

Atributos funcionales de las plantas forrajeras y su implicación en el manejo de pasturas

J. Busqué* y M. Herrero**,**

Resumen

Atributos funcionales de una planta forrajera son todas las características y procesos con marcado carácter genético cuya sensibilidad al ambiente y manejo de la pastura permiten utilizarlas en la evaluación de su estado productivo. Se destaca el estudio de ciertos atributos funcionales en pasturas tropicales con el fin de evitar su degradación, principal causa del descenso productivo de explotaciones ganaderas basadas en pasturas. En primer lugar se exponen los procesos más comunes desencadenantes de la degradación. A continuación se hace un seguimiento de ciertos atributos morfogénicos y poblacionales de la planta como forma de conducir un manejo que evite la degradación. Estos atributos son explicados en detalle, destacando su uso como herramienta valiosa para la toma de decisiones a nivel de la finca. Finalmente, se plantea la necesidad de incluir estos atributos en programas de investigación comparativa y mejoramiento genético para distintas especies y variedades forrajeras tropicales, y también el interés de su implementación explícita en los modelos existentes de simulación de crecimiento y utilización de pasturas.

Introducción

El manejo adecuado de las pasturas en una explotación ganadera es uno de los componentes principales para mantener su rentabilidad en el largo plazo. Este manejo comienza con la elección de las especies y variedades forrajeras, y continúa con los sistemas más adecuados para su utilización.

El productor debe elegir en un comienzo las especies forrajeras que desea implantar o promover en su finca, teniendo en cuenta principalmente las condiciones abióticas de la finca — cantidad y estacionalidad de la precipitación, y tipo de suelo—, el tipo de ganado y sistema de producción doble propósito o especializado. El crecimiento y la persistencia de una especie forrajera dependen de las condiciones de manejo, que serán más o menos elásticas dependiendo de las interacciones entre las características morfogénicas de las plantas y el medio ambiente en la finca.

* Institute of Ecology and Resource Management, University of Edinburgh, West Mains Road, Edinburgh EH9 3JG, Inglaterra. **International Livestock Research Institute, P.O. Box 30709, Nairobi, Kenya. m.herrero@cgiar.org

Para garantizar la adaptación y la persistencia de una especie o variedad forrajera en las condiciones ambientales específicas de una finca, es necesario que el productor conozca la ecología de la planta y sus implicaciones prácticas. La investigación sobre la autoecología de las principales especies forrajeras tropicales es relativamente escasa y más aun lo es la sistematización de dicha investigación con el fin de disponer de una comparación objetiva entre especies y variedades. La mayor parte de la investigación que se ha realizado hasta el momento para evaluar material genético nuevo ha consistido en pruebas agronómicas en campo, con resultados difícilmente extrapolables a otras áreas biogeográficas. En muchos casos se dan resultados contradictorios entre lugares, lo cual no ha sido posible explicar en forma satisfactoria por los propios investigadores debido a la escasa información sobre la autoecología de las especies. El trabajo de Fisher y Kerridge (1996) es un ejemplo de la situación anterior. Estos investigadores plantean la necesidad de averiguar las causas del comportamiento diferente de la asociación *Brachiaria humidicola*-*Arachis pintoi* con manejo similar en Guápiles (Costa Rica) donde la leguminosa fue dominante y en Carimagua (Colombia) donde la asociación permaneció estable. Este tipo de experimentación agronómica no está sujeta únicamente a las variaciones debidas a la zona geográfica, ya que a medida que se pasa del trópico húmedo al semiárido la variabilidad climatológica intra e interanual aumenta, con lo que la investigación de campo, si es de corta duración, tiene escasa validez práctica.

No obstante, la síntesis de la información existente sobre el área potencial de las especies forrajeras sirve de orientación cualitativa para su elección. Miles et al. (1996) presentan una síntesis sobre las características y rango de adaptación de especies y cultivares de *Brachiaria*. Rao et al. (1996) expresan la necesidad de implantar métodos comparativos rápidos y con muestras grandes de plantas forrajeras basados en la medición de atributos fisiológicos que estimen indirectamente la tolerancia de las plantas a los suelos de baja fertilidad. Estos métodos reemplazarían los clásicos basados en la medición de la producción de biomasa, que son costosos y difíciles de ejecutar.

Una vez que se ha establecido la especie forrajera, se deben implementar las prácticas de manejo de la pastura para garantizar en el largo plazo una oferta de forraje de buena calidad que llene los requerimientos de los animales. Para Humphreys (1991) este objetivo se alcanza mediante: (1) una adecuada relación entre la carga animal y el forraje disponible, (2) el crecimiento y la persistencia de las plantas forrajeras, (3) una alta cobertura del suelo para evitar la erosión, y (4) una composición botánica óptima.

La degradación de las pasturas nativas y mejoradas de alto potencial productivo es un fenómeno generalizado en fincas ganaderas de áreas tropicales y subtropicales (Boddey et al., 1996, Walker, 1993). Esta situación tiene un fuerte impacto negativo en la economía del productor debido al descenso en la productividad animal, y en el medio ambiente por reducción en la fertilidad del suelo. La degradación de las pasturas está ligada a la pérdida de nutrientes esenciales como N, P y K y a la defoliaciones excesiva debida al manejo inadecuado del pastoreo. Los síntomas de degradación son el bajo cubrimiento y la compactación del suelo, la invasión de especies de baja productividad y palatabilidad, y la aparición de termitas (Boddey et al., 1996).

Las pasturas, solas o asociadas, tienen una estructura específica altamente organizada y jerarquizada, que cambia con las condiciones ambientales y de manejo (ver Figura 1). Los cambios en cualquiera de los niveles de la estructura pueden modificar las tasas de producción de materia seca (MS), la intensidad de uso y la calidad nutritiva (Davies, 1988). No obstante, esta modificación puede ser reversible y hace parte de la estabilidad y el equilibrio de la pastura, o puede sobrepasar estos límites y dar lugar a los procesos de degradación anteriormente mencionados. El interés del estudio sobre los atributos funcionales radica en identificar los valores que señalen los límites entre la estabilidad y la degradación de las pasturas.

