peso mínimo de muestra, el cual no se pudo obtener en algunas plantas que sufrieron gran estrés hídrico en la etapa anterior, y no lograron recuperarse lo suficiente para producir un nivel adecuado de biomasa.

3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el análisis de la información se utilizó el programa estadístico INFOSTAT, con un Diseño Completamente al Azar (DCA), que constó de 5 especies, 6 niveles de disponibilidad hídrica y 4 repeticiones.

Se llevaron a cabo Análisis de la Varianza (ANAVA) con comparación de medias, mediante el método Tukey para la producción de biomasa total y verde y la proporción de forraje verde respecto al total producido, con un nivel de significancia (tasa de error por estimación) de 0,05 para las dos fases experimentales.

Se utilizó el Test de Shapiro-Wilks para verificar la distribución normal de los residuos, a través del cual fueron descartadas unidades experimentales de *Andropogon lateralis* de 70% AD, *Festuca arundinacea* de 70% AD y *Paspalum notatum* de 30% AD.

Para el porcentaje de PC, en ambas fases del experimento, se llevó a cabo un ANAVA con prueba de comparación de medias para detectar mínima diferencia significativa entre los tratamientos a través de Tukey ($\alpha=0,05\%$). Además, se realizó análisis de regresión y residuos, en el cual se descartó una maceta de *Bromus auleticus* de 70% AD para todas las estimaciones que involucran dicha variable, dado que esta superó los 2 desvíos estándar.

Con el fin de determinar la existencia de una asociación lineal entre la biomasa total, biomasa verde y componentes de la misma con el porcentaje de PC, se utilizó el coeficiente de correlación lineal de Pearson, estimación que se realizó para ambas fases por separado.

Para el análisis de sobrevivencia de macollos luego de finalizada la fase de resiliencia se utilizó el programa estadístico R. Se obtuvo las medianas para los distintos tratamientos de nivel de agua y especies, con un intervalo de confianza del 80% (probabilidad de ocurrencia del estimador dentro del intervalo). Este último se hizo mediante remuestreos con reposición ($n=200$).

Se realizó ANAVA para la evapotranspiración diaria durante la fase de resistencia a la sequía y para el consumo de agua por unidad de forraje producido y test de Tukey ($\alpha=0,05\%$). Además, se hizo análisis de regresión y residuos, donde se descartaron aquellas macetas que superaron los 2 desvíos estándar: una de *Festuca arundinacea* de 30% AD, una de *Andropogon lateralis* de 10%

AD, una de *Festuca arundinacea* de 90% AD y una de *Paspalum notatum* de 10% AD en la fase de resiliencia.

4. RESULTADOS

4.1. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

4.1.1. Temperatura del aire

En la siguiente gráfica (Figura 3) se presenta la evolución de las temperaturas máxima, promedio y mínima diarias registradas dentro del invernáculo, desde inicio del experimento, el día 07/01/2021, hasta la finalización de la primera fase de estrés hídrico, el 28/02/2021.

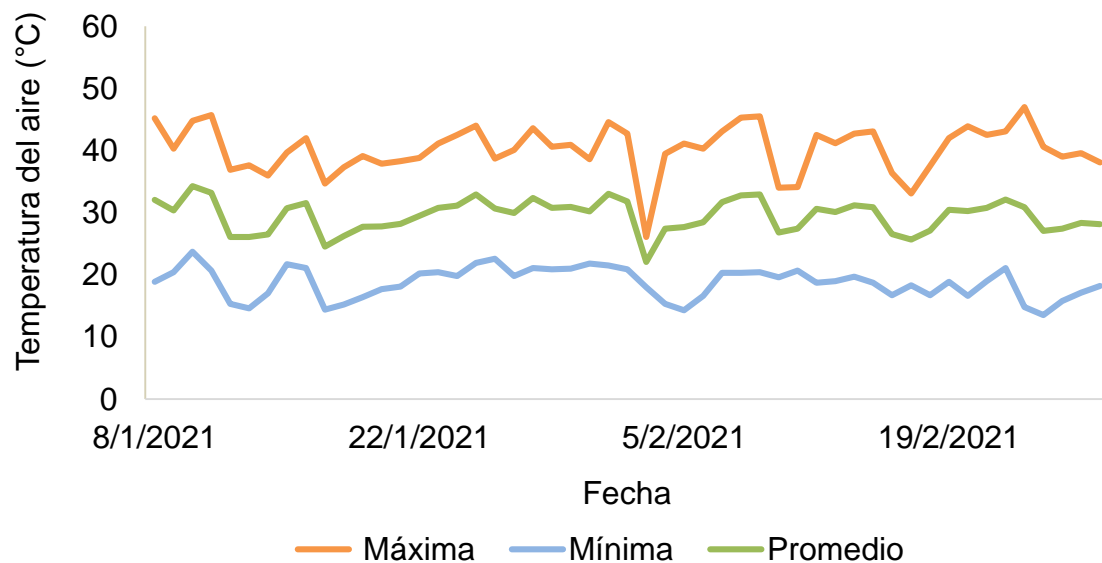


Figura 3. Evolución de las temperaturas registradas durante la primera fase experimental.

4.1.2 Temperatura del suelo

Se presentan las temperaturas registradas en la primera fase del experimento (Figura 4), desde el día 16/01/2021 hasta el 28/02/2021 tomadas desde el suelo. El termómetro estuvo colocado siempre en la misma maceta seleccionada al azar.

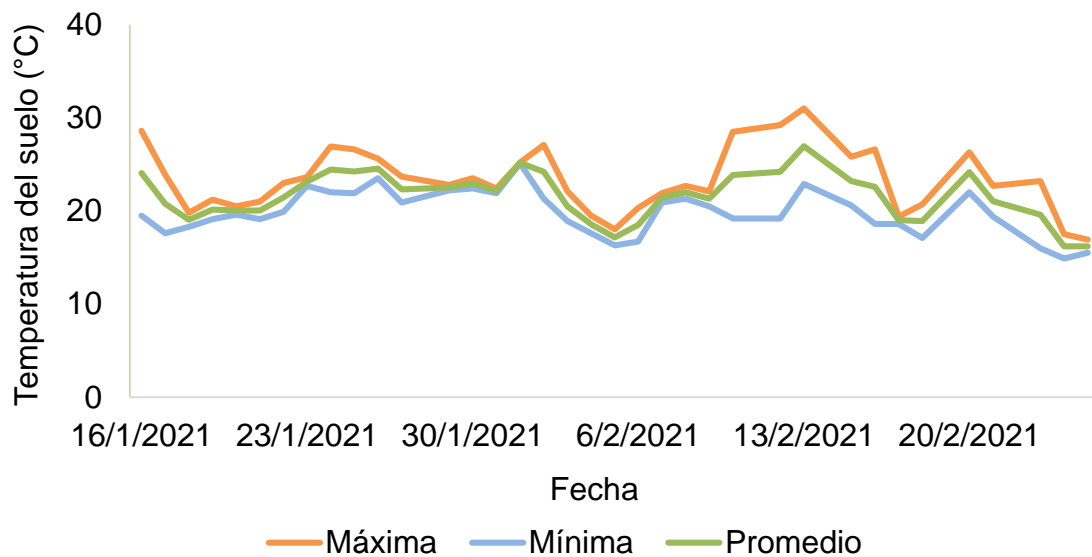


Figura 4. Evolución de las temperaturas diarias del suelo registradas durante la primera fase experimental.

4.1.3 Tiempo térmico acumulado

Se presenta el tiempo térmico acumulado (Figura 5), calculado a partir de las temperaturas del aire promedio registradas en el invernáculo de la primera fase.



Figura 5. Tiempo térmico en grados días durante la primera fase experimental.

El total de suma térmica de la primera fase fue de 1500 $^{\circ}\text{Cd}^{\circ}$ utilizando como temperatura base 0°C .

Para la segunda fase, el tiempo térmico acumulado fue calculado a partir del promedio diario (temperatura máxima + temperatura mínima/2) registrado por GRAS (Figura 6).

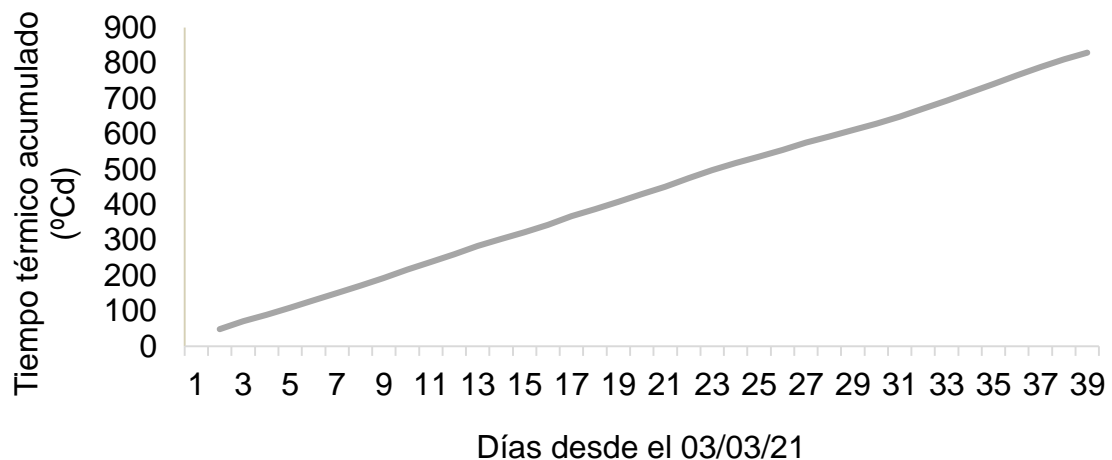


Figura 6. Tiempo térmico en grados días durante la segunda fase experimental.

El total de suma térmica de la segunda fase fue de 830 $^{\circ}\text{Cd}$ utilizando como temperatura base a 0°C .

4.2 FASE I: RESISTENCIA A LA SEQUÍA

4.1.1 Producción de forraje total

Se identificó una interacción significativa entre especie y nivel de agua disponible en el suelo. Esta interacción implica que el efecto sobre el crecimiento de la biomasa en relación con el nivel de agua en el suelo fue dependiente de cada especie. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo. A continuación, se presentan los resultados de producción de biomasa total (Figura 7), en cada uno de los gráficos se presentan los errores experimentales y la separación de medias.

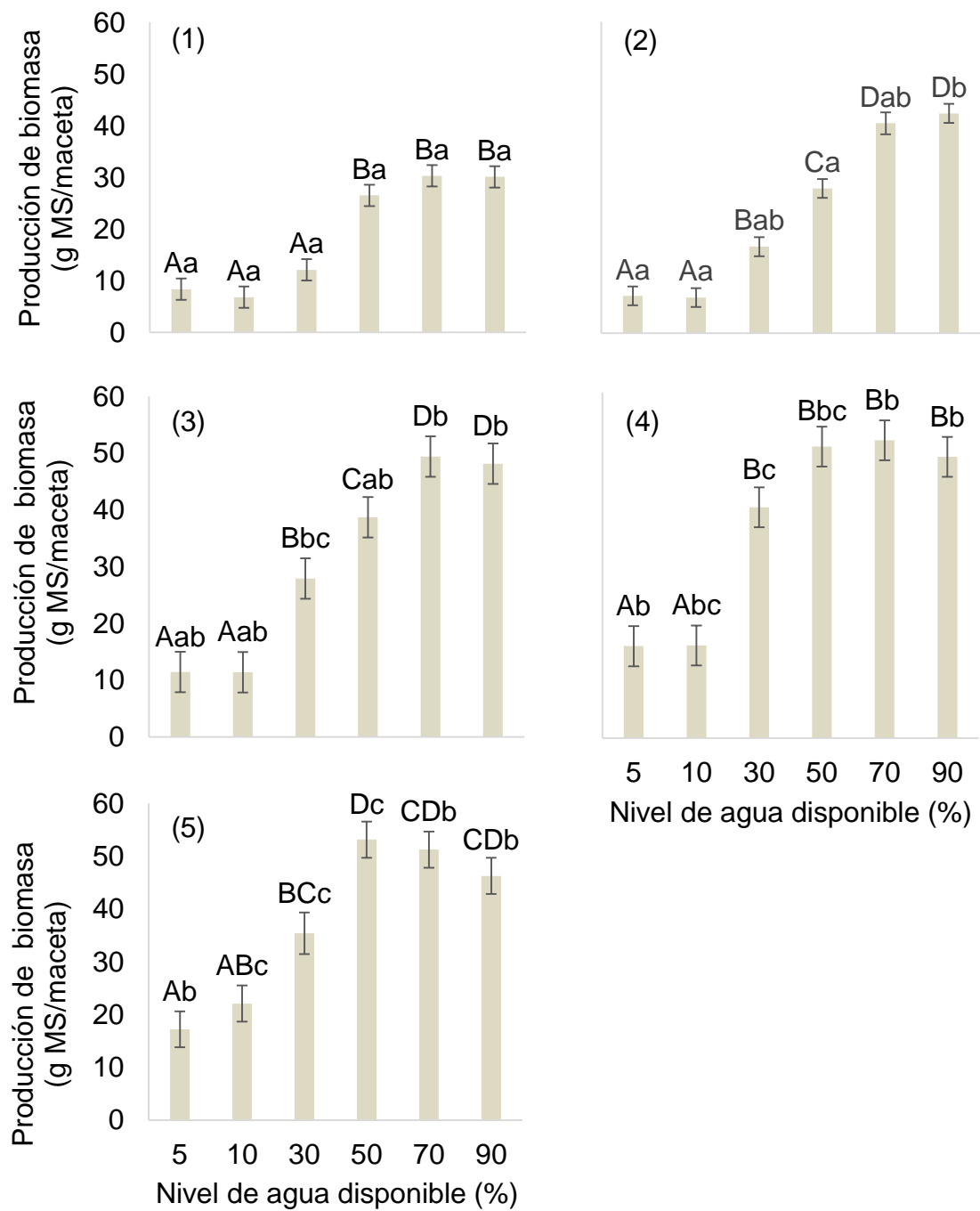


Figura 7. Producción de forraje total para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resistencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

Respecto al análisis para todas las especies según cada nivel de AD en el suelo, para el más limitante (5% AD), las especies *P. dilatatum* y *P. notatum*, presentaron mayor producción de forraje que las especies invernales C3. En el tratamiento de 10% AD, las dos especies del género *Paspalum* tuvieron mayor producción de biomasa que las invernales. *A. lateralis* solo se diferenció en cuanto a producción con *P. notatum*, siendo esta última la que presentó mayor crecimiento de forraje en este nivel. En 30% AD se diferenciaron todas las especies C4 con mayor producción respecto a *B. auleticus*. En el nivel de 50% AD, las especies con mayor crecimiento de forraje fueron las del género *Paspalum*, que se diferenciaron de las especies C3. En los niveles de agua menos limitantes, 70% y 90% AD, la mayor producción de biomasa se dio en las especies C4.

Al analizar los patrones de producción de forraje dentro cada especie según los diferentes niveles de AD se observó que para *B. auleticus*, la producción de forraje se vio limitada claramente por debajo del nivel 50% AD. Para esta especie se observaron dos grupos de tratamientos, uno limitante en el cual la producción se vio comprometida (5, 10 y 30% AD) y otro en el cual el crecimiento no fue afectado (50, 70 y 90% AD). El promedio de producción en los niveles limitantes por déficit hídrico es casi un 70% inferior a la lograda en las situaciones sin estrés.

En la otra especie invernal, *F. arundinacea*, se observaron dos niveles de agua en el cual las plantas tuvieron muy comprometida su producción debido al estrés hídrico (5 y 10% AD), entre 10% y el 70% AD se vio un crecimiento lineal en la producción a medida que aumentaba el agua disponible, y en los últimos dos niveles (70 y 90% AD) la producción no estuvo afectada por la disponibilidad de agua. Los niveles más restrictivos en AD presentaron una producción 80% menor con respecto a la lograda en los niveles no limitantes.

Con respecto a las especies C4 estivales, en *A. lateralis* se observó un patrón de respuesta similar a *F. arundinacea*, ya que, en los dos primeros

tratamientos, los más restrictivos, la producción estuvo muy limitada, con una disminución mayor al 75% con respecto a la producción de los dos tratamientos no limitantes (70 y 90% AD).

En *P. dilatatum*, la producción de forraje se vio limitada por el estrés hídrico por debajo del nivel de 30% AD, la diferencia en la producción fue de casi un 70% con respecto a la que se obtuvo sin estrés hídrico (entre 30 y 90% AD).

La respuesta al nivel de agua disponible en *P. notatum* pareció apuntar a que existió un óptimo para la producción en 50% AD, por debajo del cual la producción comienza a descender. Desde 50% a 90% AD se observó una leve caída en el crecimiento de forraje, pero esta tendencia no fue significativa. Si se compara la máxima producción obtenida (50% AD), con la mínima (5 y 10% AD) la caída fue de más del 60%.

4.1.2 Producción de forraje verde

El análisis de varianza para producción de biomasa de hojas verdes detectó una interacción significativa entre especie y nivel hídrico. Esto indica que el efecto del nivel de agua disponible en el suelo es dependiente de las especies. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo (Figura 8).