Dinámica de la degradación de pasturas mejoradas

La degradación de pasturas mejoradas es un hecho generalizado en las sabanas y en el trópico húmedo de Latinoamérica. La degradación puede ocurrir en pasturas de solo gramíneas siendo, en este caso, la causa principal la pérdida de nutrientes, especialmente N, P y K; o en pasturas asociadas gramíneas-leguminosas debido a la desaparición de este último componente. Este tipo de degradación es causado por una respuesta diferente de las especies al pastoreo y por la competencia entre las especies por los recursos disponibles.

Degradación de pasturas de solo gramíneas

En condiciones tropicales, la principal causa de la degradación de este tipo de pasturas es el agotamiento de los macronutrientes, principalmente N, y de la materia orgánica en el suelo (Cadish et al., 1994). Según Thomas (1992) bajo condiciones de cero fertilización, el balance de N mineral en el suelo de una pastura bajo pastoreo es el resultado de considerar los procesos siguientes:

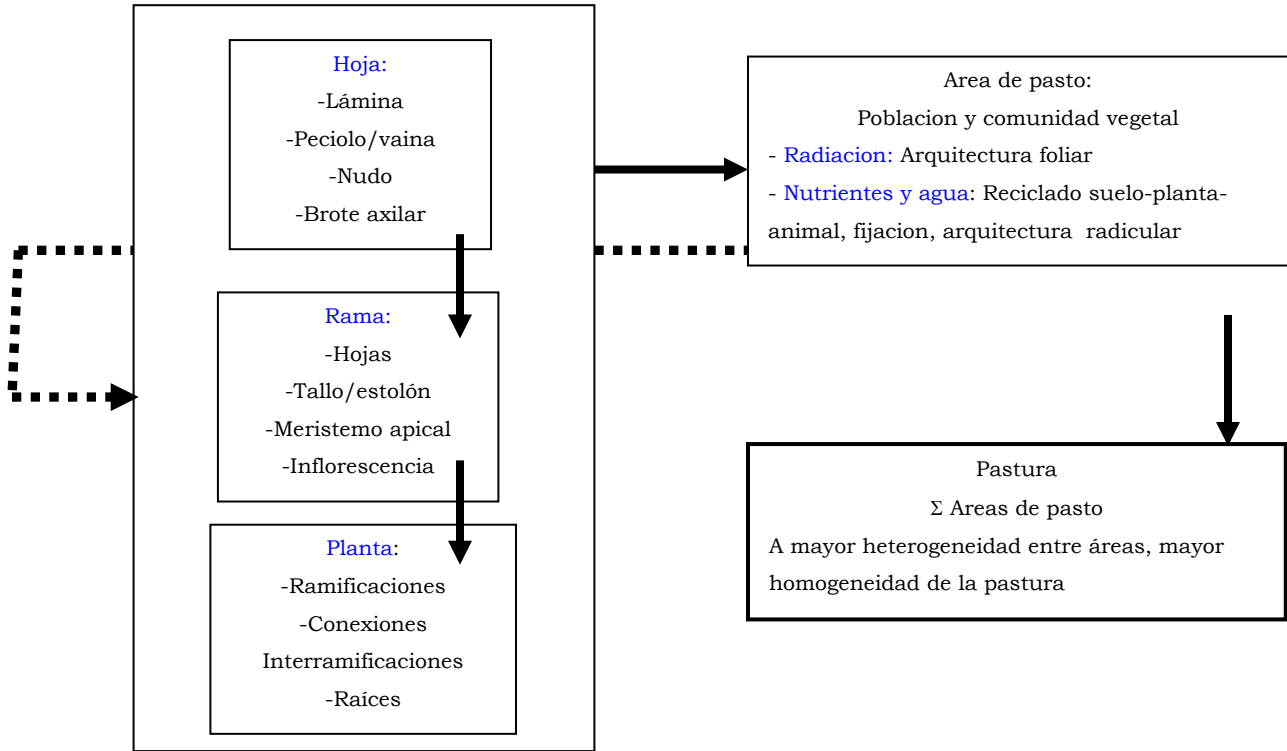


Figura 1. **Diferentes niveles de organización del pasto.**

Reciclado interno de N en la planta. Este fenómeno ocurre desde el material senescente hacia los puntos de crecimiento. Se considera que entre 30% y 70% del N es reciclado desde las hojas senescentes hacia las más jóvenes.

Intensidad de defoliación de la pastura. A medida que la tasa de utilización de la pastura por los animales es más alta, el reciclado de nutrimentos a través de las excretas es mayor, mientras que el reciclado interno de la planta y el debido a la descomposición de la materia muerta son proporcionalmente menos importantes. La incorporación de N mineral de las heces y especialmente de la orina al suelo es un proceso poco eficiente, ya que normalmente se depositan cantidades puntuales muy altas y de lenta incorporación a la M.O. del suelo. Además, las pérdidas por volatilización de amoníaco y la percolación de nitratos son normalmente altas (Brock y Hay, 1993). Este problema se agrava si el forraje tiene un alto contenido de proteína, ya que esto aumenta la proporción de N excretado a través de la orina. Pero si la dieta es baja en proteína, caso normal para pastos tropicales, las pérdidas de N a través de las excretas son menores (Boddey et al., 1996). La incorporación de las heces en el suelo tiene su rol más importante en el reciclado de nutrimentos a través del mantenimiento o incremento del nivel y la calidad de la relación C/N de la M.O. del suelo (Brock y Hay, 1993).

Descomposición de la materia muerta y liberación de N en forma mineral. Las proporciones altas de lignina y polifenoles retardan de forma significativa la descomposición de la materia muerta. Una relación C/N mayor que 65 en la materia muerta produce la inmovilización casi total del N (Cadish et al., 1994). La materia muerta de gramíneas forrajeras tropicales es normalmente de escasa calidad y baja degradabilidad, lo que contribuye muy poco a la sostenibilidad de los sistemas de producción.

No obstante, bajo condiciones tropicales las prácticas adecuadas de manejo de las pasturas garantizan, en parte, la sostenibilidad de aquellas basadas en gramíneas. Así, Boddey et al. (1996) en Bahía, Brasil, demostraron que es posible mantener la productividad de *B. humidicola*, si se mantiene el balance de N en el sistema suelo-planta-animal.

Degradación de pasturas asociadas gramínea-leguminosa

Generalmente la degradación ocurre por la desaparición de la leguminosa. Las causas de esta degradación pueden ser de varios tipos, entre ellos:

- Selección activa del animal hacia la leguminosa por su mayor valor nutritivo. En condiciones tropicales este proceso es estacional y ocurre principalmente en la época seca.
- Deficiencias en macroelementos en el suelo, especialmente fósforo, y menor competencia en el consumo de potasio (Fisher y Cruz, 1994).
- El crecimiento diferencial estacional. Una de las razones para la buena asociación del trébol (*Trifolium* sp.) con raigrás (*Lolium* sp.) en pasturas de zonas templadas consiste en la complementariedad de sus ciclos de crecimiento, siendo máximo en primavera para la gramínea y en verano para la leguminosa (Frame y Newbould, 1986).
- El mayor poder competitivo de la gramínea por luz y espacio. Esto es especialmente evidente en pastos tropicales, donde las gramíneas tienen mayor capacidad intrínseca de crecimiento debido a su tipo fotosintético C₄, en comparación con las leguminosas C₃. Únicamente bajo niveles muy bajos de nitrógeno mineral en el suelo puede la leguminosa alcanzar mayores tasas de crecimiento que la gramínea, debido a la mayor capacidad de las primeras para utilizar N atmosférico.

Como resultado de los cambios estacionales en los componentes de la fertilidad en el suelo pueden ocurrir cambios en las pasturas asociadas, dependiendo de la deficiencia de N mineral o su incremento a través de la incorporación de material muerto a partir de la leguminosa; lo cual se manifiesta por una menor o mayor presencia de la gramínea

(Schwinning y Parsons, 1996). Este ciclo puede ser alterado por la incorporación de altas cantidades de N provenientes de las heces de los animales. En consecuencia, es importante considerar la relación que se puede dar entre la escala espacial de este proceso y el manejo del pastoreo; así, pastoreos rotacionales de alta densidad animal tienden a homogeneizar las concentraciones de N en el suelo, por el contrario, el pastoreo continuo de baja densidad crea un mosaico espacial de distintas concentraciones de N en el suelo que afecta el balance global gramínea-leguminosa a través del tiempo (Figura 1).

El sobrepastoreo es otra causa importante de la degradación de pasturas solas o asociadas. Además de influir en el balance de N a través del reciclado, los animales degradan el sistema mediante la disminución de las reservas nutritivas de las plantas y en el suelo, y por compactación de este último.

Uso de atributos morfogénéticos y poblacionales en el manejo del pasturas

La persistencia de una especie forrajera es función de su longevidad y de su capacidad para reproducirse. Esto se puede apreciar en cualquiera de los niveles de organización de la planta forrajera: hoja, rama, tallo, planta o área de pasto (ver Figura 1). En un tallo, la hoja tiene una duración determinada y es reemplazada por nuevas hojas sucesivamente hasta la muerte del tallo. Una planta está compuesta por un número de tallos con longevidad variable e interconectados de forma vegetativa con otros tallos. Una mancha de pasto está formada por un conjunto de plantas y varía de acuerdo con la longevidad de éstas y el nacimiento de nuevas plantas a través de la germinación de semillas o por la escisión de tallos de plantas maduras. Finalmente, una mancha de pasto desaparece cuando ocurren perturbaciones puntuales como ataques de plagas y repoblación por semillas o por estolones a partir de manchas adyacentes.

Un ejemplo de la sensibilidad en los cambios en persistencia de forrajeras tropicales en relación con el ambiente y la presión de pastoreo aparece en la Figura 2. En este ejemplo, la cantidad de precipitación durante la época seca es un fuerte limitante para la reproducción vegetativa de *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro, como se observa cargas animal por encima de cierto límite en ambientes más húmedos, como en zonas de Australia, impiden también la persistencia de nuevos estolones.

Debido a la extensión del tema, esta revisión se centra únicamente en la longevidad y reproducción vegetativa, formas de persistencia de las forrajeras más habituales en pastos con

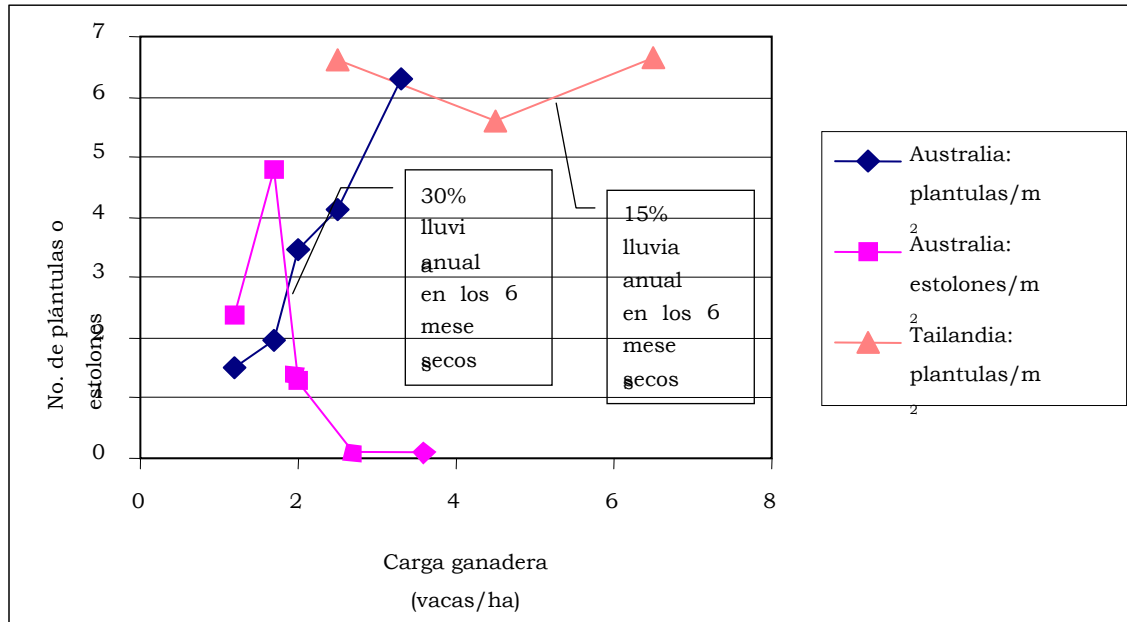


Figura 2. Formas de persistencia de *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro en dos localidades con periodo de sequía de distinta intensidad. Adaptado de Gutteridge, 1985; Walker, 1980.

periodos no extremos de sequía y no sometidos a perturbaciones excesivamente intensas (Briske y Silvertown, 1993). En este caso, la producción de hoja verde en una pastura se puede reducir a la combinación de procesos morfogénéticos que resultan en tres componentes de las características estructurales de la pastura.