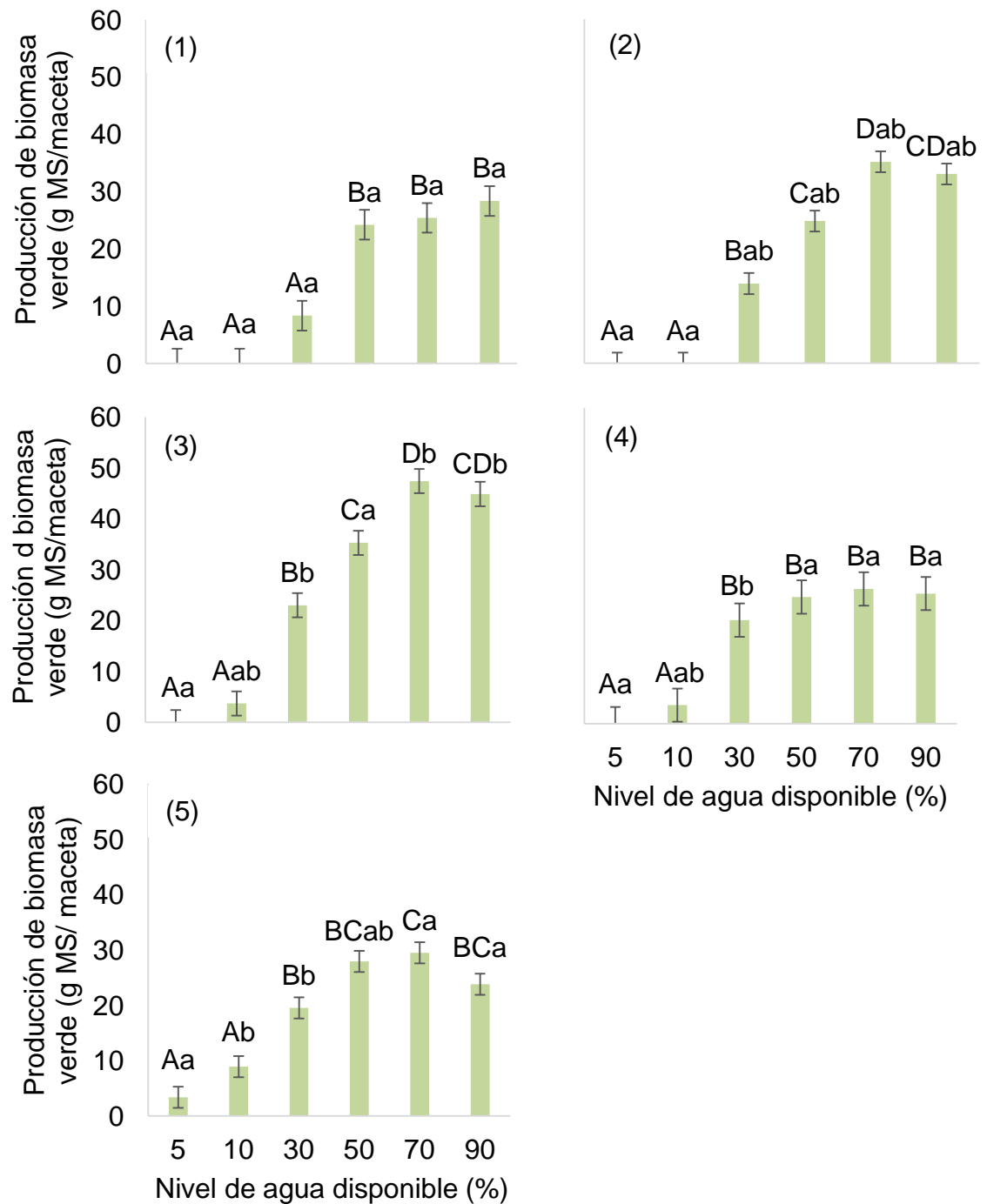


Figura 8. Producción de forraje verde para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resistencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

En el nivel más restrictivo (5% AD), todas las especies tuvieron el mismo resultado en cuanto a la producción de biomasa de hojas verdes. En el segundo nivel (10% AD), la especie con mayor cantidad de forraje verde fue *P. notatum*, que no se diferencia de las otras C4, pero sí de las invernales. Para el nivel de 30% de AD, las especies estivales lograron más producción que *B. auleticus*, mientras que *F. arundinacea* fue estadísticamente igual a todas las especies en estudio. En 50% AD todas las especies tuvieron una producción de biomasa verde similar. En cambio, en los niveles 70 y 90% AD, se destacó la producción de *A. lateralis*, superando a las otras especies estivales y a *B. auleticus*.

Para la especie *B. auleticus*, se analizó el patrón de comportamiento de la biomasa verde para los diferentes tratamientos y se determinó que hay dos tipos de respuestas: desde el 50 al 90% AD la producción de biomasa verde no fue afectada por el agua, mientras que en los tratamientos de 5 a 30% AD la producción se vio limitada en casi 90% de lo producido sin estrés hídrico. El patrón de *F. arundinacea* indicó que en los dos tratamientos más limitantes (5 y 10% AD) no existió producción de forraje verde. Desde 10% a 70% AD hay un crecimiento lineal al aumentar la disponibilidad de agua, y en los últimos dos tratamientos (70 y 90% AD) se dio el máximo crecimiento de forraje verde. Se dio una respuesta similar en *A. lateralis*, donde hubo un crecimiento lineal de 10 a 70% AD, por lo cual se determinaron 3 grupos de respuesta: de 5 a 10% AD una producción muy limitada (casi nula), de 30 a 50% AD una producción intermedia, y de 70 a 90% AD una producción óptima. La caída en producción entre los grupos extremos fue de 100% en *F. arundinacea* y de 96% en *A. lateralis*.

En el caso de *P. dilatatum*, se observó un patrón similar al de *B. auleticus*, pero el nivel limitante es 30% AD. La producción de biomasa verde por debajo de este nivel disminuyó más de un 92% con respecto a la producción obtenida sin estrés hídrico (desde 30 a 90% AD). Para *P. notatum* el máximo de producción de forraje verde se dio con un 70% AD, aunque no se diferenció de 50 y 90% AD. Su producción de biomasa verde se vio limitada considerablemente recién por debajo de 30% AD. El descenso productivo de forraje verde desde los niveles más elevados (50 - 90% AD) a los menores (5 - 10% AD) fue de un 88%.

4.1.3 Proporción de forraje verde respecto al total producido

A partir de los datos de producción de biomasa total y de biomasa verde se obtuvo la proporción de forraje verde presente en el forraje detectándose una interacción entre la especie y el nivel hídrico. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo. Por tanto, a continuación, se presenta un multigráfico para las especies correspondientes (Figura 9).

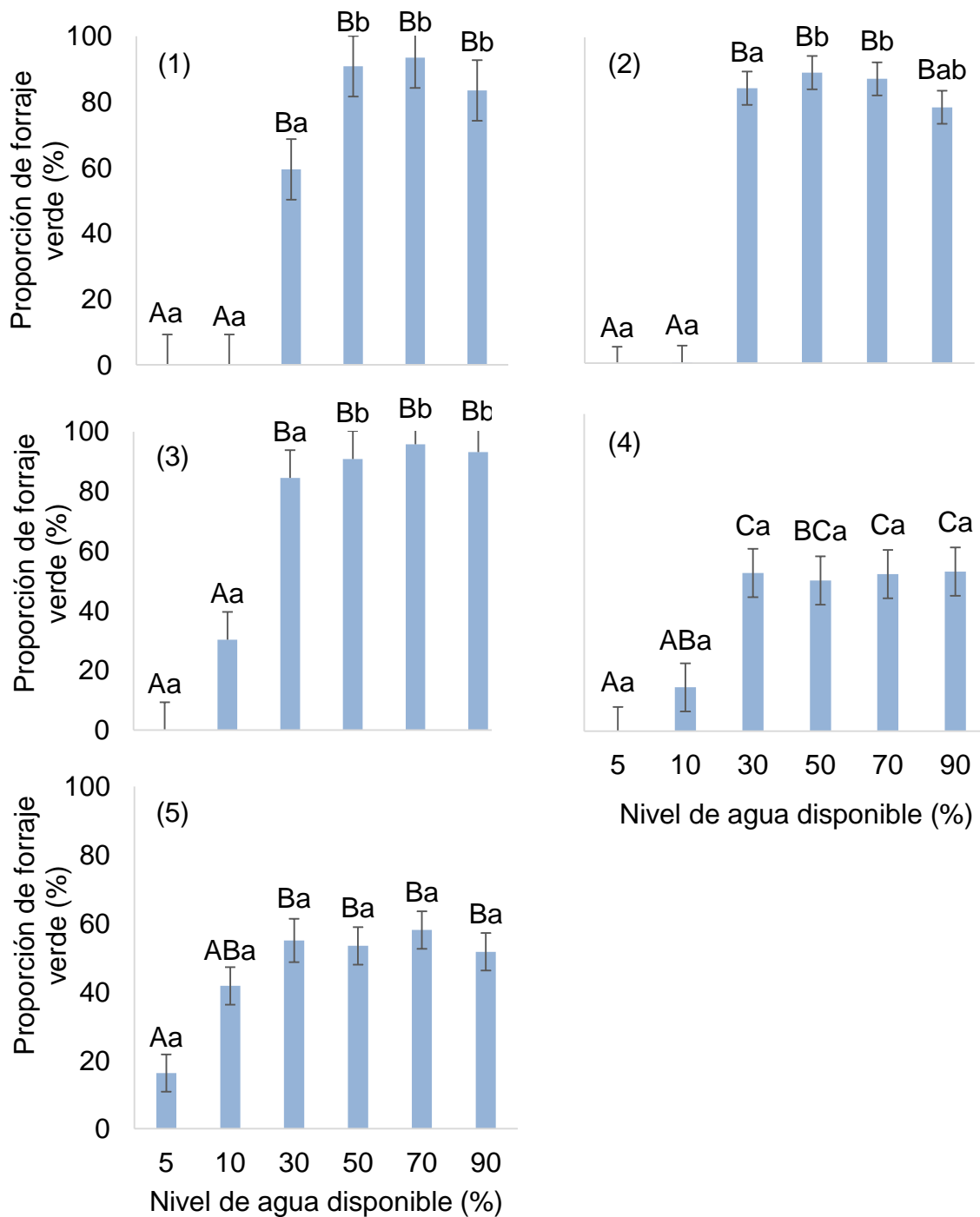


Figura 9. Proporción de forraje verde para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resistencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

Para los niveles de AD más restrictivos (5, 10 y 30% AD), todas las especies tuvieron un comportamiento similar con niveles muy bajos de proporción de hojas verdes en la biomasa total.

En los niveles de 50% y de 70% AD, se observó mayor proporción de forraje verde en las especies C3 y *A. lateralis*, con respecto a los *Paspalum*. En 90% AD, *B. auleticus* y *A. lateralis* presentaron mayor proporción de forraje verde que *P. dilatatum* y *P. notatum*, mientras que *F. arundinacea* no se diferenció estadísticamente de ninguna especie.

En *B. auleticus* se observaron dos respuestas: en 5 y 10% AD la proporción de biomasa verde estuvo afectada por el AD, y luego, a partir de 30% AD, la proporción aumentó considerablemente y no se encontró limitada. El patrón de respuesta de *F. arundinacea* fue similar: en los dos primeros tratamientos (5 y 10 % AD) la proporción de forraje verde tendió a 0, y entre 30 y 90% AD no estuvo afectada por el agua disponible.

El patrón de respuesta de *A. lateralis* fue similar a las especies C3, con un incremento de la proporción de forraje verde a partir del nivel 30% AD.

Para *P. dilatatum* hubo tres patrones de respuesta: en el nivel 5% AD la proporción de verde tendió a cero, que si bien no se diferenció estadísticamente con respecto a 10% AD, hubo una tendencia al aumento en este nivel, y por encima de 30% AD ya no se afectó la proporción de forraje verde. En *P. notatum* la proporción se redujo por debajo de 30% AD, en 10% AD no se diferencia estadísticamente de ningún otro tratamiento, y en 5% AD se dio el mínimo valor.

4.1.4 Proteína cruda

4.1.4.1 Proteína cruda en la biomasa

Se detectó una interacción entre especie y nivel hídrico del suelo. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo.

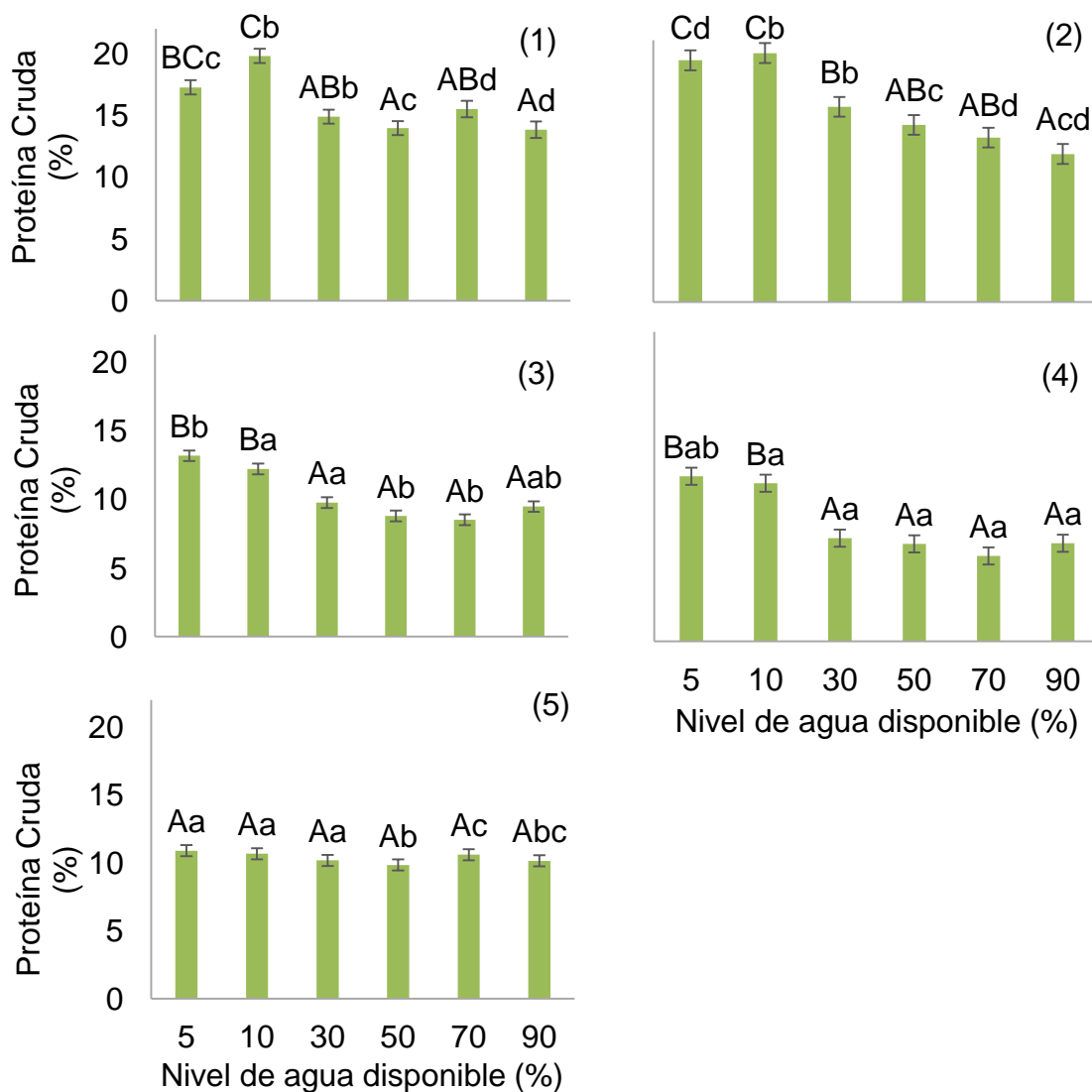


Figura 10. Proporción de proteína cruda (%) en respuesta al nivel hídrico del suelo para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resistencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

En el nivel de 5% AD las especies C3 presentaron mayor porcentaje de PC, de estas, fue mayor en *F. arundinacea*. En las C4, *A. lateralis* obtuvo mayor PC en comparación a *P. notatum*, mientras que *P. dilatatum* no presentó diferencias. Cuando el contenido de agua en el suelo estuvo entre 10 y 30% de AD, las especies C3 también presentaron mayor contenido de PC respecto a las C4, pero sin diferencias estadísticas dentro de cada grupo funcional. Las C3 obtuvieron mayor porcentaje de PC respecto las C4 a contenidos de agua de 50% de AD, y dentro de estas la que presentó menor media fue *P. dilatatum*.

Niveles hídricos del 70% AD determinaron mayor contenido de PC en las especies C3. Las especies C4 si se diferenciaron estadísticamente, *P. notatum* fue la que obtuvo mejores resultados, seguida por *A. lateralis* y por último *P. dilatatum*.

En el nivel de 90% AD se determinó un mayor contenido de PC en *B. auleticus* respecto a las tres especies estivales. *F. arundinacea* tuvo mayor media en relación con *P. dilatatum* y *A. lateralis*. Entre las C4, *P. dilatatum* presentó menos PC que *P. notatum*.

En *B. auleticus*, en 10% AD se dio una mayor concentración de PC respecto a niveles superiores a 30% AD. Cuando el nivel de agua fue menor a 10% AD en *F. arundinacea*, se dio el mayor porcentaje de PC, luego se observó una respuesta negativa en la variable ante incrementos en el contenido de agua en el suelo, aunque se diferenciaron estadísticamente sólo los tratamientos 30% y 90%.

A nivel general, en las especies C4 hay menores diferencias significativas en el contenido de PC. *A. lateralis* y *P. dilatatum*, tuvieron el mismo comportamiento. *P. notatum* no presentó diferencias significativas ante variaciones en el nivel de agua disponible, es decir que fue insensible a cambios de dicha variable.

Los resultados de la asociación existente entre el contenido de PC y la producción total de biomasa se presentan en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Coeficientes de correlación de Pearson entre porcentaje de PC y producción de biomasa total y biomasa verde (g MS/maceta), fase resistencia a la sequía.

Correlación Especie	Biomasa total con PC (%)		Biomasa verde con PC (%)	
	Pearson	p - valor	Pearson	p - valor
<i>B. auleticus</i>	-0,66	0,0007	-0,66	0,0006
<i>F. arundinacea</i>	-0,92	< 0,0001	-0,88	< 0,0001
<i>A. lateralis</i>	-0,85	< 0,0001	-0,86	< 0,0001
<i>P. dilatatum</i>	-0,89	< 0,0001	-0,84	< 0,0001
<i>P. notatum</i>	-0,42	0,0461	-0,31	0,1463

Para conocer si la correlación es estadísticamente significativa se debe observar el p-valor. Valores menores a $\alpha=0,05$ indican que es significativa, es decir que están asociadas ambas variables. En cambio, si es mayor a 0,05 no se puede concluir si hay o no correlación entre las variables en cuestión.

Hubo asociación negativa entre la producción de biomasa total en base seca y el porcentaje de PC en todas las especies. Lo mismo sucedió en la producción de biomasa verde en relación al porcentaje de PC, a excepción de *P. notatum*.

4.1.4.2 Proteína cruda por componentes de la biomasa

Se presentan los coeficientes de correlación entre los distintos componentes del forraje y su contenido de PC en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación de Pearson para las variables proporción de los componentes de la biomasa y porcentaje de proteína cruda, fase de resistencia a la sequía.

<i>B. auleticus</i>	Variable	Verde (%)	Senescencia (%)	Tallo (%)	RS* (%)
Pearson	PC (%)	-0,78	0,07	-0,22	0,80
p - valor		< 0,0001	0,7341	0,3031	< 0,0001
<i>F. arundinacea</i>	Variable	Verde (%)	Senescencia (%)	Tallo (%)	RS* (%)
Pearson	PC (%)	-0,78	0,44	-0,36	0,77
p - valor		< 0,0001	0,0345	0,0900	< 0,0001
<i>A. lateralis</i>	Variable	Verde (%)	Senescencia (%)	Tallo (%)	RS* (%)
Pearson	PC (%)	-0,82	0,38	-0,32	0,86
p - valor		< 0,0001	0,0758	0,1402	< 0,0001
<i>P. dilatatum</i>	Variable	Verde (%)	Senescencia (%)	Tallo (%)	RS* (%)
Pearson	PC (%)	-0,81	0,13	-0,89	0,92
p - valor		< 0,0001	0,5570	< 0,0001	< 0,0001
<i>P. notatum</i>	Variable	Verde (%)	Senescencia (%)	Tallo (%)	RS* (%)
Pearson	PC (%)	-0,26	0,27	-0,34	0,33
p - valor		0,2305	0,2206	0,1088	0,1205

RS*: Restos secos

Se observó una correlación alta y positiva entre el componente restos secos y porcentaje de PC en *B. auleticus*, *F. arundinacea*, *A. lateralis* y *P. dilatatum*, mientras que para *P. notatum* no hubo asociación lineal para estas variables. En contraposición, el componente verde presentó correlación negativa

con el porcentaje de PC en *A. lateralis*, *B. auleticus*, *F. arundinacea* y *P. dilatatum* pero no se da en *P. notatum*.