Características morfogénéticas. Son atributos funcionales que representan la dinámica de generación y expansión de la forma de la planta en el espacio. Se describen mediante las tasas de aparición de nuevos órganos, de expansión, y de senescencia y descomposición. Para el caso en la Figura 3, se representan las características morfogénéticas al nivel de organización de la hoja.

Características estructurales. Son el resultado potencial de la combinación de las características morfogénéticas y definen el estado de la pastura en un momento determinado.

En la Figura 3, se justifica el estudio de la pastura tomando como base el análisis de la sensibilidad de sus atributos funcionales, en lugar del estudio directo de sus resultados como índice de área y biomasa foliares, debido a la importancia diferente que tiene cada atributo en

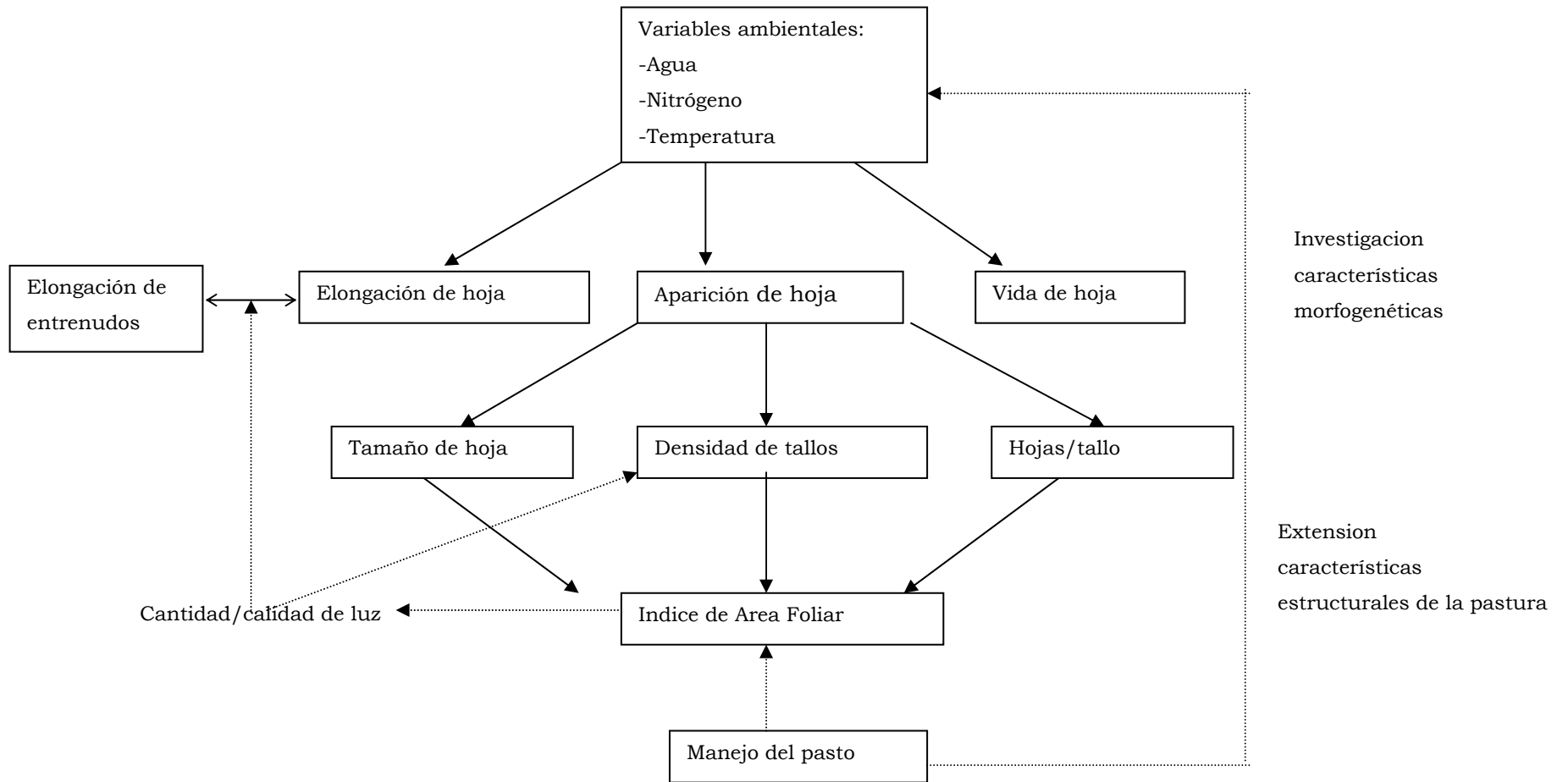


Figura 3. **Relación entre variables ambientales, de manejo, variables morfogénicas y características estructurales de la pastura. Adaptado de Chapman y Lemaire, 1993).**

los procesos de persistencia y utilización del pasto por los herbívoros. Además, cada atributo responde de manera diferente a la variación en los factores ambientales y perturbaciones que sufre la pastura. Mientras las condiciones externas no sean excesivamente limitantes, las respuestas de los atributos funcionales suelen compensarse entre ellas para dar un resultado final semejante. En un buen sistema de manejo interesa saber qué atributos funcionales son más sensibles a condiciones externas limitantes, es decir, cuáles contribuyen en mayor grado al descenso de productividad de la pastura en el caso de existir un proceso de degradación.

La utilización práctica de estos atributos funcionales por el técnico o productor implica un trabajo previo de investigación, con el fin de identificar los factores que más influyen en sus valores. En este sentido, se deben considerar las características morfogénéticas como objeto de investigación, debido a su respuesta directa a los factores ambientales y la frecuencia alta de mediciones que implica su determinación. Una vez determinado el funcionamiento de estas características, es necesario conocer la existencia de los procesos reguladores que las ligan con las características estructurales. Así, mientras el paso desde la tasa de aparición y la duración de la vida de las hojas da como resultado directo el número de hojas del tallo (Figura 3), el paso entre la tasa de aparición de ellas y la densidad de tallos no es tan directo, y depende de atributos funcionales intermedios que varían de unas especies a otras.

Atributos funcionales a nivel de la hoja

La hoja, o más propiamente el fitómero, es la unidad morfogénética más simple de la planta, estando constituida por el internudo, el nudo, el meristemo axilar, el primordio radicular, la vaina y la lámina. Es una unidad iterativa con capacidad para dar lugar a una nueva planta. Desde el punto de vista de la nutrición de animales en pasturas, la lámina del fitómero es la parte de la planta con mayor interés por ser la de mayor calidad y accesibilidad para la boca del rumiante. Desde el punto de vista de la productividad de la pastura, la lámina foliar tiene un papel fundamental ya que es el principal órgano fotosintetizador de la planta. La calidad de la lámina como forraje y órgano asimilador, para una especie determinada, es función de su estado fenológico. En determinado momento de la etapa de crecimiento y máxima expansión, la calidad de la hoja es óptima, a partir del cual decrece dando comienzo a los procesos de senescencia. El conocimiento del funcionamiento de los procesos de aparición, expansión y senescencia de las hojas es fundamental para planificar los ciclos de pastoreo, con el fin de obtener buenos índices productivos, sin poner en peligro la persistencia de la pastura.

La aparición de las hojas. La tasa de aparición de hojas en una planta (número de hojas/tallo en la unidad de tiempo) influye decisivamente sobre todas las características estructurales de la planta, pastura en este caso (ver Figura 3). Su valor puede suministrar una indicación muy precisa de la densidad de la población de los tallos, y conjuntamente con la tasa de elongación y la duración de vida de la hoja, permiten estimar el tamaño y el número de hojas verdes por tallo.

El efecto sobre la densidad de población. Cada hoja del tallo es portadora de un brote axilar cuya activación y supervivencia da lugar a un nuevo tallo, constituyendo la reproducción vegetativa. Los procesos intermedios existentes entre la aparición de una hoja y la aparición de un nuevo tallo suelen actuar a una escala temporal corta (Briske y Silvertown, 1993). La naturaleza de estos efectos reguladores intermedios se detallan más adelante. A escalas temporales más largas, se ha observado la existencia de relaciones significativas entre la tasa de aparición de hojas y la densidad de la población de tallos en la pastura, balanceando de esta forma el efecto de los procesos reguladores de escalas temporales más cortas. Esto se refleja en el trabajo de Agnusde et al. (1997) en el cual la tasa media de aparición de hojas de tres especies de gramíneas creciendo en la misma pastura explica claramente su densidad (Figura 4).

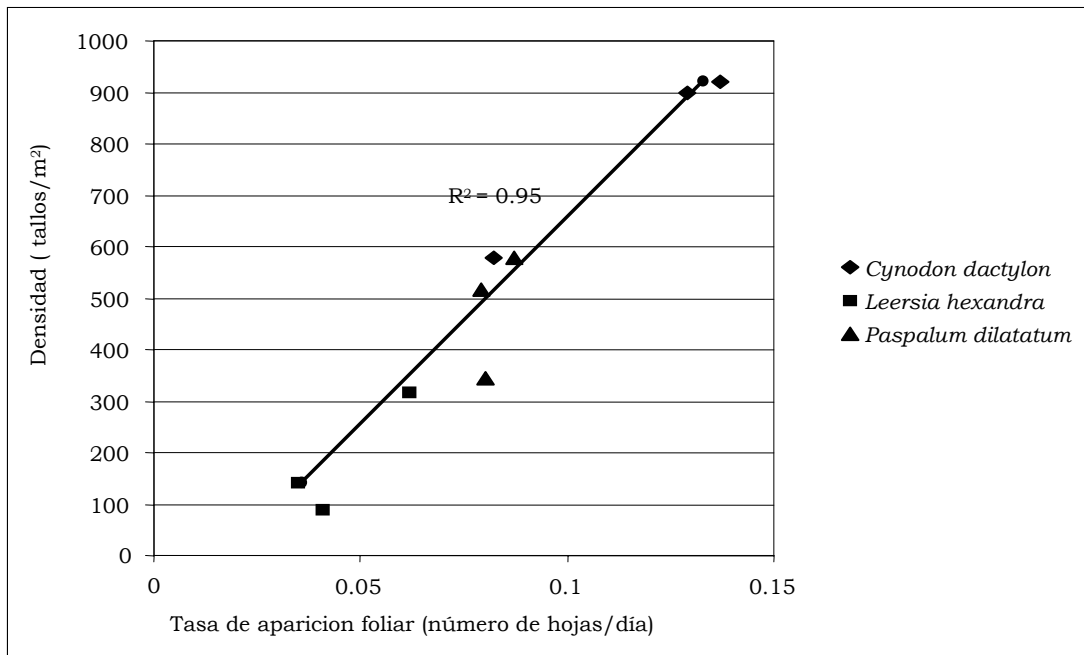


Figura 4. **Relación entre las tasas medias de aparición foliar (hojas/día) y la densidad media de población (tallos/m²) en tres gramíneas de la pampa húmeda de Argentina. Adaptado de Agnusde et al., 1997).**

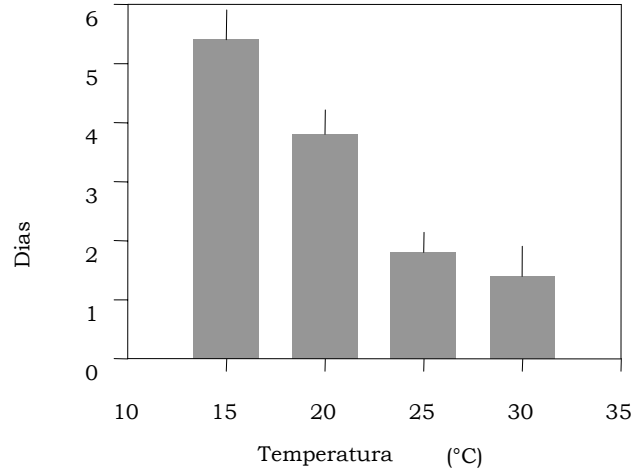


Figura 5. **Efecto de la temperatura en el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*). Herrero et al. (sinr publicar).**

La regulación ambiental de la tasa de aparición foliar es fuertemente dependiente de la temperatura, como lo muestran los resultados en la Figura 5 que corresponden a ambiente controlado y bajo condiciones no limitantes de humedad y radiación (Herrero et al., sin publicar). Otros factores como la nutrición nitrogenada y la disponibilidad de agua afectan la tasa de aparición foliar bajo condiciones más limitantes. La altura del pasto también afecta la tasa de aparición foliar, siendo menor el efecto a medida que el pasto se hace más alto (Grant et al, 1981; Agnusde et al., 1997). Este efecto de la altura parece estar relacionado con el mayor tamaño de las vainas sucesivas de las hojas, o sea, que a mayor tamaño de vaina más tardía es la aparición de la lámina de la siguiente hoja, asumiendo tasas de elongación de hoja constantes. La relación entre la tasa de aparición de hojas y la altura del pasto complementa el efecto ya mencionado entre la tasa de aparición de hojas y la densidad de tallos (ver Figura 4).