El componente senescencia no se correlacionó con el porcentaje de PC, excepto en *F. arundinacea*, que la asociación fue positiva. El aumento en el componente tallo se asoció a una disminución en el contenido de PC en *P. dilatatum*, lo cual no se dio en las demás especies.

4.2 FASE II: RESILIENCIA A LA SEQUÍA

4.2.1 Producción de forraje total

Para la segunda fase del ensayo experimental, se presentan los resultados de la producción de forraje total. Se identificó una interacción significativa entre especie y nivel de agua en el suelo. Este resultado indica que el efecto del nivel hídrico en el crecimiento de la biomasa fue dependiente de cada especie. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo.

A continuación, se presentan los resultados de producción de biomasa total en un multigráfico (Figura 11), con los respectivos errores experimentales y diferencias significativas del Test de Tukey.

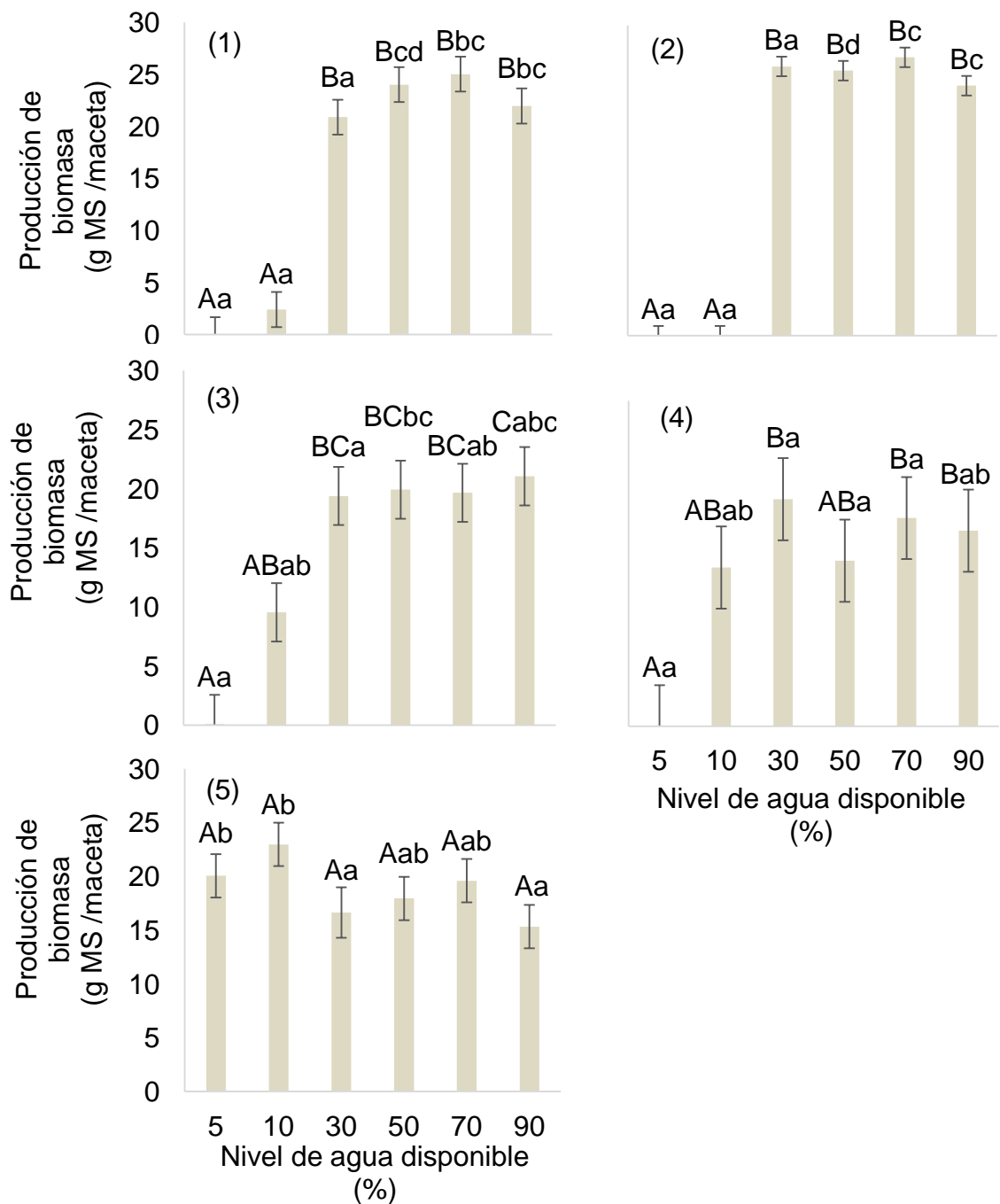


Figura 11. Producción de forraje total para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) *Paspalum notatum*, fase de resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

Al analizar el comportamiento de las especies para cada nivel de agua disponible se observó que para el más limitante (5% AD), la especie que se destacó en producción de biomasa fue *P. notatum*. Las demás tuvieron una producción similar entre sí e inferior a esta. En el segundo nivel (10% AD), la mayor producción nuevamente la obtuvo *P. notatum* mientras que *A. lateralis* y *P. dilatatum* no presentaron diferencias estadísticas con ninguna especie y las C3 tuvieron menores valores en biomasa total respecto a *P. notatum*.

En 30% AD se observó una respuesta similar en todas las especies. En 50% y 70% AD las especies C4 obtuvieron menor producción con respecto a *F. arundinacea*. En el nivel de mayor 90% AD, *P. notatum* fue la única especie que produjo menos que las invernales.

Con respecto a los patrones de respuesta de cada especie en diferentes tratamientos hídricos, en *B. auleticus* se observaron dos grupos: uno en 5% AD y 10% AD con una producción inferior, y luego a partir de 30% AD, que dejó de estar limitada la producción por el estrés hídrico sufrido en la primera fase. El descenso productivo entre estos dos grupos fue cercano al 100%. La respuesta en *F. arundinacea* es similar a *B. auleticus*, en la cual la producción promedio en los niveles de 5 y 10% AD también fue casi 100% inferior a la del promedio de los niveles 30 al 90% AD.

En *A. lateralis* los resultados más elevados se encontraron a partir de 30% AD, sin presentar diferencias a partir de este nivel. En 10% AD la producción fue un 50% inferior, mientras que en el nivel de 5% AD la diferencia tendió a 100%. En la especie *P. dilatatum* se diferenciaron los resultados obtenidos en 5% AD con medias menores respecto a los tratamientos de 30 a 70% AD, mientras que en *P. notatum*, se obtuvieron resultados similares en todos los niveles de agua.

4.2.2 Producción de forraje verde

Se detectó una interacción significativa entre la producción de biomasa verde y el nivel de agua en el suelo, la cual indica que la respuesta a los distintos niveles hídricos es dependiente de la especie en estudio. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo. A continuación, se presenta un multigráfico (Figura 12), con su error experimental y los resultados del Test Tukey.

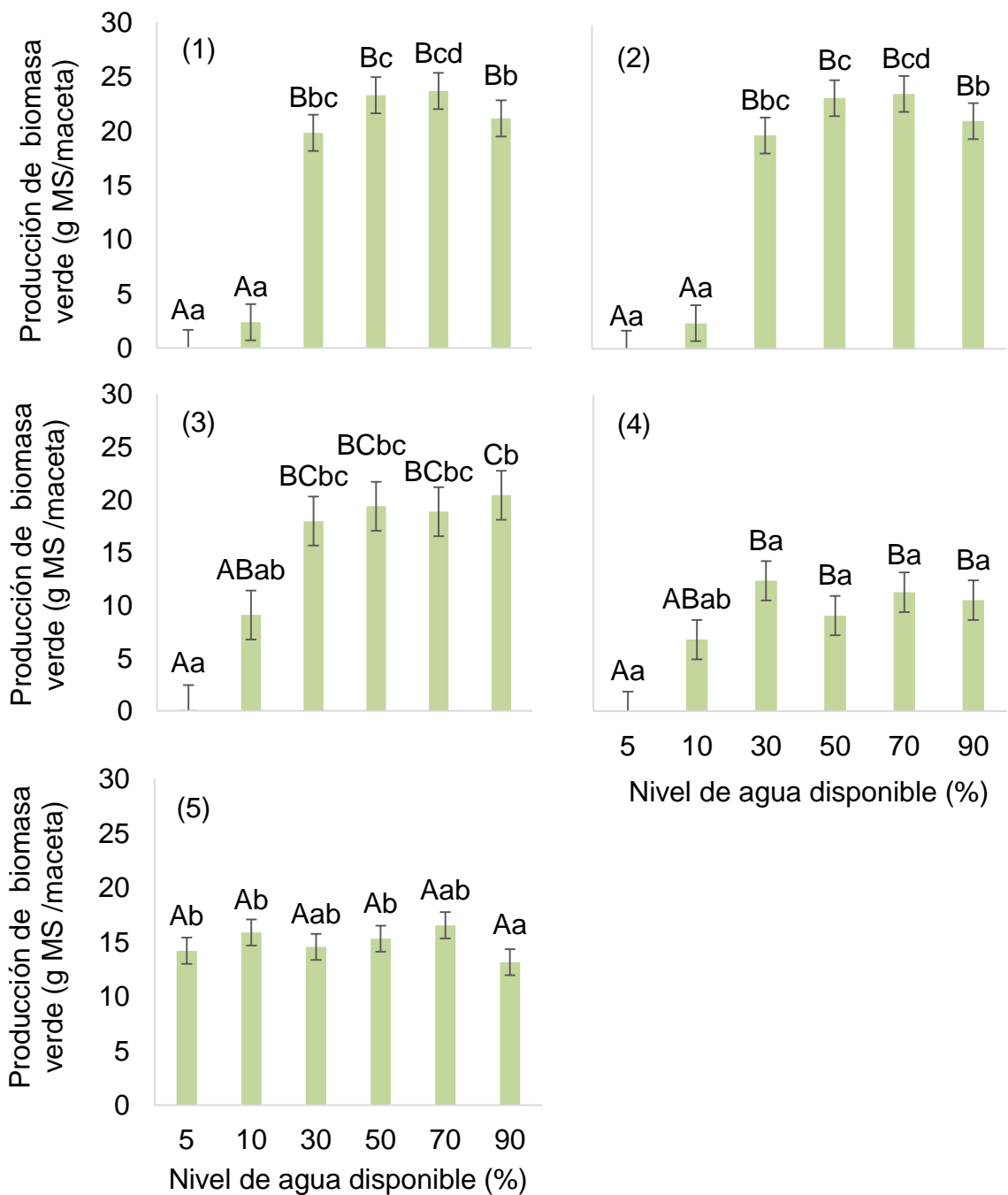


Figura 12. Producción de biomasa verde para las especies C3, (1) *Bromus auleticus* y (2) *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) *Andropogon lateralis*, (4) *Paspalum dilatatum* y (5) *Paspalum notatum*, fase de resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo

En el caso del nivel hídrico más restrictivo sufrido en la fase anterior (5% AD), se observó que *P. notatum* fue la especie con mayor producción de biomasa verde en la segunda fase, frente a las demás que obtuvieron una producción próxima a 0. En el siguiente nivel (10% AD), nuevamente *P. notatum* fue la de mayor producción de forraje verde, pero se diferenció estadísticamente únicamente de las especies invernales. En 30% AD, la especie con menor producción de forraje verde fue *P. dilatatum* que se diferenció de las especies invernales y de *A. lateralis*. En 50% AD la peor producción de forraje verde también fue observada en *P. dilatatum*, que fue diferente de las C3 y de *A. lateralis*; *P. notatum* no se diferenció de *A. lateralis* y fue menor que *F. arundinacea* y *B. auleticus*.

En los niveles mayores 70 y 90% AD, las mejores producciones fueron los obtenidos por *B. auleticus*, *F. arundinacea* y *A. lateralis*.

Con respecto al patrón de respuesta para cada especie, en *B. auleticus* se observaron dos grupos de respuesta: la menor respuesta en 5 a 10% AD y la mayor a partir de 30% AD. En *F. arundinacea* sucedió un patrón similar: en 5 y 10% AD las plantas no se recuperaron ya que prácticamente no tuvieron producción y a partir de 30% AD ya no estuvo limitada la respuesta por el agua disponible anteriormente. *A. lateralis* tuvo un patrón de respuesta escalonado, con un mínimo valor en 5% AD, en 10% AD se registró un valor intermedio que sólo se diferenció con el de 90% AD, y a partir de 30% AD el agua no limitó la producción posterior. La respuesta de *P. dilatatum* fue similar en cuanto al patrón, pero con menores valores. En cambio, en *P. notatum* no se encontró respuesta al nivel de AD utilizado en la fase anterior.

4.2.3 Proporción de forraje verde respecto al total producido

Se observó una interacción significativa entre la proporción de forraje verde y el nivel de agua en el suelo. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo. A continuación, se muestra un multigráfico (Figura 13) con los respectivos errores estadísticos y resultados del Test Tukey.

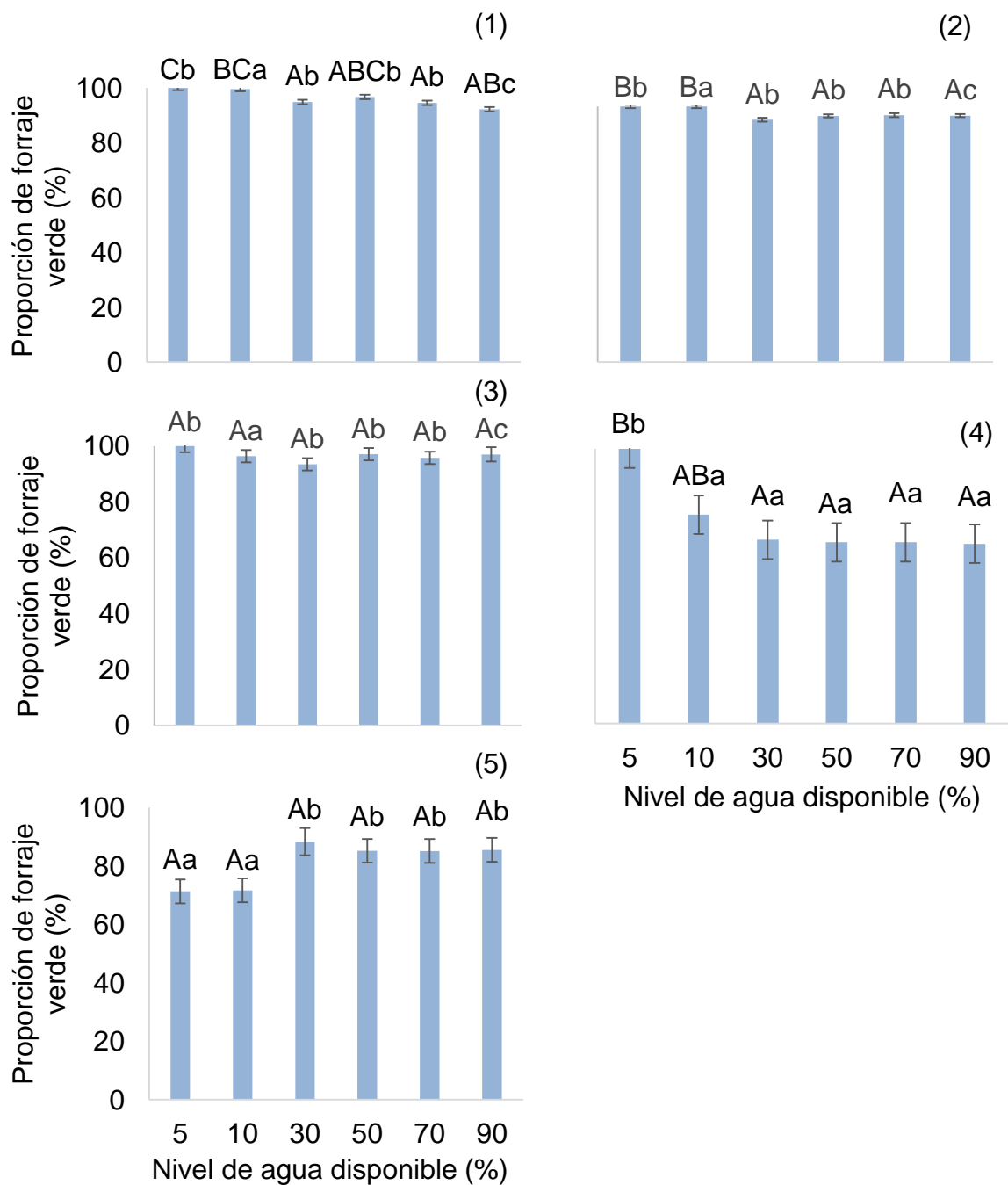


Figura 13. Proporción de forraje verde (%) para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

Para la proporción de biomasa verde respecto al total se diferenciaron tres patrones de respuesta. En primer lugar, *A. lateralis* y *P. notatum* no presentaron diferencias ante variaciones en el nivel hídrico. En segundo lugar, *F. arundinacea* y *P. dilatatum* tuvieron una disminución de la proporción de verde en la fase II conforme aumentó el estrés hídrico durante la fase I hasta contenidos del 10% AD, y luego no hubo diferencias significativas. En tercer lugar, *B. auleticus*, presentó una proporción más alta de biomasa verde a niveles de 5 y 10% AD respecto a 30, 70 y 90% AD, pero no presentó diferencias con el de 50% AD.

En el tratamiento de 5% de AD, *P. notatum* presentó la menor proporción de biomasa verde, sin embargo, cuando el nivel aumentó a 10% AD, no se diferenció estadísticamente de las demás. A contenidos superiores al 30% AD, *P. dilatatum* es quien posee menor proporción de verde.

4.2.4 Proteína cruda

4.2.4.1 Proteína cruda en la biomasa

Se encontró una interacción significativa especie y nivel hídrico del suelo. Dicha interacción es significativa sólo por diferencias de magnitudes en la respuesta de las especies frente a la disminución del contenido de agua en el suelo. En el siguiente multigráfico (Figura 14) se presentan los resultados de las medias con sus correspondientes diferencias significativas. Aquellos tratamientos que no presentan valores en los gráficos se deben a que no se pudo obtener muestra para realizar el correspondiente análisis.

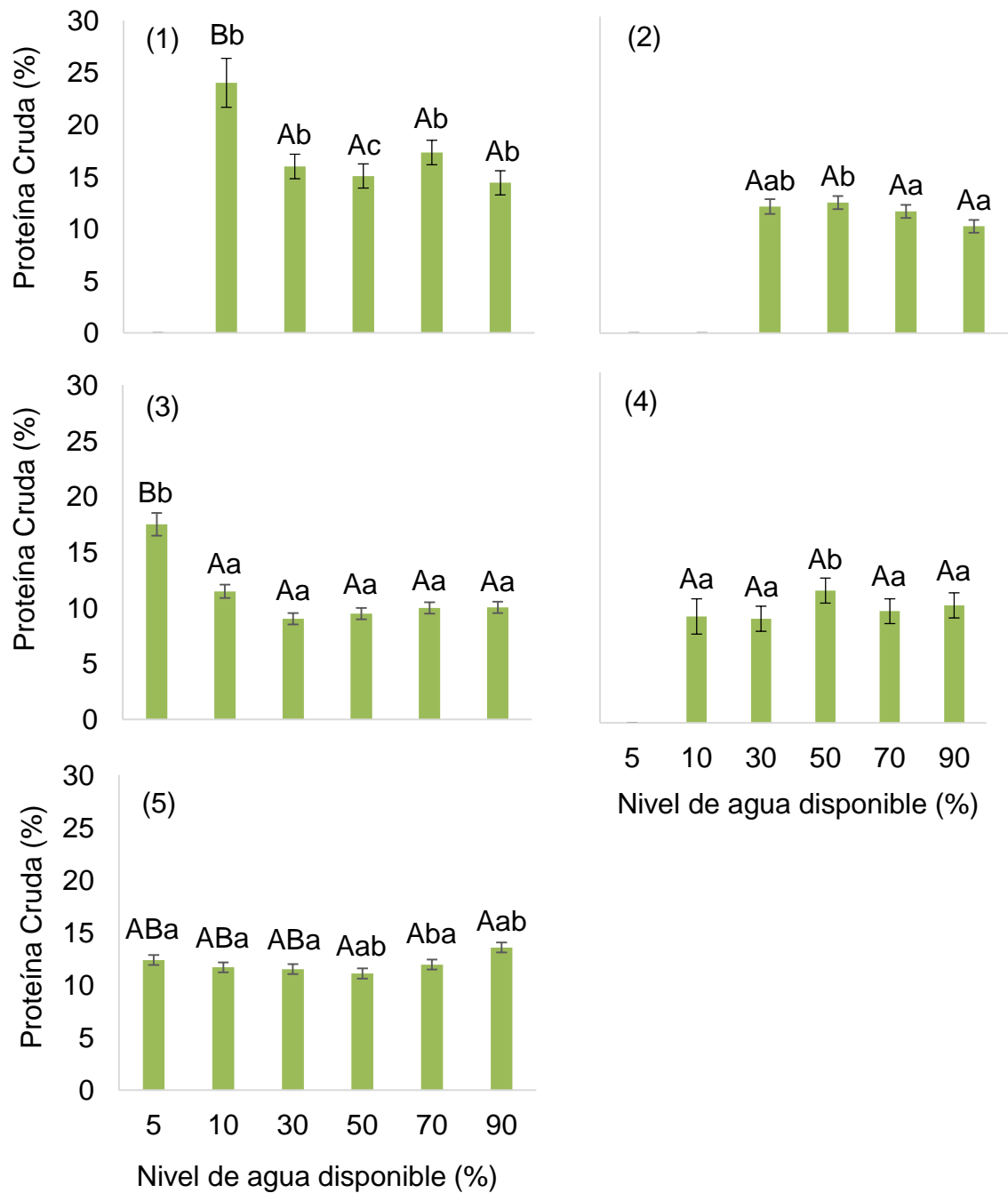


Figura 14. Proporción de proteína cruda (%) en respuesta al nivel hídrico del suelo para las especies C3, (1) corresponde a *Bromus auleticus* y (2) a *Festuca arundinacea*, y para las especies C4, (3) corresponde a *Andropogon lateralis*, (4) a *Paspalum dilatatum* y (5) a *Paspalum notatum*, fase de resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible, mientras que las letras minúsculas representan las diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para un mismo nivel de agua en el suelo.

Dado el tamaño de muestra requerido para realizar las mediciones, sólo se pudo obtener los resultados de contenido de PC en respuesta al tratamiento del 5% AD en *A. lateralis* y *P. notatum*. En este, no se presentaron diferencias significativas entre ambas especies para la variable analizada. Por otro lado, en *F. arundinacea* tampoco se pudo obtener el resultado en 10% AD. A este nivel, *B. auleticus* tuvo mayor concentración de PC que *A. lateralis* y *P. dilatatum*.

En el nivel 30% AD, *B. auleticus* mostró un mayor contenido de PC respecto a *A. lateralis* y *P. dilatatum*. En tanto, *F. arundinacea* y *P. notatum* no obtuvieron diferencias estadísticas con ninguna de las especies evaluadas. A niveles del 50% AD la concentración de PC fue mayor en *B. auleticus*, mientras que en *F. arundinacea* y *P. dilatatum* la media fue superior a *A. lateralis*. No se diferenció estadísticamente *P. notatum* de las demás C4 y de *F. arundinacea*.

En los niveles hídricos menos restrictivos (70 y 90% AD en el suelo), *B. auleticus* obtuvo mayor contenido de PC que *F. arundinacea*, *A. lateralis* y *P. dilatatum*. No obstante, en *P. notatum* también se observó menor media en comparación con *B. auleticus* a contenidos de 70% AD, pero no se diferenció de ninguna especie en 90% AD.

Tal como indica el modelo, el efecto nivel de AD en el suelo en el contenido de PC no fue significativo, situación dada en las especies *F. arundinacea*, *P. dilatatum* y *P. notatum*. Si lo fue para *B. auleticus* y *A. lateralis*, que obtuvieron un incremento del 65% y 57%, respectivamente, en los niveles de mayor restricción (10 y 5% AD).

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre porcentaje de PC y producción de biomasa total y biomasa verde (g MS/maceta), fase de resiliencia a la sequía.

Correlación Especie	Biomasa total con PC (%)		Biomasa verde con PC (%)	
	Pearson	p - valor	Pearson	p - valor
<i>B. auleticus</i>	-0,56	0,0234	-0,55	0,0268
<i>F. arundinacea</i>	-0,16	0,5688	-0,19	0,4881
<i>A. lateralis</i>	-0,77	0,0001	-0,78	0,0001
<i>P. dilatatum</i>	-0,49	0,0389	-0,28	0,2612
<i>P. notatum</i>	-0,46	0,0232	-0,49	0,0148

Se observó una asociación negativa entre la producción de biomasa total y la proporción de PC para la fase de recuperación en todas las especies menos *F. arundinacea* (Cuadro 4), lo que indicó que, a mayor cantidad de biomasa, la concentración de PC en los tejidos fue menor. Lo mismo sucedió para el análisis de correlación entre el contenido de biomasa verde y la concentración de PC, que fue negativa en todas las especies, salvo en *F. arundinacea* y *P. dilatatum*.

4.2.4.2 Proteína cruda por componentes de la biomasa

A continuación se presentan las relaciones existentes conocidas a través del coeficiente de correlación de Pearson para los componentes de la biomasa y la proteína cruda.

Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Pearson para las variables proporción de los componentes de la biomasa y porcentaje de proteína cruda, fase de resiliencia a la sequía.

<i>B. auleticus</i>	Variable	Verde (%)	Tallo (%)	Restos secos (%)
Pearson	PC (%)	0,22	0,0	-0,17
p - valor		0,4054	>0,9999	0,5211
<i>F. arundinacea</i>	Variable	Verde (%)	Tallo (%)	Restos secos (%)
Pearson	PC (%)	-0,16	0,0	0,16
p - valor		0,5706	>0,9999	0,5706
<i>A. lateralis</i>	Variable	Verde (%)	Tallo (%)	Restos secos (%)
Pearson	PC (%)	0,13	-0,13	-0,10
p - valor		0,5946	0,5742	0,6816
<i>P. dilatatum</i>	Variable	Verde (%)	Tallo (%)	Restos secos (%)
Pearson	PC (%)	0,45	-0,36	-0,23
p - valor		0,0603	0,1394	0,3520
<i>P. notatum</i>	Variable	Verde (%)	Tallo (%)	Restos secos (%)
Pearson	PC (%)	0,19	-0,17	-0,17
p - valor		0,3801	0,4321	0,4273

Este análisis no permitió concluir ninguna asociación entre el contenido de PC y los distintos componentes de la biomasa para la fase de resiliencia (Cuadro 5), ya que para todas las especies y en todas las correlaciones realizadas los datos de p-valor obtenidos fueron mayores a $\alpha=0,05$.

4.3 SOBREVIVENCIA DE MACOLLOS

En el gráfico a continuación se presenta la sobrevivencia de los macollos para los distintos niveles de agua disponible por especie.

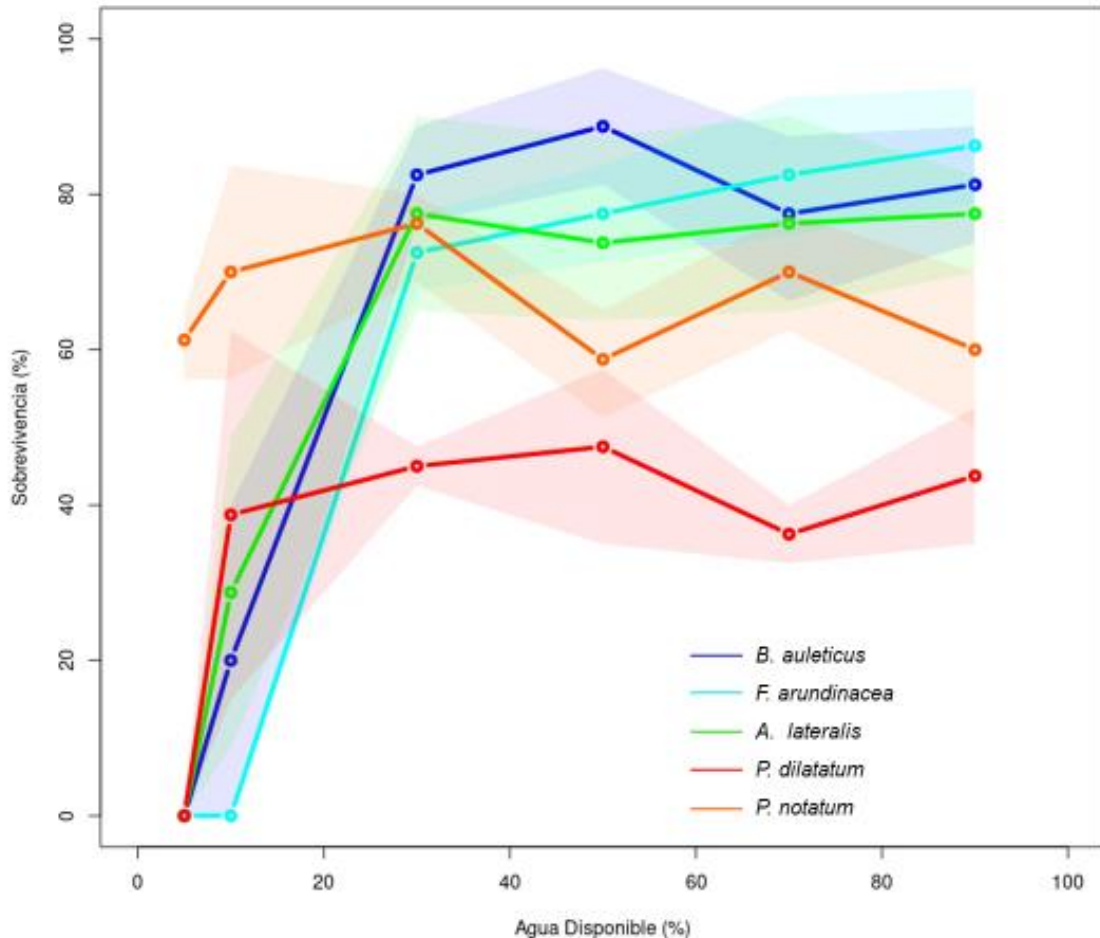


Figura 15. Mediana e intervalo de confianza (IC = 80%) para sobrevivencia de macollos según especie y nivel hídrico, al final del experimento (Fase de resiliencia).

En la Figura 15 se observa que en *B. auleticus* el nivel crítico en cuanto a la sobrevivencia de macollos fue de 30% AD y, tratamientos por encima de este nivel lograron buenos porcentajes de sobrevivencia. *F. arundinacea* presentó un comportamiento similar, pero a diferencia de *B. auleticus* a niveles 10% AD la sobrevivencia de macollos fue 0%.

Dentro de las especies C4, *A. lateralis* presentó un comportamiento similar a las especies C3, donde el umbral hídrico para la sobrevivencia de macollos también fue de 30% AD. El comportamiento en *P. notatum* fue diferente, ya que la sobrevivencia estuvo en el entorno de 60%, independientemente del nivel de restricción hídrica durante la fase I. Por último, en *P. dilatatum* el umbral hídrico para la sobrevivencia de macollos fue de 10 % AD, si bien luego la sobrevivencia nunca superó el 40% y fue la menor respecto a las demás especies.

4.4 EVAPOTRANSPIRACIÓN DIARIA

Tanto para las especies como para los tratamientos el modelo fue significativo, y hay interacción significativa entre la especie y el nivel hídrico del suelo*tratamiento. La interacción se explica en el siguiente cuadro (Cuadro 6).

Cuadro 6. Medias de evapotranspiración diaria (mm/d) según especie y nivel de agua disponible, con sus correspondientes niveles de significancia y error experimental.

Especie	Nivel de agua disponible (%)					
	5	10	30	50	70	90
<i>B. auleticus</i>	1,86 ± 0,18 A	1,94 ± 0,18 A	3,99 ± 0,18 CD	7,06 ± 0,18 I	8,07 ± 0,18 JK	8,34 ± 0,18 K
<i>F. arundinacea</i>	1,9 ± 0,18 A	1,86 ± 0,18 A	4,32 ± 0,18 CD	6,08 ± 0,18 GH	8,53 ± 0,18 K	10,47 ± 0,18 L
<i>A. lateralis</i>	1,91 ± 0,18 A	2,36 ± 0,18 A	4,51 ± 0,18 CD	5,99 ± 0,18 GH	7,13 ± 0,18 I	7,27 ± 0,18 IJ
<i>P. dilatatum</i>	1,99 ± 0,18 A	2,71 ± 0,18 AB	4,92 ± 0,18 DEF	5,81 ± 0,18 FGH	6,62 ± 0,18 HI	6,5 ± 0,18 HI
<i>P. notatum</i>	2,53 ± 0,18 A	3,57 ± 0,18 BC	4,82 ± 0,18 DE	5,8 ± 0,18 FGH	5,7 ± 0,18 EFGH	5,47 ± 0,18 EFG

A nivel general, para todas las especies, la evapotranspiración diaria (ET) se incrementó a mayor contenido de AD en el suelo. A niveles del 5% AD la variable no presentó diferencias significativas entre especies, mientras que a

contenidos del 10% AD, *P. notatum* presentó la mayor ET, diferenciándose de las especies C3 y *A. lateralis*. Si bien en 30% AD ninguna especie presentó diferencias estadísticas, a niveles de 50% AD, *B. auleticus* presentó la mayor ET. En 70% AD, las especies C3 presentaron el mayor consumo de agua diario; entre las especies C4, *A. lateralis* se diferenció de *P. notatum* con una mayor ET. En el tratamiento hídrico menos restrictivo (90% AD), las especies C3 presentaron mayor ET que las C4. *P. notatum* presentó el menor valor y *F. arundinacea* el mayor.

4.5 CONSUMO DE AGUA POR UNIDAD PRODUCIDA DE FORRAJE

Para las fases de resistencia y resiliencia a la sequía la interacción especie*nivel hídrico no fue significativa estadísticamente. En fase de resistencia tanto especies como nivel hídrico fueron variables significativas, mientras que en la fase de resiliencia especie fue significativo y el nivel de agua disponible presentó una tendencia significativa ($p = 0,067$). Los resultados del Test de Tukey (Figura 16) permiten hacer una comparación de una misma fase entre tratamientos o especie, pero no entre las fases del experimento.

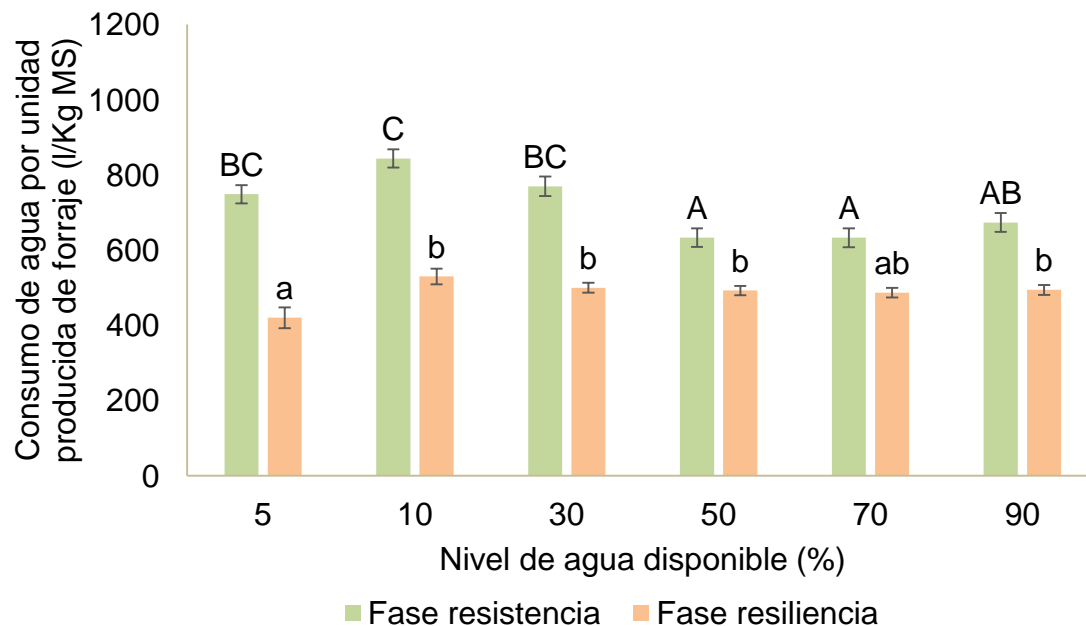


Figura 16. Consumo de agua por unidad producida de forraje (l/kg MS) según tratamiento, fase de resistencia y resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre los distintos niveles de agua disponible en el suelo para la fase de resistencia a la sequía (Fase I), mientras que letras minúsculas indican diferencias significativas para la fase de resiliencia (Fase II).

Para la fase de resistencia a la sequía, el consumo de agua por kg de forraje producido fue mayor en el nivel hídrico 10% AD respecto al 50, 70 y 90% AD, siendo un 23% superior al promedio de estos. Mientras que, para la fase de resiliencia la media para dicha variable a niveles hídricos de 5% AD fue un 17% menor en comparación con los de 10, 30, 50 y 90% AD.