El crecimiento de la hoja. La regulación del crecimiento de una hoja de gramínea es un proceso complejo en el que interactúan factores intrínsecos de la planta con factores extrínsecos del ambiente. A partir del inicio del crecimiento de una nueva hoja, la lámina es la parte que primero se desarrolla dentro del tubo que forma la vaina de la hoja anterior. Cuando la lámina ha crecido hasta cierto punto, fuera de la vaina de la hoja anterior, detiene su crecimiento y comienza la elongación de la vaina (Schnyder et al., 1997). Se considera que este cambio espacial en el crecimiento de la hoja está regulado por el cambio en la calidad de la radiación incidente en los fotorreceptores de la hoja. (Deregibus et al., 1983). Una importante conclusión a partir de este comportamiento sugiere que a mayor longitud de vaina de la hoja anterior, mayor será la longitud que tendrá la lámina de la hoja que está expandiendo. Esto

explica el tamaño pequeño de las primeras hojas después de la defoliación de las vainas más jóvenes existentes. En gramíneas de clima templado, el crecimiento de la vaina continúa hasta cuando la siguiente hoja empieza a desarrollarse. Este control intrínseco parece ser evidente en gramíneas forrajeras tropicales. En la Figura 6 se presenta este proceso de regulación intrínseca de la planta.

En la regulación ambiental de la tasa de elongación de la lámina y la vaina de la hoja intervienen múltiples factores, entre ellos: la concentración de N mineral en el suelo, la temperatura y la cantidad de agua en el suelo. En la Figura 7 se observa el efecto del estrés hídrico en tres gramíneas de distinta biogeografía.

En leguminosas estoloníferas la longitud del peciolo es el principal factor determinante de la altura de las láminas en el dosel de la pastura. La plasticidad en la longitud del peciolo es función del área media de la lámina. Genotipos con área media de lámina grande no son suficientemente plásticos para detener el crecimiento de su peciolo a alturas pequeñas. Lo anterior, bajo condiciones de pastoreo continuo frecuente sin rechazo preferencial del animal hacia la leguminosa, resultará en una vida corta de las hojas y, por consiguiente, en una disminución de la concentración de productos fotoasimilados a la planta. En leguminosas estoloníferas con peciolo de mayor plasticidad, la longitud de éste está también regulada por la

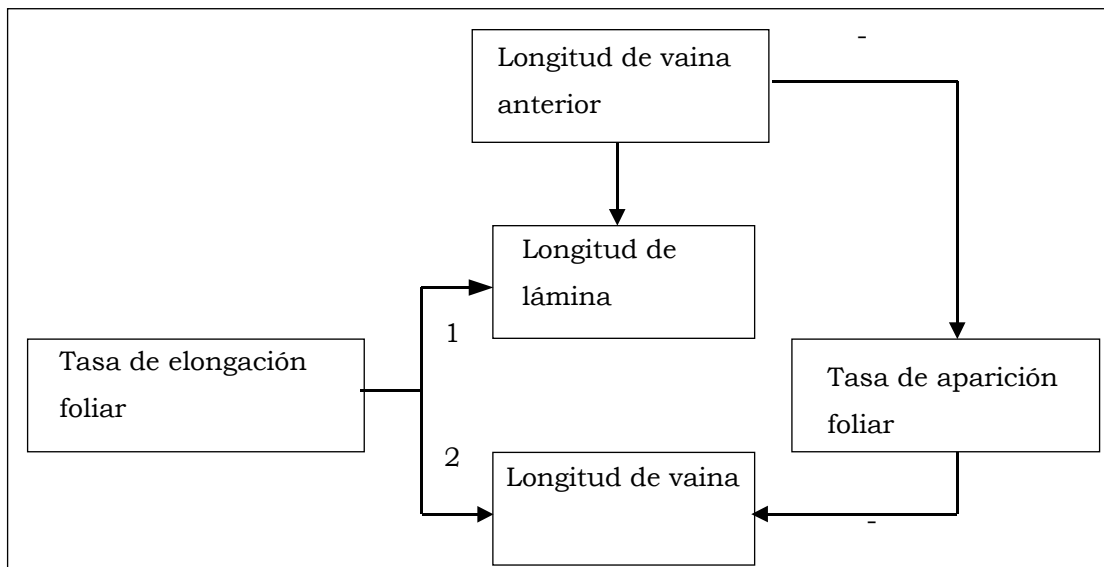


Figura 6. **Regulación intrínseca de la longitud de hojas en gramíneas.**

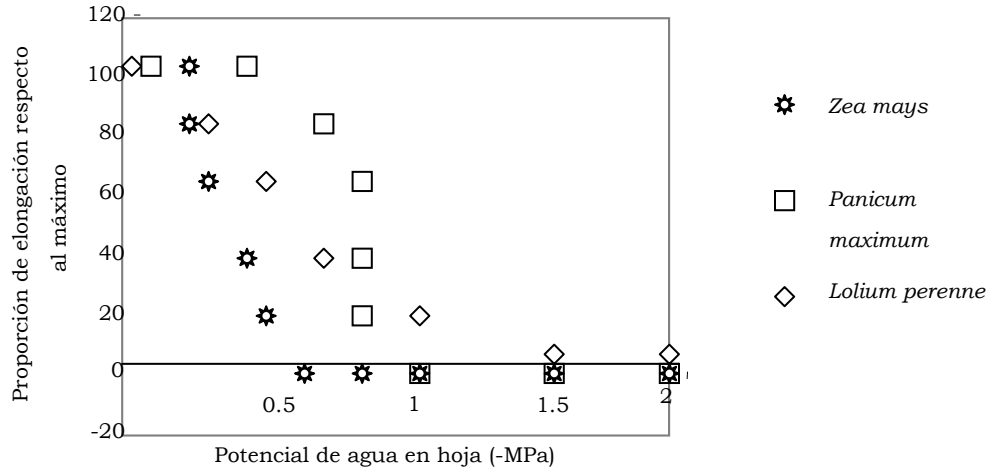


Figura 7. **Relación entre la tasa de elongación foliar y el potencial de agua de la hoja en tres especies. (Jones, 1993).**

calidad de la luz que incide sobre los fotorreceptores de la planta (Varlet-Grancher et al., 1997).