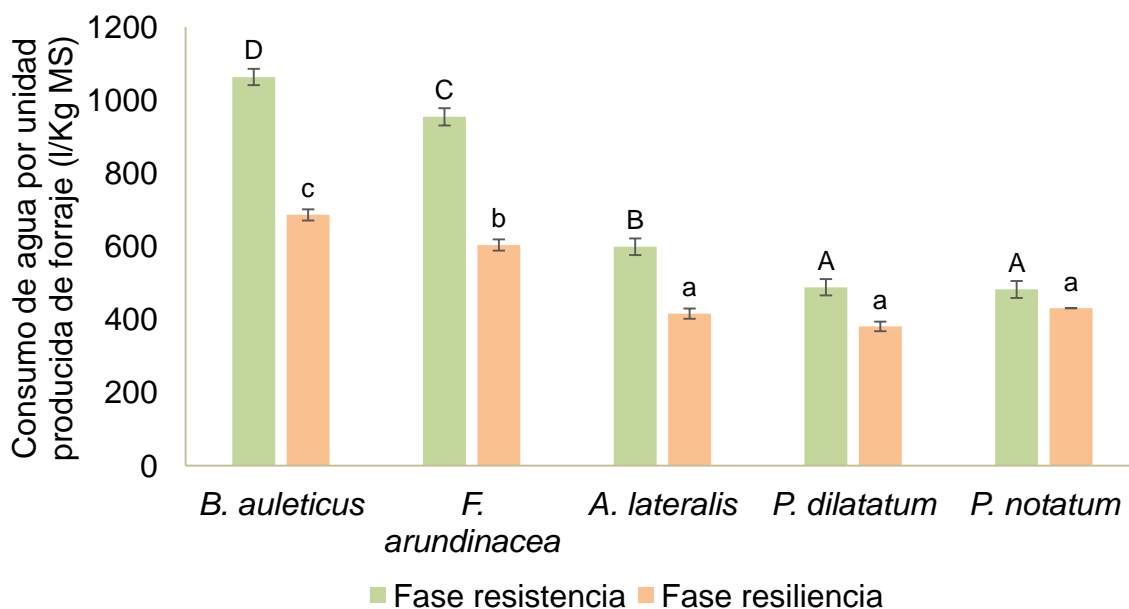


Figura 17. Consumo de agua por unidad producida de forraje (l/kg MS) según especie, fase de resistencia y resiliencia a la sequía.

Las letras mayúsculas indican diferencias estadísticas entre las 5 especies evaluadas para la fase de resistencia a la sequía (Fase I), mientras que letras minúsculas indican diferencias significativas para la fase de resiliencia (Fase II).

El consumo de agua por unidad de forraje producido en la fase de resistencia a la sequía tuvo 4 respuestas diferentes (Figura 17). El mayor consumo se observó en *B. auleticus*, el cual fue un 10% superior al de *F. arundinacea*, un 44% al de *A. lateralis* y un 54% al promedio de los *Paspalum*.

Para la fase de resiliencia se dieron 3 respuestas: la especie con mayor consumo de agua por kg de forraje producido también fue *B. auleticus*, el cual fue un 12% superior al de *F. arundinacea* y un 40% respecto al promedio de las C4, donde estas tres no se diferenciaron entre sí.

5 DISCUSIÓN

5.1 FASE I: RESISTENCIA A LA SEQUÍA

5.1.1 Producción de biomasa total

La primera hipótesis (I-a) que indicaba que todas las especies eran sensibles al nivel de agua disponible en el suelo fue confirmada, ya que todas tuvieron comprometida su producción en condiciones de agua disponible limitante.

Las especies más resistentes al déficit hídrico fueron *P. notatum* y *P. dilatatum*. *F. arundinacea* y *A. lateralis* tuvieron un comportamiento muy similar tanto en patrón de respuesta al agua como en producción, lo cual no era de esperarse dado que tienen diferentes mecanismos fotosintéticos, y sus ciclos productivos. Estas especies no lograron regular el estrés hídrico y adaptarse al mismo. En una situación intermedia de tolerancia se encuentra *B. auleticus*, que si bien, tuvo una producción inferior respecto a las demás especies en todos los contenidos de agua, logró una producción más estable que estas dos anteriores. Por tanto, la mayoría de las especies nativas presentaron buena producción y se comportaron de forma más estable en un amplio rango de condiciones ambientales, mientras que la especie introducida, que en condiciones óptimas puede superarlas en producción y calidad, se vio más perjudicada en condiciones adversas. Esto puede explicarse dado que estas fueron domesticadas en zonas muy diferentes en cuanto a suelos, topografía, clima, etc. Si bien, las especies que se utilizan en este país como forrajeras tienen un comportamiento aceptable, suelen tener menos tolerancia a las condiciones climáticas (Carámbula, 2000).

En cuanto a las especies invernales, *F. arundinacea* logró mayor producción en condiciones óptimas de agua disponible. Esta especie fue más sensible al agua que a las temperaturas, tal como había expresado Carámbula (2000). *B. auleticus* fue más estable en términos productivos. Esta especie se destaca por encima de otras invernales perennes debido a la gran capacidad de coexistir en comunidad con estivales nativas (Millot, 1999). Este autor realizó estudios que determinaron que *B. auleticus* es la especie que mejor sobrevive al estrés hídrico de todas las especies pertenecientes a la tribu *Festucaceae* (la cual también integra *F. arundinacea*) gracias a su estrategia de tolerancia al estrés. Millot (1999) también determinó que era la especie con mayor producción en

verano, pero esto no se observó en este ensayo ya que en ningún caso superó en términos productivos a *F. arundinacea*. La mejor resistencia de *B. auleticus* puede deberse a la morfofisiología de la planta, dado que produce gran biomasa radicular, extensa y profunda, con macollamiento extravaginal formando rizomas cortos subterráneos, por lo cual varios puntos de crecimiento quedan debajo del suelo y generan que tenga gran tolerancia a la intensidad de luz (Millot, 1999).

La gran resistencia de *P. notatum* a la sequía puede estar explicada porque presenta cera en las láminas de las hojas, lo que ayuda a una menor pérdida de agua, y a que tiene una gran estructura de rizomas estoloniformes con grandes reservas de nutrientes. En cambio, la resistencia de *P. dilatatum* puede deberse a su sistema radicular extenso fuerte y profundo que permite explorar más el suelo en búsqueda de agua disponible (Pizarro, 2000).

P. notatum presenta una tendencia (aunque no significativa) de descenso en niveles de agua disponible por encima del óptimo (50%), lo que lleva a pensar que es una especie que puede sufrir estrés en condiciones de exceso de humedad (Carámbula y Terra, 2000). Otra causa que pudo ocasionar esta tendencia es el efecto sombreado, ya que este suele afectar mucho a esta especie, y en condiciones de mucha producción de biomasa, las hojas que se encuentran más abajo en el tapiz no reciben la luz adecuada y por lo tanto mueren. Si la tasa de senescencia es mayor a la tasa de crecimiento y reposición de hojas, la producción de forraje va a disminuir (Berreta, 1997). Este comportamiento no se observó en *P. dilatatum* debido al porte cespitoso de esta especie.

En un experimento realizado en *P. dilatatum* por Loreti et al. (1994), en condiciones controladas en un invernáculo, donde se sometió a las plantas a dos niveles hídricos: plantas inundadas (mantenimiento de una película de agua de 1,5-2 cm sobre la superficie del sustrato) vs. tratamientos no inundados (se mantuvo constantemente en capacidad de campo); no se encontró efecto significativo de la inundación sobre la producción de biomasa, coincidiendo los resultados como los del presente trabajo. Otro estudio realizado por Ruiz et al. (2021), que medía la tolerancia a la sequía de *P. notatum* en condiciones de defoliación, durante verano con 2 tratamientos (riego a CC cada 2 días vs cada 7 días), se determinó una caída del 15% de la producción. Si bien el descenso productivo es muy inferior al de este trabajo (que fue de 50%), es coherente ya que no se estudió en condiciones de estrés tan severas. También analizaron la

biomasa de rizomas, que es la estructura que aporta reservas, y observaron un descenso del 10% en el tratamiento más limitante. Esta variable no fue analizada, pero es de esperarse que el descenso sea considerablemente mayor en los tratamientos que sufrieron más estrés.

5.1.2 Producción de biomasa verde

La producción de biomasa verde es de gran importancia ya que está asociada a una mayor calidad nutricional del forraje. La disponibilidad de hojas verdes en la biomasa y la relación verde/seco influyen no solo en el consumo de forraje, sino que también en el tiempo de pastoreo y por tanto en la producción animal (Iacopini, 2009).

Si se observan los resultados en la biomasa producida del componente verde (hojas), se determina que *P. notatum* fue la especie con mayor producción en los niveles más restrictivos de agua, al igual que sucedió con la biomasa total. Esta especie logra producir cantidad considerable de forraje y mantener la calidad en condiciones de agua muy limitantes, lo que le otorga un rol destacado en sistemas productivos, sobre todo en la estación estival, donde ocurren las sequías más severas.

Las especies C3 invernales no lograron producir forraje verde en las condiciones expuestas de máximo estrés (5-10% de agua disponible), por lo cual, la producción de biomasa cosechada fue de forraje en estado de senescencia y, por tanto, con peor calidad y digestibilidad. Por su parte, las especies *A. lateralis* y *P. dilatatum* en estas situaciones de estrés no se diferenciaron de ninguna de las anteriores especies, lo que significa que pueden presentar un comportamiento de buena producción como la observada en *P. notatum*, a una producción nula como la observada en las especies C3. En situaciones sin déficit hídrico (AD igual o mayor a 70%) se destacó la especie *A. lateralis* por la gran cantidad de forraje verde que presentó.

Para cada especie el óptimo para producción de biomasa total y biomasa verde coincidieron en el mismo nivel hídrico. Sin embargo, estas variables tuvieron comportamiento diferente en el nivel de mayor restricción hídrica, ya que la biomasa verde fue nula en todas las especies, mientras que, si hubo forraje total, constituido completamente por material muerto.

5.1.3 Proporción de biomasa verde

Las diferencias entre especies en cuanto a la proporción de biomasa verde se dan a partir de 30% AD, donde las C3 obtuvieron mayor proporción de forraje verde que las estivales. A niveles por encima del 50% de agua en el suelo, las C3 y *A. lateralis* presentaron mayor proporción de verde que las del género *Paspalum*. Esto es una ventaja para las especies C3 dado que el forraje verde presenta una mejor calidad nutritiva por tener más contenido celular al encontrarse en activo crecimiento (Lyons et al., 1996). Esto se asocia a un mayor tamaño de bocado y, por tanto, mejor desempeño animal (Chacon y Stobbs, 1976). Pese a que *P. dilatatum* y *P. notatum* presentan menor proporción de verde aún sin limitantes hídricas, poseen mayor estabilidad en la proporción de forraje verde bajo cualquier nivel de agua disponible en el suelo.

Tanto en las especies C3 como en *A. lateralis*, el máximo de proporción de forraje verde se encontró en el 30% de agua disponible en el suelo, mientras que, para biomasa total y biomasa verde, los valores máximos estuvieron en niveles de 50% AD o mayores. Esto indica que están operando los mecanismos de respuesta a la sequía por parte de las plantas (cierre estomático, ajuste del tamaño celular a la pérdida de turgencia, entre otros), pero a niveles inferiores de 30% AD estos se hacen insostenibles, dando lugar a la fase de agotamiento al estrés hídrico y muerte de las mismas.

5.1.4 PC en la biomasa y por componentes

La hipótesis II se fundamentó en que al aumentar el estrés hídrico, el contenido de PC disminuye por una reducción en la capacidad de absorción y una menor disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a la falta de humedad (He y Dijkstra, 2014). A su vez, las deficiencias de agua y N pueden disminuir el IAF máximo y la vida media foliar (VMF), afectando la intercepción de radiación y eficiencia de conversión (Nabinger, 1996). Se reducen la clorofila y la rubisCO, lo que reduce la tasa fotosintética y la concentración de fotoasimilados en la planta (Nabinger, 1996). Sin embargo, en este experimento, la concentración de N en la biomasa aumentó en las condiciones de mayor estrés hídrico (salvo en *P. notatum*), por lo cual la hipótesis fue rechazada.

Como se pudo observar, las especies, sufrieron un descenso productivo debido al estrés hídrico, pero presentaron el N más concentrado en estas condiciones. Esto puede explicarse por el efecto de dilución, que indica que la

concentración de PC y digestibilidad de la biomasa disminuye con el crecimiento y desarrollo de las plantas (Lemaire y Belanger, 2019). *P. notatum* fue la única especie en la cual no hubo efecto del nivel de agua en el contenido de PC.

Con respecto al porcentaje de PC según la proporción de componentes de la biomasa, se esperaba que a mayor contenido de hojas verdes, el nivel de PC aumentara por una mayor concentración de componentes metabólicos, y por tanto, que al aumentar el contenido de restos secos (menor relación verde/seco) el nivel de PC disminuyera. Sin embargo, si se observa el Cuadro 3 las relaciones presentes fueron inversas. Esto evidencia una vez más que el efecto de dilución es mayor al de los componentes metabólicos, ya que el nitrógeno que estas plantas pudieron absorber queda menos concentrado por unidad de forraje.

Las plantas previo al experimento estaban en condiciones de agua no limitante, por lo cual pudieron crecer, pero en cuanto el déficit hídrico comenzó a operar, detuvieron el crecimiento y luego se secaron. El nitrógeno que tenían inicialmente quedó acumulado en la biomasa muerta, no llegó a redistribuirse a la planta y tampoco se dieron condiciones que promovieran la mineralización. Por lo cual, si bien a mayor biomasa seca las plantas tienen más PC, esta relación esconde el factor nivel hídrico, que afecta no solo el contenido de proteína, sino que también el de la producción de biomasa y la relación entre los distintos componentes. Por tanto, en otras condiciones experimentales estas relaciones pueden ser diferentes, tal como fue el caso del estudio realizado por Núñez et al. (2022), con niveles de nitrógeno más restrictivo y en condiciones a campo, donde se observó que el aumento del déficit hídrico disminuyó los niveles de proteína en planta.

Otro factor que pudo acompañar al efecto de dilución es que las plantas en situaciones de déficit hídrico suelen producir más biomasa radicular en detrimento de la biomasa aérea, para lograr obtener más agua y por tanto, puede mejorar la absorción de nutrientes de forma relativa (Sánchez Díaz y Aguirreola, 2008a).

P. notatum en los niveles más altos de agua disponible (70 y 90%) tuvo mayor contenido de PC que las demás especies estivales. Esta especie es reconocida por su alto valor nutritivo, buen contenido de N y elevada relación hoja/tallo (Juárez y Bolaños, 2007). Un estudio realizado por estos autores, que tenía como objetivo determinar los coeficientes de dilución de diversas especies tropicales, comprobó que esta especie fue una de las que presentó menor

reducción en el contenido de PC con el incremento de la producción de biomasa. Esto tiene una gran importancia ya que especies que presentan menor dilución logran tener una calidad aceptable a mayor volumen y desarrollo del forraje. Este comportamiento diferente a las demás especies puede estar explicado por la presencia de rizoma, que puede actuar como fuente o fosa de nutrientes según la situación.

El nivel de PC fue mayor en las especies de metabolismo C3 en todos los niveles hídricos, esto puede explicarse porque poseen menos pared celular, más proporción de tejidos rápidamente digestibles con mayor concentración de N que las especies C4, debido a factores intrínsecos de sus metabolismos fotosintéticos (Iacopini, 2009). Generalmente las especies C4 tienen en sus hojas menor proporción de mesófilo con menor concentración de N (Marichal et al., 2007). Las especies C3, junto a *A. lateralis*, fueron las que presentaron mejores valores de proporción de forraje verde en los niveles que se dio la mayor producción de forraje total, es decir que lograron mantener elevada la relación hoja/tallo pese al mayor incremento y desarrollo de la biomasa. Esto explica los mayores valores en proteína en los niveles altos de agua disponible (aunque no se observó en *A. lateralis*), debido a que en las hojas es donde se encuentra el mayor contenido de proteína (Gates et al., 2001).

5.2 FASE II: RESILIENCIA A LA SEQUÍA

5.2.1 Producción de biomasa total

Para la mejor comprensión de la severidad del déficit hídrico, se realizó la fase de rehidratación, con el objetivo de cuantificar los daños en la producción luego de una sequía. Por tanto, se debe relacionar la producción obtenida en la primera fase en cada nivel hídrico con la producción después del período de rehidratación. Siguiendo esto, se pudo observar que las especies que mejor toleraron el estrés y que lograron una producción más estable, son las que obtuvieron una mejor recuperación posterior al déficit hídrico; es decir, que lograron mayor producción en los niveles más restrictivos de agua disponible durante el evento estresante, pero también se recuperaron y reiniciaron su crecimiento antes. Por lo tanto, se confirma la hipótesis planteada I-b, que mencionaba que las especies más resistentes al estrés hídrico son las que tienen mayor capacidad de recuperarse luego del mismo.

La especie que presentó mayor estabilidad en todos los niveles fue *P. notatum*, y es la única especie que logró producir y recuperarse completamente después de haber sufrido un estrés severo (nivel hídrico de 5% de agua disponible). Es decir que las plantas de esta especie podrán haber sufrido cambios como reducción de la superficie foliar, ajustes osmóticos, disminución de la relación biomasa aérea/radicular, y aumento de tejidos más rígidos (Vila, 2011) que contribuirán a su sobrevivencia y recuperación. Para las demás especies, en los niveles de 5 y de 10% de agua disponible, donde el estrés hídrico fue severo, la producción estuvo comprometida luego de la rehidratación, por lo cual se puede afirmar que los daños fueron permanentes. De todas formas, las especies C4 tuvieron un mejor comportamiento (aunque estadísticamente no fue significativo) que las C3 en el nivel de 10% de agua disponible en el suelo.

En las situaciones en las que el estrés fue menor, o inexistente (por encima del 50% de agua en el suelo), las especies invernales lograron una producción superior a todas las especies estivales, contrariamente a lo sucedido en la primera fase. Esto probablemente sea explicado por las condiciones climáticas en las cuales se desarrolló una y otra fase, ya que las temperaturas de la segunda fase (19°C temperatura del aire promedio según GRAS), son más favorables que las de la primera (23,5°C temperatura del aire promedio según GRAS) para especies invernales. En esta fase *B. auleticus* logró producciones muy similares a *F. arundinacea*.

Un estudio realizado por Ruiz et al. (2021), demostró que plantas no defoliadas (como es el caso de este experimento), sufren una reducción en la biomasa radicular al exponerse a un estrés hídrico. Si esta reducción es importante, puede ocasionar dificultades para el rebrote en las nuevas condiciones de rehidratación, lo que puede explicar en parte el porqué de los daños permanentes en las situaciones más limitantes. Las plantas que no lograron recuperarse debieron alcanzar el punto de marchitez permanente en la primera fase, y por debajo de este nivel, las raíces se encuentran imposibilitadas para extraer agua del suelo, por lo cual no logran recuperar la turgencia al ser rehidratadas (Carámbula y Terra, 2000).