La muerte de hojas. El momento óptimo en el ciclo de pastoreo rotacional o la carga animal óptima en pastoreo continuo que se traducen en una determinada frecuencia de defoliación (Curll y Wilkins, 1982; Chapman y Lemaire, 1993) son el resultado del balance entre la producción de hojas (integración de las tasas de aparición y elongación) y su muerte.

La duración de la vida de una hoja se puede dividir en las fases que comprenden el tiempo entre el nacimiento y su expansión total, el tiempo durante el cual la hoja se mantiene expandida y verde, y el tiempo durante el que se seca hasta la muerte del tejido. En gramíneas de clima templado, el tiempo que se mantiene la hoja expandida y verde se ha relacionado con la temperatura ambiental en el momento en que ella alcanza su expansión máxima (Vine, 1978). En gramíneas tropicales, esta propiedad depende principalmente de la disponibilidad de agua y la temperatura. En la época seca, con altas temperaturas y sin estrés hídrico, las hojas alcanzan su máxima expansión en un tiempo relativamente corto, pero empiezan a morir rápidamente. Durante la época de lluvias, con menores temperaturas y menor disponibilidad de agua, las hojas tardan más en expandirse, se mantienen verdes por un período largo de tiempo y mueren a tasas más bajas (Wilson y Mannetje, 1978).

El comportamiento estacional diferenciado de las tasas de aparición, duración de la hoja expandida y la senescencia se traducen en un número total de hojas verdes por tallo semejante durante todo el año. Conociendo el funcionamiento de estas características morfológicas es posible estimar el momento de máxima proporción de hojas verdes de la

pastura. Por encima de dicho punto la tasa de senescencia comienza a aumentar, disminuyendo la acumulación neta de tejido verde. En la Figura 8 se presentan los procesos de crecimiento y senescencia de una hoja y su balance como acumulación neta de hoja verde para una gramínea de clima templado. Esta tendencia es igualmente aplicable para gramíneas tropicales.

El tiempo empleado para alcanzar la máxima acumulación de hojas verdes tiene importantes connotaciones en el manejo de la frecuencia de defoliación del pasto, lo que afecta la calidad y cantidad de forraje a disposición del ganado y los procesos de degradación de la pastura.

Desde el punto de vista de la producción lo ideal es mantener el intervalo que favorece la máxima acumulación neta de hoja verde. Los períodos entre defoliaciones superiores a este punto favorecen el descenso en la calidad de la dieta debido a una mayor proporción de hoja muerta; mientras que períodos más cortos dan lugar a una dieta de mejor calidad, pero más escasa.

Para controlar la degradación de la pastura, la planificación del pastoreo debe buscar un adecuado balance entre las fuentes de nutrimentos para el pasto, tales como deposición de heces y reciclado planta-suelo. O sea, que si los períodos de pastoreo son inferiores al de máxima acumulación de materia verde, se promueve el reciclado a través de las heces y se

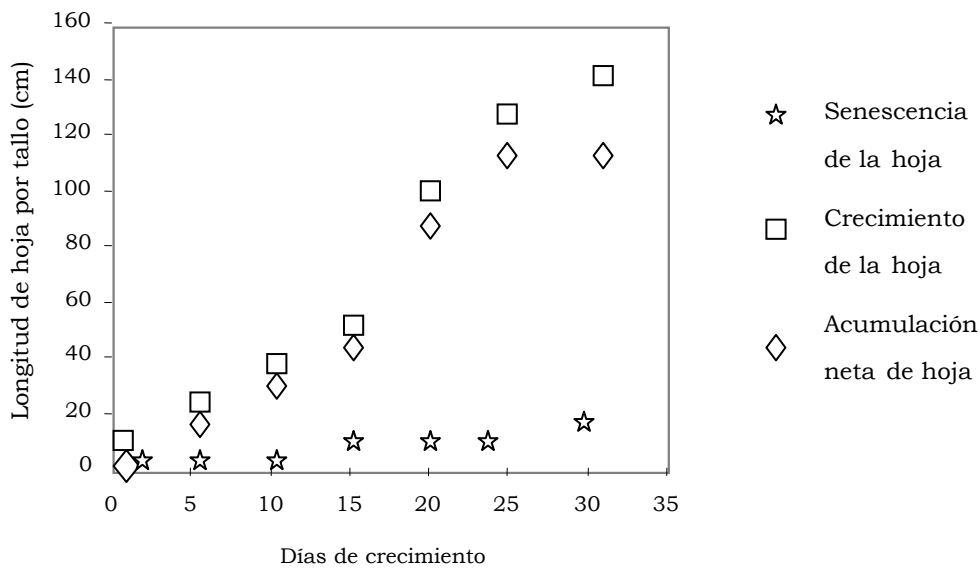


Figura 8. **Combinación de los procesos de crecimiento y muerte de hoja y cantidad neta de hoja verde en *Festuca arundinacea*. (Chapman y Lemaire, 1993).**

reduce el que ocurre internamente en la planta y a través del material muerto. Lo contrario ocurre cuando se adoptan períodos de defoliación superiores al del máximo de acumulación de hoja verde. La opción escogida dependerá de la eficiencia individual de cada uno de los procesos de reciclado.

Atributos funcionales a nivel de tallo

El tallo es la unidad compuesta por una cadena de fitómeros y un meristemo apical activo encargado de la producción de nuevos fitómeros y en último término de la inflorescencia. Si se considera únicamente la reproducción vegetativa como fuente de producción de nuevos tallos, el balance entre las tasas de ramificación de los tallos y las tasas de muerte da como resultado una densidad de población determinada en la pastura. La densidad de tallos, asociada con alguna variable indicadora de su tamaño promedio, puede considerarse como la medida más objetiva de vigor o persistencia de la especie en la pastura. La regulación de la densidad de tallos está asociada con mecanismos independientes o dependientes de ella. Ya se mencionó la importancia de la tasa de aparición de hojas en el establecimiento de una densidad de población de tallos determinada. Además, en ciertos casos o para ciertas especies, es importante considerar los mecanismos reguladores intermedios existentes entre la aparición de un nuevo brote axilar (equivalente a la aparición de una nueva hoja) y el establecimiento de un nuevo tallo a partir de dicho brote. Entre la aparición de una nueva hoja y el establecimiento de un nuevo tallo a partir del brote axilar de esa hoja, hay que considerar algunos atributos funcionales como longevidad y activación de dichos brotes axilares y la supervivencia de los tallos recién emergidos.