En *F. arundinacea*, se percibió una disminución de la biomasa a partir de 70% de agua disponible en el suelo en la primera fase y en *B. auleticus* a partir del 50%, pero el estrés sufrido no ocasionó daños permanentes en la planta y por tanto pudieron recuperarse completamente hasta el nivel de 30% de agua

disponible en el suelo. Sin embargo, por debajo de este nivel, el efecto del déficit fue irreversible. En las especies C4, el estrés en *A. lateralis* se dio a partir del 70% de agua disponible en el suelo, pero los daños ocasionados se pudieron revertir completamente hasta el nivel de 30%. En *P. dilatatum* la producción comenzó a ser limitada a partir de 30% de disponibilidad de agua y por debajo de este nivel ya los daños fueron permanentes en la fase de resiliencia. En el caso de *P. notatum* los diferentes niveles de estrés hídrico generados en este experimento fueron capaces de ser revertidos y lograr producciones similares a las obtenidas sin estrés. Por tanto, se puede concluir que, todas las especies salvo *P. notatum*, tienen un umbral similar de daño permanente en el entorno del 30% de agua disponible. *P. notatum* es, por tanto, la especie que demostró mejor capacidad de resiliencia. Esta estabilidad le confiere gran importancia en los sistemas productivos, ya que frente a condiciones climáticas donde otras especies tienen comportamiento muy errático, esta se mantiene con producción y calidad aceptable (Carámbula y Terra, 2000) y será la especie que reinicie rápidamente la resiliencia post-sequías.

5.2.2 Producción de biomasa verde y su proporción respecto al total

La producción de biomasa verde lograda en la fase de rehidratación tiene una respuesta similar a la producción total en todas las especies. Si se compara con la producción de biomasa verde durante el estrés hídrico, se observa que en el nivel de 30% de agua disponible en el suelo, donde la producción había descendido en todas las especies, las plantas lograron recuperarse y obtener niveles productivos iguales a los obtenidos en los niveles que no sufrieron estrés. En la primera fase, *A. lateralis* fue la especie con mayor producción de biomasa verde en situaciones no limitantes de agua, diferenciándose únicamente de las demás especies C4. En la segunda fase, *A. lateralis* presentó menos producción de forraje verde que las C3, pero sí fue la especie C4 que obtuvo mayores valores de producción de forraje verde.

La recuperación de las plantas se dio en las situaciones donde hubo producción de biomasa verde, ya que esta es fotosintéticamente activa, y al no alcanzar la fase de agotamiento, fueron capaces de recuperarse parcial o totalmente. A su vez, las hojas jóvenes, producidas con el rebrote por la rehidratación, son más activas fotosintéticamente que las hojas más viejas (Rodríguez et al., 2015).

P. notatum, al igual que sucedió con la producción de biomasa total, logró una producción estable de forraje verde en todos los niveles hídricos. Con esto se puede afirmar que los diferentes niveles de estrés hídrico a los que fue sometida esta especie no ocasionaron daños irreversibles y logró mantener un valor nutricional del forraje incluso luego de estar sometida a las condiciones más severas, lo que nuevamente confirma que es la especie que tiene mayor capacidad de resiliencia.

Con respecto a la proporción de tejido verde en relación a la biomasa total, en las especies C3 y en *A. lateralis* la proporción fue cercana a 100% para todos los tratamientos, lo que demuestra que esta variable por sí sola no es un indicador de productividad, ya que ese 100%, en los tratamientos más limitantes de agua, fue calculado en base a niveles productivos de biomasa (total y verde) ínfimos. La proporción de tejido verde, es decir la relación verde/seco, no es afectada irreversiblemente por el déficit hídrico, y la posterior rehidratación es capaz de promover y aumentar la relación. Esto es explicado debido a que la disponibilidad de agua promueve el rebrote de las plantas y todo el tejido nuevo generado es verde. Las plantas que estuvieron menos afectadas por el nivel de agua disponible de la primera fase son las que lograron mayor cantidad de hojas fotosintéticamente activas y por lo tanto, son las que lograron mayor acumulación de reservas. Estas sustancias son usadas al rehidratarse para rebrotar, pero al ser utilizadas, disminuyen considerablemente (Carámbula y Terra, 2000), por lo cual quedan más susceptibles a un nuevo déficit hídrico en el corto plazo.

5.2.3 PC en la biomasa y por componentes

Luego de un estrés hídrico, si se rehidrata el suelo, puede haber mayor mineralización, atribuida a la liberación del N acumulado en la biomasa muerta durante el periodo de sequía (Austin et al. 2004, Borke y Matzner 2009), pudiendo compensar total o parcialmente, la mineralización reducida durante el estrés hídrico (Borke y Matzner, 2009). En general, los efectos negativos producidos por la sequía en la actividad de los microorganismos del suelo y en la absorción de nutrientes por parte de las plantas aumentan a mayor estrés, pero pueden ser revertidos o compensados en parte con eventos de rehidratación siguientes debido a que un rápido aumento del potencial hídrico provoca un choque osmótico microbiano que puede conllevar a lisis de células y por tanto liberación de solutos intracelulares y mayor descomposición de la biomasa muerta (Van Gestel et al. 1993, Borke y Matzner 2009, He y Dijkstra 2014). Por

lo tanto, se esperaba que hubiera más contenido de N en las situaciones de mayor estrés hídrico, pero esto solo se observó en *B. auleticus* y *A. lateralis*. Una explicación de por qué no se observó en otras especies puede ser porque en los niveles más bajos de agua disponible no se obtuvo la suficiente biomasa como para determinar el nivel de proteína. En cambio, se observa una relación lineal negativa entre la biomasa total y la PC, así como para la biomasa verde y PC, es decir que, a mayores valores de biomasa, el contenido de PC disminuye. Cabe destacar, que esto no fue significativo para *P. notatum*. Sin embargo, esto no indica que no haya otro tipo de asociación entre las variables. Tal como indican Frigerio et al. (2016), la disminución del contenido de N puede ser exponencial ante incrementos en la biomasa, presentando cada especie una curva particular en base a sus características morfológicas.

En *B. auleticus* y *A. lateralis*, en los niveles inferiores que hubo producción suficiente para medir la proteína cruda (5 y 10% de agua disponible en el suelo, respectivamente), se observó mayor contenido de PC que en los demás niveles. En las especies restantes el nivel de PC se mantuvo constante para todos los tratamientos evaluados. Se concluye, por lo tanto, que en la fase de recuperación, el nivel hídrico no condicionó la absorción de N, como sí sucede en la fase de sequía.

B. auleticus fue la especie con mayor contenido de proteína cruda para todos los tratamientos. Esto se esperaba ya que, como mencionó Olmos (1993), esta especie tiene un valor nutricional entre 70 y 100% superiores a especies perennes estivales de campo natural y entre 30 y 50% superiores a las perennes invernales estudiadas en sus ensayos.

Considerando las dos fases, se puede determinar que la especie más estable en cuanto al contenido de PC es *P. notatum*, ya que no varió en ninguna de las dos fases ni tratamiento.

En el siguiente cuadro (Cuadro 7) se puede observar los valores promedio de composición de la biomasa para la fase II.

Cuadro 7. Proporción promedio de biomasa verde, tallos verdes y restos secos según especie, fase resiliencia a la sequía.

Especie	Biomasa verde (%)	Biomasa tallo verde (%)	Biomasa restos secos (%)
<i>B. auleticus</i>	96,0	0,0	4,0
<i>F. arundinacea</i>	96,0	0,0	4,0
<i>A. lateralis</i>	96,4	0,1	3,5
<i>P. dilatatum</i>	64,5	23,5	12,0
<i>P. notatum</i>	81,2	8,8	10,0

Al pasar la planta de estado vegetativo a reproductivo, el contenido de tallos aumenta y por tanto, aumentan los carbohidratos estructurales, lignina, celulosa, hemicelulosa y disminuye el nitrógeno proteico (García, 2003). En este caso no se observó relación entre la biomasa de tallos con el contenido de PC (ver Cuadro 5 y 7) debido a que la biomasa presente de tallos fue muy baja o nula. Es de suponer, que si se hubiera obtenido más biomasa de tallos se determinaría una asociación negativa, ya que los tallos presentan tejidos con menor contenido de N que las hojas (Boschini y Amador, 2000). Lo mismo sucede con los restos secos, por lo cual si las muestras fueran mayores sería de esperar una relación negativa, debido a que las hojas senescentes movilizan sus nutrientes hacia estructuras como rizomas, estolones, meristemos y raíces para continuar con el crecimiento vegetativo, por lo cual baja la concentración de PC en el material muerto (Sarath et al. 2014, Sade et al. 2017). En cambio, sí hay suficiente material verde, pero el análisis tampoco pudo determinar linealidad entre las dos variables. Por tanto, el efecto de dilución que fue tan claro en la fase I, en la fase II no se pudo determinar.

Según Minson (1981), el contenido de PC promedio para las especies C3 es 11,7% y para las especies C4 9,2%. Los contenidos de PC promedio obtenidos en este experimento fueron superiores a los citados anteriormente. Para las especies C3 fue de 13,8% PC (16,2% PC para *B. auleticus* y 11,6% para *F. arundinacea*) y para las C4 fue de 10,7% (10,3% en *A. lateralis*, 9,9% en *P. dilatatum* y 12,0% en *P. notatum*). Se mantuvo la superioridad en cuanto al contenido de proteína de las especies C3 respecto las C4, destacándose la especie nativa C3 por su alto nivel.

5.3 SOBREVIVENCIA DE MACOLLOS

La formación de los macollos estuvo más afectada por las condiciones ambientales que por la tasa de aparición de hojas. Si las condiciones inducen un déficit de carbohidratos, estos se destinan a la formación de hojas y no a la formación de macollos (Carámbula, 2002), por lo cual el déficit hídrico puede afectar considerablemente el macollaje. En este sentido, la hipótesis planteada con respecto a la sobrevivencia de macollos (Hipótesis III) fue rechazada ya que efectivamente ocurrió un nivel hídrico en el cual el número de macollos descendió, lo que afectó la recuperación de las plantas en la fase de resiliencia; pero esto no se dio en *P. notatum*.

Cuadro 8. Nivel crítico de agua disponible en el suelo para producción de biomasa y supervivencia de macollos según especie.

Especie	Nivel crítico de agua disponible para producción de biomasa (%)		Nivel crítico de agua disponible para sobrevivencia de macollos (%)
	Fase de resistencia	Fase de resiliencia	
<i>B. auleticus</i>	50	30	30
<i>F. arundinacea</i>	70	30	30
<i>A. lateralis</i>	70	30	30
<i>P. dilatatum</i>	30	30	10
<i>P. notatum</i>	50	5	5

El nivel crítico (NC) representa el contenido de agua disponible en el suelo en el cual se da una caída significativa de la variable en cuestión. En este sentido, en todas las especies, salvo en *P. dilatatum*, el NC de la producción de biomasa de la segunda fase coincide con el NC de la sobrevivencia de macollos (Cuadro 8). Por lo cual, la disminución de la producción por debajo de este nivel, en el cual la planta no se pudo recuperar en la etapa de rehidratación, está explicada por la mortandad de los macollos, ya que el déficit hídrico severo provoca una reducción en la tasa de macollaje y senescencia de estos. En cambio, la producción que desciende entre el NC de la primera fase y de la segunda, se explica por una disminución del tamaño de los macollos, ya que el déficit hídrico produce una reducción en el número de hojas vivas por macollo, reduce la elongación foliar que es el principal componente del tamaño de hojas, incrementa la senescencia de hojas y reduce la vida media foliar (Colabelli et al.,

1998). En *P. dilatatum* los macollos entre 10% y 30% de agua en el suelo posiblemente difirieron en su tamaño, lo que explicaría los cambios productivos de la primera fase. Se concluye entonces que la caída en la producción de forma permanente se debe a la disminución en la población de los macollos, y que en todas las especies nativas en sequías severas (10% de agua disponible) hay una cierta sobrevivencia de los mismos.

Si se analiza los niveles de sobrevivencia en los niveles en los cuales esta no se vio afectada por el nivel hídrico se observa que hay tres grupos: las especies C3 y *A. lateralis* tienen un nivel de sobrevivencia elevado, en un nivel intermedio se encuentra *P. notatum* y por último *P. dilatatum* con niveles de sobrevivencia bastante inferiores. Esto puede deberse a la dinámica de la población de macollos que está determinada en parte por factores genéticos, dependientes de cada especie por la velocidad de macollaje, que depende del número de hojas y por la vida media foliar (Carámbula, 2002).

Las condiciones extremas de déficit hídrico afectan a algunas especies más que a otras, lo cual genera que la tasa de crecimiento relativo de hojas y el número de macollos disminuyera (Laterra, 1992). El déficit hídrico provoca una disminución en el macollaje, aumenta la senescencia de hojas, afecta la tasa de elongación y aparición foliar. Las especies que pueden crecer en estas condiciones, como *P. notatum*, presentan una estructura característica: son más postradas, de baja estatura, con macollaje estable (Nabinger 1999, Couso et al. 2010).

En *F. arundinacea*, que fue la especie que estuvo más condicionada por déficits hídricos severos, Rodríguez et al. (2015) indican que estos pueden generar elevada pérdida de macollos, al punto de comprometer la persistencia de esta especie que se muestra más susceptible frente a otras más adaptadas, como las nativas, que ganan espacio en pasturas y cultivos en estas condiciones.

5.4 EVAPOTRANSPIRACIÓN DIARIA

La hipótesis IV-a fue rechazada, ya que, si bien la evapotranspiración se incrementó ante aumentos en el contenido de agua disponible en el suelo, pero no fue superior en las especies C3 independientemente del nivel de restricción hídrica. Las especies presentaron mayores diferencias entre ellas conforme aumentó el contenido de agua en el suelo.

La evapotranspiración es conformada por la evaporación y transpiración, bajo las condiciones del ensayo cada unidad experimental presentó una cobertura vegetal completa y viva en los niveles hídricos menos restrictivos, por lo cual más del 90% de la ET ocurrió como transpiración (Allen et al., 2006).

El menor consumo de agua diario en todas las especies bajo las condiciones más limitantes de agua disponible en el suelo es explicado por una baja energía potencial de la misma, dado que esta es retenida con mayor fuerza por las partículas del suelo; lo que conlleva a una menor extracción de agua por parte de las plantas (Allen et al., 2006).

Si bien en el contenido de agua disponible más restrictivo (5%) ninguna especie presentó diferencias significativas; en el tratamiento siguiente (10% AD) *P. notatum* presentó la mayor ET, mientras que las demás especies mantuvieron el consumo de agua respecto al nivel hídrico inferior. Bajo este nivel hídrico la evaporación se encuentra restringida debido a la gran retención que posee el agua por parte del suelo, por lo cual, la diferencia en esta especie se explica por la transpiración ya que la misma logra una mayor producción de biomasa verde, que es fotosintéticamente activa. Por otro lado, a contenidos hídricos intermedios (50% AD), *B. auleticus* presentó la mayor evapotranspiración y en el nivel de mayor agua disponible (90% AD) la especie con mayor consumo de agua diario fue *F. arundinacea*, seguida por *B. auleticus*, y dentro de las especies C4, que presentaron menor ET, se diferenció *P. notatum* con un menor consumo de agua diario. Estas diferencias entre especies en ajuste del consumo de agua a un mismo contenido hídrico del suelo se deben a respuestas diferenciales en el control estomático, la posición y el número de los mismos; así como la resistencia por parte de la cutícula (Allen et al., 2006).

5.5 CONSUMO DE AGUA POR UNIDAD PRODUCIDA DE FORRAJE

En este experimento se estimó el consumo de agua por unidad de forraje producido. En este sentido, las especies que consumen menos agua por unidad de forraje son consideradas como las más eficientes en el uso del agua, ya que requieren menos volumen de agua para producir una unidad de biomasa (Micucci, 2008).

La hipótesis planteada con respecto al uso del agua (IV – b) fue aceptada, ya que las especies C4 son más eficientes en el uso del agua. Estas diferencias entre especies fueron mayores en las condiciones de agua limitante y la eficiencia aumentó en condiciones de mayor agua disponible.

La transpiración es el proceso que determina el mayor consumo de agua, por lo cual, en condiciones de déficit hídrico, el agua se destinará fundamentalmente a cumplir este proceso. Si el agua es insuficiente, y la transpiración es mayor a la absorción, se produce un estrés en la planta que afecta la división y expansión celular, por tanto, al crecimiento y desarrollo (Carámbula y Terra, 2000). Esto explica la menor eficiencia en el uso del agua ante los niveles hídricos más restrictivos. Sin embargo, se debe de tener presente que, la transpiración depende además de otras variables climáticas como: radiación, temperatura, y viento; manejo y condiciones ambientales y factores del cultivo (Sawchik, 2012).

En las plantas, la producción de biomasa y el gasto de agua por transpiración ocurren de forma simultánea, y la entrada de CO₂ y salida de agua ocurren a través de la misma vía: los estomas (Medrano et al., 2007). Las especies C4 tienen alta capacidad fotosintética y mayor eficiencia en el uso del agua en condiciones de alta temperatura y restricción hídrica (Bernardis et al. 2017, Uliarte et al. 2014), tal como fue demostrado en este experimento. Esta eficiencia está relacionada con el tiempo de apertura, cierre y resistencia de los estomas ya que las especies C4 debido a su metabolismo logran captar más cantidad de CO₂ por unidad de agua transpirada (Micucci, 2008).

En la fase I la especie con mayor consumo de agua por unidad producida de forraje fue *B. auleticus*, seguida por *F. arundinacea*. Las especies C4 tuvieron menor consumo, y de estas la que tuvo mayor fue *A. lateralis*. En la segunda fase, de resiliencia, los resultados fueron similares, el mayor consumo lo presentó *B. auleticus*, luego *F. arundinacea* y las especies C4 fueron las que tuvieron menor consumo, pero en esta fase no se diferenciaron entre sí. Además, las variaciones entre especies fueron menores y en todas disminuyó el consumo por unidad producida, por lo cual, se determina que en la fase de resiliencia aumentó la eficiencia en el uso de agua.

Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2008a) señalan que, en general, la eficiencia en la ET de las especies C4 es el doble de las especies C3. Los resultados de este trabajo son coherentes con lo mencionado por los autores ya

que esta variable en *B. auleticus* es un 44% superior al de *A. lateralis* y un 54% al promedio de las demás especies C4, para la fase de resistencia a la sequía. Mientras que para la fase de resiliencia fue un 40% superior al promedio de todas las especies C4.

El consumo de agua para todas las especies fue mayor en los niveles más restrictivos en la primera fase. En cambio, en la segunda, sólo se diferenció el nivel de 5% de AD con los demás, siendo este tratamiento el que presentó menor consumo de agua.

Según Carámbula y Terra (2000), las especies nativas por selección natural han evolucionado en las condiciones ambientales de Uruguay, permitiendo que desarrollen un balance óptimo entre la producción de materia seca y la utilización de agua. Esto se pudo observar en las especies C4, pero no sucedió en *B. auleticus*, que tuvo un peor balance entre uso de agua y producción que *F. arundinacea*. Si bien *F. arundinacea* tuvo mayor ET que *B. auleticus* a contenidos de AD del 90% (Cuadro 6), si se comparan las pérdidas de agua con respecto a la producción lograda (Figura 17), es menos eficiente esta última. *B. auleticus* presenta una estrategia más conservadora frente al estrés hídrico, ya que limita su producción para conservar el agua y tener mayor resistencia, por lo cual en el balance resulta menos eficiente.

Estas especies invernales, sobre todo en la fase I, estuvieron expuestas a temperaturas de 30°C en promedio, la cual según Labarthe y Pelta (2009) se encuentra en el límite mayor del óptimo (entre 15 y 30°C), siendo esto una gran desventaja frente a las C4 (cuyo óptimo es 30-45°C). En la fase II, se minimizan las diferencias por las mejoras en las condiciones ambientales: mayor nivel de agua disponible y temperaturas más bajas, acorde a los requerimientos de las especies invernales.

En la fase de resiliencia, las plantas que fueron más eficientes en el uso del agua fueron las que sufrieron estrés más severo en la primera etapa (5% AD), pero si se observa la producción de biomasa total se aprecia que la única especie que produjo forraje en este nivel fue *P. notatum*, por lo cual es la única especie que transpiró. Esta especie, como se expresó anteriormente, es una C4 estival nativa, lo que le confiere gran eficiencia en el uso de agua frente a otras, pudiendo ser el factor que esté incidiendo en determinar el menor consumo en ese tratamiento. A su vez, esta especie podría presentar algún ajuste metabólico que aumente la eficiencia al producir los primeros rebrotes con la rehidratación.

6 CONCLUSIONES

Las especies que presentaron mayor producción de forraje en condiciones de sequía fueron *P. dilatatum* y *P. notatum*; *B. auleticus* tuvo un comportamiento intermedio, y las menos resistentes fueron *F. arundinacea* y *A. lateralis*.

P. notatum obtuvo mayor producción de biomasa verde en las condiciones más restrictivas de agua disponible en el suelo. Junto a *P. dilatatum* poseen mayor estabilidad en la proporción de forraje verde ante la variación de disponibilidad hídrica.

La especie que mostró mayor capacidad de resiliencia fue *P. notatum*, la cual se recuperó completamente en todos los niveles de estrés previo logrando la mayor sobrevivencia de macollos en los niveles hídricos más bajos.

La única especie que no modificó su contenido de PC en distintas condiciones hídricas del suelo fue *P. notatum*. En las demás especies, los contenidos fueron mayores ante niveles hídricos más bajos debido al efecto dilución.

La especie con mayor evapotranspiración diaria en la fase de estrés fue *F. arundinacea*, y la siguió *B. auleticus*, pero esta última fue la que presentó mayor consumo de agua por unidad de forraje producido durante la fase de estrés.

Sería importante continuar la investigación en condiciones de campo, durante varios años, para observar el comportamiento de estas especies en competencia con otras que conforman el campo natural, y así determinar la capacidad de sobrevivencia y producción para promover las especies más adaptadas, que permitan hacer frente a los déficits hídricos que podrían ser más frecuentes.

7 RESUMEN

El campo natural es una importante fuente de biodiversidad y la principal base forrajera para la producción de carne en Uruguay. En un contexto de mayor variabilidad climática, es importante promover especies que se adapten a estas condiciones. Se instaló un experimento bajo condiciones controladas en invernáculo de vidrio, que dio inicio el 07/01/2021 y culminó el 01/05/2021, en INIA Tacuarembó, Uruguay. El objetivo fue evaluar la resistencia a la sequía y la capacidad de recuperación posterior (resiliencia), en especies nativas y exóticas: con metabolismo C3 (*Bromus auleticus*, *Festuca arundinacea*) y C4 (*Andropogon lateralis*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*). Se utilizó de diseño experimental un DCA (diseño completamente al azar), con 6 tratamientos por especie, donde cada uno se asoció a un determinado nivel de disponibilidad hídrica (5, 10, 30, 50, 70 y 90% de agua disponible – AD - en el suelo) y 4 repeticiones por tratamiento. El experimento se dividió en dos fases: fase I de resistencia a la sequía, donde las plantas eran sometidas a los distintos niveles de AD, y fase II de resiliencia a la sequía, donde todos los tratamientos fueron llevados a un mismo nivel de disponibilidad hídrica (75% de AD). Se cuantificó la producción de biomasa total, forraje verde, contenido N y proteína cruda (PC), consumo de agua en las dos fases experimentales, evapotranspiración diaria (ET) para la fase de resistencia a la sequía, y la sobrevivencia de macollos al final del experimento. Las especies más resistentes a la sequía fueron *P. dilatatum* y *P. notatum*, siguió *B. auleticus*, mientras que las menos resistentes fueron *F. arundinacea* y *A. lateralis*, medido tanto en producción de biomasa total como en forraje verde. Bajo AD bajas el contenido de PC fue mayor en todas las especies, salvo en *P. notatum*, el cual no varió según el agua disponible. La especie más resiliente al estrés hídrico fue *P. notatum*, tanto en producción de biomasa como en número de maollos vivos. La ET observada fue mayor en *F. arundinacea* y en segundo lugar en *B. auleticus*; sin embargo, esta última fue menos eficiente en el consumo de agua por unidad de forraje producido. Las especies C4 presentaron valores para las dos variables.

Palabras claves: sequía, resistencia, resiliencia, metabolismo C3, metabolismo C4

8 SUMMARY

Native grasslands are an important source of biodiversity as well as the main forage basis for meat production in Uruguay. Within a context of increasing climatic variability, it is important to promote species capable of adapting to these conditions. An experiment was carried out under controlled conditions in a glass greenhouse, which began on 7th January 2021 and ended on 1st May 2021 at INIA Tacuarembó, Uruguay. The objective was to evaluate the drought resistance and post-drought resilience capacity in both native and exotic species: with C3 (*Bromus auleticus*, *Festuca arundinacea*) and C4 metabolisms (*Andropogon lateralis*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*). A completely randomised design was used with 6 treatment per species, where each of them was associated with a certain soil water availability (5, 10, 30, 50, 75, 90 % of SWA) and 4 replicates per treatment. The experiment was divided into two phases: Phase I of drought resistance, in which plants were exposed to the different SWA levels, and Phase II of drought resilience, in which all treatments were exposed to the same level of SWA (75%). Total biomass, green forage, N and crude protein (CP) contents, water consumption in both phases, daily evapotranspiration (ET) during the drought resistance phase and tillers' survival at the end of the experiment were quantified. The most drought resistant species were *P. dilatatum* and *P. notatum*, followed by *B. auleticus*, while the least resistant were *F. arundinacea* and *A. lateralis*, measured both in biomass production and green forage. Under low SWA, CP content was greater in all species except for *P. notatum*, which did not vary with different AD levels. The most drought resilient species was *P. notatum*. Greatest ET was observed in *F. arundinacea*, followed by *B. auleticus*; however, the latter was less efficient in water consumption per forage production unit. C4 species presented the least values for both variables.

Keywords: drought, resistance, resilience, C4 metabolism, C3 metabolism

9 BIBLIOGRAFÍA

1. Akin, D.; Burdick, D. 1975. Percentage of tissue types in tropical and temperate grass leaf blades and degradation of tissues by rumen microorganism. *Crop Science*. 15(5): 661 – 668.
2. Allen, R. G.; Pereira, L. S.; Raes, D.; Smith, M. 2006. Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. (en línea). Roma, FAO. 298 p. (Estudio FAO. Riego y Drenaje no. 56). Consultado 5 oct. 2022. Disponible en <https://www.fao.org/3/x0490s/x0490s.pdf>
3. Andrade, B. O.; Marchesi, E.; Burkart, S.; Setubal, R. B.; Lezama, F.; Perelman, S. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grassland. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 188(3): 250 – 256.
4. Arce, M.; Fernández, P.; Riccetto, S. 2013. Respuesta estival de *Festuca arundinacea*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Pennisetum purpureum* cv *Mott* al riego suplementario. (en línea). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 97 p. Consultado 14 abr. 2021. Disponible en <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/1721/1/3849arc.pdf>
5. Austin, A. T.; Yahdjian, L.; Stark, J. M.; Belnap, J.; Porporato, A.; Norton, U.; Ravetta, D. A.; Schaeffer, S. M. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*. 141(2): 221 – 235.
6. Bacon, C. 1993. Abiotic stress tolerance (moisture, nutrients) and photosynthesis in endophyte-infected tall fescue. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 44(1): 123 – 141.
7. Baethgen, W. E.; Terra, R. 2010. El riego en un clima cambiante. (en línea). In: Seminario Internacional Potencial del Riego Extensivo en Cultivos y Pasturas (1º., 2010, Paysandú). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 1 – 18.

Consultado 14 abr. 2021. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/11827/1/Baethgen-W.-2010.pdf>

8. Bartaburu, D.; Morales, H.; Dieguez, F.; Lizarralde, C.; Quiñones, A.; Pereira, M.; Molina, C.; Montes, E.; Modernel, P.; Taks, J.; de Torres, M. F.; Terra, R.; Cruz, G.; Astigarraga, L.; Picasso, V. 2013. Sensibilidad y capacidad adaptativa de agroecosistemas frente a los efectos del cambio climático. In: Oyhantcabal, W.; Sancho, D.; Galván, M. eds. Clima de cambios: nuevos desafíos de adaptación en el Uruguay. Montevideo, FAO. pp. 103 – 133.
9. Belmhaja, M.; Risso, D. F. 2006. Cultivares de forrajeras seleccionados, evaluados y liberados para areniscas. In: Belmhaja, M.; Pittaluga, O. eds. 30 Años de investigación en suelos de areniscas INIA Tacuarembó. Montevideo, INIA. pp. 39 – 55. (Serie Técnica no. 159).
10. Beltrame, C. 2004. Respostas ecofisiológicas de *Andropogon lateralis* nees subsp. *lateralis* (capim-caninha): variação ecotípica ou plasticidade fenotípica? Tesis Mag. Ecología. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências. 85 p. Consultado 04 abr. 2022. Disponible en <https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/13605/000637467.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
11. Bernardis, A.; Villafañe, R.; Pellerano, R.; Marchevky, E. 2017. Perfil mineral en los pastizales de *Andropogon lateralis* y *Sorghastrum setosum* (Gramineae) en Corrientes, Argentina. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. 49(2): 203 – 217.
12. Berreta, E. J. 1997. Producción de pasturas naturales en el Basalto: características de las principales especies de estos suelos. In: Carámbula, M.; Vaz Martins, D.; Indarte, E. eds. Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. 2a. ed. Montevideo, INIA. pp. 13 – 18. (Serie Técnica no. 13).

13. Bilenca, D.; Miñarro, F. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal, AVPs, en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Buenos Aires, Fundación Vida Silvestre. 352 p.
14. Borken, W.; Matzner, E. 2009. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology*. 15(4): 808 – 824.
15. Boschini, C.; Amador, A. L. 2000. Calidad nutricional de la planta de sorgo negro *Sorghum alnum* para alimentación animal. *Agronomía Mesoamericana*. 11(2): 79 – 84.
16. Burson, B.; Watson, V. 1995. Forages: an introduction to grassland agriculture. *In*: Barnes, R. ed. Bahiagrass, dallisgrass and other paspalum species. Ames, Iowa State University. pp. 431 – 440.
17. Carámbula, M. 1996. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Hemisferio Sur. 524 p.
18. _____. 2000. Cultivares forrajeros: el primer insumo de una pastura. Montevideo, INIA. 59 p. (Boletín de Divulgación no. 71).
19. _____.; Terra, J. A. 2000. Las sequías: antes, durante y después. Montevideo, INIA. 133 p. (Boletín de divulgación no. 74).
20. _____. 2002. Pasturas y forrajes. Vol. 1: potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. 400 p.
21. _____. 2004. Pasturas y forrajes. Vol. 3: manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Hemisferio Sur. 413 p.
22. Castro, M.; Stewart, S.; Pereyra, S.; Morales, X.; Cardozo, V. 2020. *Festuca arundinacea*. *In*: INASE (Instituto Nacional de Semillas, UY); INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, UY). Resultados experimentales de la evaluación nacional de cultivares de especies forrajeras: anuales, bianuales y perennes: período 2020. (en línea). Colonia. pp. 45 – 57. Consultado 16 abr. 2021. Disponible en http://www.inia.org.uy/convenio_inase_inia/Evaluacion_EF/Ano_2020/PubForrajerasPeriodo2020.pdf

23. Chacón, E.; Stobbs, T. H. 1976. Influence of progressive defoliation of a grass sward on the eating behavior of cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*. 27(5): 709 – 727.
24. Colabelli, M.; Agnusdei, M.; Mazzanti, A.; Labreveux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. (en línea). Argentina, s.e. s.p. Consultado 10 abr. 2022. Disponible en https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pastoreo%20sistemas/01-proceso_crecimiento.pdf
25. Condón, F.; Jaurena, M.; Reyno, R.; Otaño, C.; Lattanzi, F. A. 2017. Spatial analysis of genetic diversity in a comprehensive collection of the native grass *Bromus auleticus* Trinius (ex Nees) in Uruguay. *Grass and Forage Science*. 72(4): 723 – 733.
26. Cortelezzi, A.; Mondelli, M. 2014. Censo general agropecuario 2011: interpretación de los principales resultados y cambios observados. *Anuario OPYPA*. 2011: 471 – 490.
27. Couso, L. L.; Gatti, M. L.; Cornaglia, P. S.; Schrauf, G. E.; Fernández, R. J. 2010. Are more productive varieties of *Paspalum dilatatum* less tolerant to drought? *Grass and Forage Science*. 65(3): 296 – 303.
28. Da Rocha, N. S.; Veetil, B. K.; de Carvalho, C. M.; Käfer, P. S.; Diaz, L. R.; Rolim, S. B. A.; Cruz, R. C. 2021. Potential impacts of air temperature rise in the hydric balance of Brazilian Pampa biome. *Acta Geophysica*. 69(4): 1427 – 1445.
29. Durán, A. 2000. Propiedades hídricas de los suelos. Montevideo, Facultad de Agronomía. 86 p.
30. Elmi, A.; West, C. 1995. Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment and drought recovery of tall fescue. *New Phytologist*. 131(1): 61 – 67.
31. Farooq, M.; Hussain, M.; Wahid, A.; Siddique, K. 2012. Drought stress in plants: an overview. *In*: Aroca, R. ed. *Plant responses to*

drought stress: from morphological to molecular features. Berlin, Springer. pp. 1 – 33.

32. Fierer, N.; Schimel, J. P. 2002. Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry*. 34(6): 777 – 787.
33. Fischer, R. A. 1981. Optimizing the use of water and nitrogen through breeding of crops. *Plant and Soil*. 58(1): 249 – 278.
34. Formoso, F.; Allegri, M. 1984. Gramíneas Perennes en el Noreste. Montevideo, CIAAB. 37 p. (Miscelanea no. 56). Consultado 15 set. 2021. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/6892/1/CIAAB.1984.Miscelanea-no.56.pdf>
35. _____. 2010. *Festuca arundinacea*, manejo para producción de forraje y semillas. Montevideo, INIA. 192 p. (Serie Técnica no. 182).
36. Frigerio, K. L.; Blanco, E. M.; Privitello, J. M. L.; Panza, A. A.; Frasinelli, C. A. 2016. Curva de dilución e índice de nutrición nitrogenada para *Digitaria eriantha* cv. Irene bajo diferentes regímenes de agua y nitrógeno. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*. 42(2): 175 – 185.
37. García, J. 2003. Crecimiento y calidad de gramíneas forrajera en La Estanzuela. Montevideo, INIA. 40 p. (Serie Técnica no. 133).
38. _____.; López, I.; Cranston, L.; Donaghy, D.; Kemp, P. 2021. The growth response of pasture brome (*Bromus valdivianus* Phil.) to defoliation frequency under two soil-water restriction levels. (en línea). *Agronomy*. 11(2): e300. Consultado oct. 2022. Disponible en <https://doi.org/10.3390/agronomy11020300>
39. García, M. V.; Balatti, P. A.; Arturí, M. J. 2007. Genetic variability in natural populations of *Paspalum dilatatum* Poir. analyzed by means of morphological traits and molecular markers. (en línea). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 54(5): 935 – 946. Consultado 24 may. 2022. Disponible en

http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/130747/Documento_completo.pdf?sequence=1

40. García Petillo, M.; Puppo, L.; Hayashi, R.; Morales, P. 2017. Metodología para determinar los parámetros hídricos de un suelo a campo. Montevideo, Facultad de Agronomía. 10 p.
41. Gastal, F.; Belanger, G.; Lemaire, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*. 70(5): 437 – 442.
42. Gates, R. N.; Mislavy, P.; Martin, F. G. 2001. Herbage accumulation of three bahiagrass populations during the cool season. *Agronomy Journal*. 93(1): 112 – 117.
43. Ghannoum, O.; Evans, J. R.; von Caemmerer, S. 2011. Nitrogen and water use efficiency in C4 plants. In: Raghavendra, A. S.; Safe, R. F. eds. *C4 photosynthesis and related CO2 concentrating mechanisms*. Dordrecht, Springer. pp. 129 – 146.
44. Gibson, D. J.; Newman, J. A. 2001. *Festuca arundinacea* Schreber (F. *elatior* L. ssp. *arundinacea* (Schreber) Hackel). (en línea). *Journal of Ecology*. 89(2): 304 – 324. Consultado 5 ene. 2022. Disponible en <https://www.jstor.org/stable/3072204>
45. Giorello, D.; Do Canto, J.; Porcile, V.; De Barbieri, I.; Soares de Lima, J. M.; Montossi, F.; Rossi, C.; Maranges, F.; Reyno, R. 2021. *Paspalum notatum* INIA Sepé: una gramínea nativa de alta productividad y persistencia. (en línea). *Revista INIA Uruguay*. no. 66: 51 – 54. Consultado 14 abr. 2021. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/16007/1/Revista-INIA-66-Setiembre-2021-14.pdf>
46. Graff, P. 2012. Potencial hídrico. (en línea). Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. 1 p. Consultado 31 ago. 2022. Disponible en <https://www.agro.uba.ar/users/batista/EE/papers/potencial%20hidrico.pdf>
47. Hacker, J. B.; Mahadevan, P.; Reid, R. L.; Jung, G. A.; Mannedtje, L. T.; Weston, R. H.; Vercoe, J. E.; Frisch, J. E.; Burns, J. C. 1981.

Nutritional limits to animal production. In: International Symposium (1981, St. Lucia, Queensland, Australia). Proceedings. Slough, Commonwealth Agricultural Bureaux. pp. 497 – 509.

48. Handmer, J.; Honda, Y.; Kundzewicz, Z. W.; Arnell, N.; Benito, G.; Hatfield, J.; Mohammad, A.; Peduzzi, P.; Wu, S.; Sherstyukov, B. 2012. Changes in impacts of climate extremes: human systems and ecosystems. In: Fields, C. B.; Barros, V.; Stocker, T. F.; Qin, D.; Dokken, D. J.; Ebi, K. L.; Mastrandrea, M. D.; Mach, K. J.; Plattner, G. K.; Allen, S. K.; Tignor, M.; Midgley, P. M. eds. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 231 – 290.
49. He, M.; Dijkstra, F. 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis. *New Phytologist*. 204(4): 924 – 931.
50. Howden, S. M.; Soussana, J. F.; Turbiello, F. N.; Chhetri, N.; Dunlop, M.; Meinke, H. 2007. Adapting agriculture to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104(50): 19691 – 19696.
51. Huston, J. E.; Pinchak, W. E. 1991. Range animal nutrition. In: Heitschmidt, R.; Stuth, J. eds. *Grazing management an ecological perspective*. Portland, Timber Press. s.p.
52. Iacopini, M. L. 2009. Caracterización y respuesta de la paja colorada (*Andropogon lateralis* Nees) a diferentes momentos, frecuencias e intensidades de defoliación. (en línea). Tesis de Mag. Producción Animal. Balcarce, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 93 p. Consultado 06 abr. 2022. Disponible en https://repositorio.inta.gob.ar/xmlui/bitstream/handle/20.500.12123/7351/INTA_CREntreRios_EEAConcepciondelUruguay_lacopini_ML_Caracterizacion_y_respuesta_de_la_paja_colorada.pdf?sequence=1&isAllowed=y

53. Jaurena, M.; Baptista, R.; Durante, M.; De Brum, F.; Llovet, P. 2021. El canutillo: de un problema de manejo a una oportunidad para intensificar la ganadería en campo natural. (en línea). Revista INIA Uruguay. no. 66: 55 – 58. Consultado 25 may. 2022. Disponible en <http://inia.uy/Publicaciones/Documentos%20compartidos/Revista-INIA-66-Setiembre-2021-15.pdf>
54. Juárez, J.; Bolaños, E. D. 2007. Las curvas de dilución de la proteína como alternativa para la evaluación de pastos tropicales. (en línea). Universidad y Ciencia. 23(1): 81 – 90. Consultado 01 abr. 2022. Disponible en <http://ri.ujat.mx/bitstream/20.500.12107/1339/1/-312-249-A.pdf>
55. Judd, B. 1975. New world tropical forage grasses and their management. World Crops. 27(3): 113 – 117.
56. Labarthe, F.; Pelta, H. 2009. Introducción básica a la fotosíntesis y características de especies forrajeras megatérmicas. (en línea). Argentina, s.e. s.p. Consultado 02 abr. 2022. Disponible en https://produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas_cultivadas_megatermicas/143-caracteristicas_forrajeras_megatermicas.pdf
57. Lambers, H.; Chapin, F. S.; Pons, T. L. 2008. Plant physiological ecology. 2a. ed. New York, Springer. 605 p.
58. Latterra, P. 1992. Plasticidad fenotípica y dinámica poblacional de dos gramíneas perennes, *Paspalum dilatatum* poir. y *Sporobolus indicus*, (L.) R. Br., en relación a variaciones espaciales y temporales del ambiente. (en línea). Tesis de Dr. Ciencias Biológicas. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 125 p. Consultado 10 abr. 2022. Disponible en https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n2542_Latterra.pdf

59. Lemaire, G.; Belanger, G. 2019. Allometries in plants as drivers of forage nutritive value: a review. (en línea). Agriculture. 10(1): e5. Consultado oct. 2022. Disponible en <https://www.mdpi.com/2077-0472/10/1/5>
60. López, F. Y. 2000. Relaciones hídricas en el continuo agua-suelo-planta-atmosfera. (en línea). Cali, Universidad Nacional de Colombia. 88 p. Consultado 10 abr. 2022. Disponible en <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/51905>
61. Loreti, J.; Oesterheld, M.; León, J. C. R. 1994. Efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre Paspalum dilatatum, un pasto nativo de la Pampa Deprimida. (en línea). Ecología Austral. 4(1): 49 – 58. Consultado 05 abr. 2022. Disponible en <https://populationecol.tripod.com/paper3.pdf>
62. Lyons, R. K.; Machen, R.; Forbes, T. D. A. 1996. Why range forage quality changes. Texas, Texas A&M Agrilife Center. 7 p.
63. Marichal, M. J.; Carriquiry, M.; Trujillo, A. I. 2007. Estudio comparativo de la degradabilidad fermentativa del N y de la digestibilidad intestinal del N no degradable de gramíneas forrajeras templadas y tropicales. (en línea). Argentina, s.e. 4 p. Consultado 06 abr. 2022. Disponible en https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/manejo_del_alimento/41-MARICHAL-NITROGENO.pdf
64. Medrano, H.; Bota, J.; Cifre, J.; Flexas, J.; Ribas-Carbó, M.; Gulías, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. (en línea). Investigaciones Geográficas. no. 43: 63 – 84. Consultado 05 abr. 2022. Disponible en <https://www.redalyc.org/pdf/176/17604304.pdf>
65. Micucci, F. 2008. Impacto de las prácticas de manejo sobre la eficiencia de uso del agua en los cultivos extensivos de la región Pampeana Argentina. (en línea). Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. s.p. Consultado 11 abr. 2022. Disponible en

http://cbhpf.upf.br/phocadownload/simposio/dr_micucci_federico.pdf

66. Millot, J. C.; Risso, D.; Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. (en línea). Montevideo, MGAP. 199 p. Consultado 14 abr. 2021. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/6305/1/Relevamiento-de-pasturas-naturales-y-mejora-extensivos-en-areas-ganaderas-del-Uruguay-Millot-1987ainfo-incompleto.pdf>
67. _____. 1999. Otra gramínea forrajera perenne invernal: *Bromus auleticus* Trinius. (en línea). Semillas. 2(4): 25 – 28. Consultado 05 abr. 2022. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/6021/1/Bromus.pdf>
68. Minson, D. J. 1981. Nutritional differences between tropical and temperate pastures. In: Morley, F. H. ed. Grazing animals. Amsterdam, Elsevier. pp. 143 – 157.
69. Monza, J.; Signorelli, S. 2016. Manual de nivelación de bioquímica. Montevideo, Facultad de Agronomía. 120 p.
70. Mufarrege, D. 1994. La calidad de dos forrajeras nativas: pasto horqueta y paja colorada - materia seca digestible. Corrientes, INTA. 13 p. (Noticias y Comentarios no. 298)
71. Nabinger, C. 1996. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramentas de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. In: Reunião do Grupo Técnico Regional do Cone Sul (Zona Campos) em Melhoramento e Utilização de Recursos Forrageiros das Áreas Tropical e Subtropical (16°. , 1996). Relatório. Porto Alegre, FAO. pp. 17 – 56. Consultado 06 jun. 2022. Disponible en https://conevajr.ufsc.br/files/2015/03/Aspectosecofisiol_gicosno_manejodepastagens_Nabinger1.pdf
72. _____. 1999. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem

(13°. 1999, Piracicaba). Anais. Sao Paulo, FEALQ.
pp. 213 – 251.

73. Nanning, F. R. 2009. Calidad nutritiva de láminas megatérmicas de diferente hábito de crecimiento en relación al envejecimiento y tamaño foliar. (en línea). Tesis Mag. Producción Animal. Balcarce, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 77 p. Consultado 13 ago. 2022. Disponible en https://repositorio.inta.gob.ar/bitstream/handle/20.500.12123/6930/INTA_CRChaco-Formosa_EEAEIColorado_Nanning_FR_Calidad_nutritiva_de_laminas_de_gramineas_megatermicas.pdf?sequence=1&isAllowed=y
74. Núñez, L.; Hirigoyen, A.; Durante, M.; Arroyo, J. M.; Cazzuli, F.; Bremm, C.; Jaurena, M. 2022. What factors control the crude protein content variation of a basaltic “campos” native grassland of South America? (en línea). *Agronomy*. 12(8): e1756. Consultado 13 ago. 2022. Disponible en <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/8/1756/htm#B42-agronomy-12-01756>
75. Olmos, F. 1993. *Bromus auleticus*. Tacuarembó, INIA. 30 p. (Serie Técnica no. 35).
76. _____.; Cardozo, G.; Sosa, M. 2015. Producción forrajera con canutillo: *Andropogon lateralis*, en suelos arenosos. In: Olmos, F.; Sosa, M.; Salvarrey, L.; Cardozo, G.; Soares de Lima, J.; Giorello, D.; Viñoles, C.; Montossi, F. eds. Productividad de pasturas estivales en la región noreste. Montevideo, INIA. pp. 65 – 72. (Serie Técnica no. 222).
77. _____.; Sosa, M. 2020. Efecto del agua sobre el crecimiento de plantas de *Mnesithea selloana*. In: Olmos, F. ed. Ecofisiología de especies forrajeras de campo natural. Montevideo, INIA. pp. 108 – 115. (Serie Técnica no. 256).

78. Parra, R.; Rodríguez, J.; González, V. 1999. Transpiración, potencial hídrico y prolina en Zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra Latinoamericana*. 17(2): 125 – 130.
79. Pérez, G.; Estelrich, C. 2020. Producción de cultivares de Festuca: segundo año de evaluación. (en línea). In: Pérez, G.; Estelrich, C. eds. *Contribución a los sistemas mixtos del centro oeste bonaerense*. Buenos Aires, INTA. pp. 69 – 73. Consultado 15 abr. 2022. Disponible en https://inta.gob.ar/sites/default/files/contribucion_a_los_sistemas_mixtos_del_centro_oeste_bonaerense_2019_2020.pdf
80. Pizarro, E. 2000. Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*. 22(1): 38 – 46.
81. Pockman, W. T.; Sperry, J. S.; O'Leary, J. W. 1995. Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature*. 378(6558): 715 – 716.
82. Poirier, M.; Durand, L.; Volaire, F. 2012. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology*. 18(2): 3632 – 3646.
83. Reichstein, M.; Ciais, P.; Papale, D.; Valentini, R.; Running, S.; Viony, N.; Cramer, W.; Granier, A.; Ogée, J.; Allard, V.; Aubinet, M.; Bernhofer, C.; Buchmann, N.; Carrara, A.; Grünwald, T.; Heimann, M.; Heinesch, B.; Knohl, A.; Kutsch, W.; Lostau, D.; Manca, G.; Matteucci, G.; Miglietta, F.; Ourcival, J. M.; Pilegaard, K.; Pumpanen, J.; Rambal, S.; Schaphoff, S.; Seufert, G.; Soussana, J.; Sanz, M.; Vesala, T.; Zhao, M. 2007. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis. *Global Change Biology*. 13(3): 634 – 651.
84. Reyes, A.; Rivera, M.; Delgado, G.; Reta, D.; Sánchez, J. 2019. Programación del riego mediante el uso de atmómetro.

AGROFAZ: Journal of Environmental and Agroecological Science. 1(1): 68 – 79.

85. Reyes, C. 2019. Estrategias forrajeras para períodos de sequía estival en la región de Aysén. (en línea). Tierra Adentro. no. 111: 50 – 53. Consultado 04 may. 2021. Disponible en <https://hdl.handle.net/20.500.14001/5458>
86. Reyno, R.; Narancio, R.; Speranza, P.; Do Canto, J.; López-Carro, B.; Hernández, P.; Burgueño, J.; Real, D.; Dalla Rizza, M. 2012. Molecular and cytogenetic characterization of a collection of bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge) native to Uruguay. (en línea). Genetic Resources and Crop Evolution. no. 59: 1823 – 1832. Consultado 08 may. 2022. Disponible en https://www.researchgate.net/profile/Rafael-Narancio/publication/257567349_Molecular_and_cytogenetic_characterization_of_a_collection_of_bahiagrass_Paspalum_notatum_Flugge_native_to_Uruguay/links/0deec53b49774e731a000000/Molecular-and-cytogenetic-characterization-of-a-collection-of-bahiagrass-Paspalum-notatum-Fluegge-native-to-Uruguay.pdf
87. Rodríguez, S.; Taque, L.; Vivanco, J. 2015. Producción de forraje y de carne en tres tipos de mezclas forrajeras de primer año en el período estivo-otoñal. (en línea). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 65 p. Consultado 11 abr. 2022. Disponible en <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/8688/1/4042rod.pdf>
88. Rosengurtt, B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Facultad de Agronomía. 86 p.
89. Ruiz, V.; Rocha, L.; Savé, R. 2021. Tolerancia a la sequía de *Paspalum notatum* sometido a defoliación. (en línea). Ecosistemas. 30(3): e2204. Consultado 10 abr. 2022. Disponible en <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/articulo/view/2204>

90. Sade, N.; Rubio-Wilhelmi, M.; Umnajkitikorn, K.; Blumwald, E. 2017. Stress-induced senescence and plant tolerance to abiotic stress. (en línea). *Journal of Experimental Botany*. 69(4): 845 – 853. Consultado 23 jul. 2022. Disponible en <https://academic.oup.com/jxb/article/69/4/845/4036238?login=false>
91. Sánchez-Díaz, M.; Aguirreolea, J. 2008a. Absorción de agua por la raíz y transporte por el xilema: balance hídrico de la planta. *In*: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 57 – 79.
92. _____.; _____. 2008b. El agua en la planta: movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera. *In*: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 25 – 39.
93. _____.; _____. 2008c. Transpiración y control estomático. *In*: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 41 – 56.
94. Sarath, G.; Baird, L. M.; Mitchell, R. B. 2014. Senescence, dormancy and tillering in perennial C4 grasses. (en línea). *Plant Science*. 217-218: 140 – 151. Consultado 23 jul. 2022. Disponible en <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945213002859>
95. Sawchik, J. 2012. Necesidades de riego en cultivos y pasturas. (en línea). *In*: Seminario Internacional (2º., Salto). Riego en cultivos y pasturas. Montevideo, INIA. pp. 57 – 68. Consultado 10 abr. 2022. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/4519/1/Libro-2-Seminario-Internacional-de-Riego-en-Cultivos-y-Pasturas.p.55-68-SAWCHIK.pdf>
96. Silva, A.; Ponce de León, J.; García, F.; Durán, A. 1988. Aspectos metodológicos en la determinación de la capacidad de retener agua de los suelos del Uruguay. Montevideo, Facultad de Agronomía. 20 p. (Boletín de Investigación no. 10).

97. Soares, A. S.; Driscoll, S. P.; Olmos, E.; Harbinson, J.; Arrabaca, M. C.; Foyer, C. H. 2007. Adaxial/abaxial specification in the regulation of photosynthesis and stomatal opening with respect to light orientation and growth with CO₂ enrichment in the C₄ species *Paspalum dilatatum*. (en línea). *New Phytologist*. 177: 186 – 198. Consultado 14 ago. 2022. Disponible en <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1469-8137.2007.02218.x>
98. Sperry, J. S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. In: Gartner, B. L. ed. *Plant stems*. San Diego, Academic Press. pp. 105 – 124.
99. Striker, G. G.; Insausti, P.; Grimoldi, A. A. 2008. Flooding effects on plants recovering from defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. (en línea). *Annals of Botany*. 102(2): 247 – 254. Consultado 09 ago. 2022. Disponible en <https://academic.oup.com/aob/article/102/2/247/184744?login=false>
100. Tadeo, F.; Gmez Cadenas, A. 2008. Fisiología de las plantas y el estrés. In: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 577 – 598.
101. Tyree, M. T.; Sperry, J. S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 40: 19 – 36.
102. Uliarte, E. M.; Parera, C. A.; Alessandria, E. E.; Dalmasso, A. D. 2014. Intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua de cultivos de cobertura con especies nativas (Mendoza, Argentina), exóticas cultivadas y malezas. *Agriscientia*. 31(2): 49 – 61.
103. Valenzuela, C.; Della Maggiora, A.; Echarte, L.; Cambareri, M.; Polizzi, M. 2009. Evapotranspiración y eficiencia en el uso del agua en intercultivos maíz-soja vs cultivos puros. *Meteorológica*. 34(2): 29 – 37.

104. Valladares, F.; Vilagrosa, A.; Peñuelas, J.; Ogaya, R.; Camarero, J. J.; Corcuera, L.; Sisó, S.; Gil Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. *In*: Valladares, F. coord. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente. pp. 163 – 190.
105. Van Gestel, M.; Merckx, R.; Vlassak, K. 1993. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: the fate of fast-and slow-growing microorganism in soils from different climates. *Soil Biology and Biochemistry*. 25(1): 109 – 123.
106. Vila, H. F. 2011. Regulación de la hidratación y la turgencia foliares por mecanismos evitadores del estrés, y resistencia al déficit hídrico en vid: modelos vs. experimentos. (en línea). Tesis de Dr. Biología. Mendoza, Argentina. Universidad Nacional de Cuyo. 204 p. Consultado 08 abr. 2022. Disponible en https://repositorio.inta.gob.ar/bitstream/handle/20.500.12123/5764/INTA_CRMendoza-SanJuan_EEAMendoza_Vila_HF_Regulaci%c3%b3n_de_la_hidrataci%c3%b3n_y_la_turgencia_foliares.pdf?sequence=1&isAllowed=y
107. Wang, C.; Longyun, G.; Yixue, L.; Wang, Z. 2012. Systematic comparison of c3 and c4 plants based on metabolic network analysis. (en línea). *BMC Systems Biology*. 6(2): s9. Consultado 09 ago. 2022. Disponible en <https://bmcsystbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1752-0509-6-S2-S9>
108. Wilson, J. R.; Hattersley, P. W. 1989. Anatomical characters and digestibility of leaves of Panicum and other grass genera with C3 and different types of C4 photosynthetic pathway. *Australian Journal of Agricultural Research*. 40(1): 125 – 136.
109. Zanella, P. Z.; Paim, L. H.; Junior, D. G.; Pinto, C. E.; Baldissera, T. C.; Werner, S. S.; Garagorry, F. C.; Jaurena, M.; Lattanzi, F. A.; Sbrissia, A. F. 2021. Grazing intensity drives plant diversity but does not affect forage production in a natural grassland dominated by the tussock-forming grass *Andropogon lateralis*

Nees. (en línea). Scientific Reports. 11: e16744. Consultado 11 may. 2022. Disponible en

<https://www.nature.com/articles/s41598-021-96208-8.pdf>

110. Zanoniani, R.; Boggiano, P.; Cadenazzi, M. 2012. Respuesta poblacional invernal de dos gramíneas nativas a la fertilización nitrogenada y oferta de forraje. (en línea). Agrociencia (Uruguay). 16(2): 103 – 109. Consultado 10 may. 2022. Disponible en

http://www.scielo.edu.uy/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2301-15482012000200012

111. Zavala, F.; Reyes, A.; Álvarez, V.; García, M.; Rodríguez, V.; Preciado, P. 2021. Efecto de diferentes niveles de evapotranspiración sobre área foliar, temperatura superficial, potencial hídrico y rendimiento en sorgo forrajero. (en línea). Terra Latinoamericana. 39: e954. Consultado 09 ago. 2022. Disponible en

<https://www.terralatinoamericana.org.mx/index.php/terra/article/view/954/1325>