Longevidad de los brotes axilares. Los brotes axilares se diferencian con el desarrollo de cada fitómero, pero no se convierten en nuevos tallos inmediatamente, incorporándose mientras tanto a un banco de brotes (Harper, 1977). La longevidad y los patrones de activación de los brotes axilares de forrajeras han sido poco investigados (Briske y Silvertown, 1993); en este sentido se manejan dos hipótesis extremas entre las que se sitúan la mayoría de las especies forrajeras. Por un lado, existen especies con brotes de corta duración y baja tasa de maduración después de su formación. Si en la época de maduración no se dan las condiciones adecuadas de clima o pastoreo, estos brotes axilares pueden morir y poner en peligro la estabilidad futura de la pastura. Este es el caso de la gramínea *C₄ Themeda triandra* frecuente en savanas africanas y australianas, que activa sus brotes axilares al comienzo de la época de lluvias, poniendo en peligro su supervivencia si para entonces se practica un pastoreo intenso (Mott et al., 1992). Por otro lado, las especies con brotes axilares más longevos, como *Panicum maximum* var. *trichoglume*, son menos susceptibles a sufrir daño por perturbaciones externas. Conocer el comportamiento de las forrajeras en este sentido es fundamental para el

manejo de la defoliación o pastoreo y evitar la desaparición del banco de brotes por debajo de un umbral mínimo de regeneración.

Activación de los brotes axilares. La aparición de nuevos tallos a partir de los brotes axilares vivos depende de la calidad de luz que incide sobre estos últimos, independientemente de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (Briske y Silvertown, 1993). Estas radiaciones actúan como un signo ambiental para la planta, que le informan sobre la disponibilidad de recursos en su microambiente, siendo éste un factor dependiente de la densidad de población y el tamaño de los tallos existente en la pastura.

Un gran número de especies forrajeras tropicales tienen la capacidad de elongar sus internudos durante la mayor parte de la vida de sus tallos, con el fin de buscar nichos espaciales con radiación adecuada para la activación de los brotes axilares. Este proceso se acentúa bajo condiciones de alta biomasa en la pastura, donde el horizonte basal del dosel herbáceo se encuentra en condiciones limitantes de luz, pero no así los horizontes superiores. Con el pastoreo, la defoliación produce la escisión de las vainas de las hojas superiores, y aquellas con brotes maduros reciben un aporte de luz adecuado para desarrollar nuevos tallos. La ventaja de la formación de esta biomasa de tallos jóvenes aéreos reside en su posición ventajosa en relación con la luz en el dosel herbáceo.

Una ventaja de las especies forrajeras estoloníferas es su habilidad para invadir áreas descubiertas de suelo. Las plantas con tallos aéreos deben hacer un transporte más largo de nutrimentos hacia y desde las hojas, debido a una proporción mayor de estructura de transporte y soporte (internudos). Estos requerimientos metabólicos extra y su posición más vulnerable en el dosel de la pastura hacen que estos tallos en condiciones de estrés por sequía o defoliación tengan tasas de supervivencia menores que aquellos derivados de brotes basales. Para evaluar las ventajas de las estructuras de las pasturas con una proporción alta de tallos aéreos, es necesario conocer la plasticidad de las especies forrajeras y su capacidad para crear diferentes estructuras, así, especies de crecimiento vertical, por ej., *B. brizantha*, son menos plásticas que otras que tienden a volcamiento como *B. decumbens*. Además, es necesario evaluar cuantitativamente el balance entre las ventajas y desventajas de crear estructuras de pasturas que promuevan la formación de tallos aéreos. Aparte de las consideraciones directas mencionadas sobre la productividad de las especies, la creación de distintas estructuras ligadas con distintas proporciones de tallos aéreos tiene implicaciones en el manejo de los animales en la finca.

Supervivencia de nuevos tallos. La supervivencia de tallos recién emergidos depende de la presencia de recursos disponibles en su microambiente. Entre los factores ambientales la luz suele ser la más limitante, aun más que la disponibilidad de nutrimentos en el suelo (Ong, 1978). La muerte por falta de luminosidad debe ser considerada como un proceso regulador, dependiente de la densidad y tamaño de la población de tallos en la pastura.

La supervivencia de la biomasa de tallos vegetativos nuevos depende también del estado fenológico de los tallos más viejos de la planta. Así, en Nueva Zelanda, Matthew et al. (1991) observaron que si en *Lolium perenne* no se cosechaban en su estado adulto de floración temprana, la supervivencia de los tallos hijos recién emergidos disminuía apreciablemente, lo que afectaba la productividad de la pastura en la siguiente estación. Este proceso es posiblemente debido a la alta demanda de nutrimentos por los tallos adultos para la formación de flores y frutos.

Muerte de tallos adultos. En los sistemas tradicionales de manejo de pasturas la causa más corriente de muerte de los tallos es el corte de sus meristemos apicales. En condiciones de pastoreo, el pisoteo por animales y la deposición de heces pueden también ser causas significativas de la muerte de tallos. Otras causas son la ocurrencia de condiciones ambientales extremas que alteran el normal funcionamiento fisiológico de las plantas.

El corte del meristemo apical de los tallos es normalmente una función de su altura media y de la intensidad de la defoliación. En pastoreo esto ocurre porque el animal consume el forraje siguiendo un patrón basado en la altura de la planta, seleccionando siempre la porción apical del dosel herbáceo. Clements (1989) encontró una mayor tasa de consumo de los meristemas en tres leguminosas tropicales a medida que aumentaban su altura y la carga animal en pastoreo. Además del valor absoluto, es importante considerar de nuevo la capacidad de la especie para adaptarse a la defoliación.

Los efectos de la defoliación sobre la activación de brotes axilares y el incremento de la supervivencia de los tallos más jóvenes ocurren a una escala temporal corta. Para ciertas especies forrajeras se ha observado que en un año completo la defoliación no afecta las tasas de aparición de nuevos tallos. Lo que sí parece cambiar es el patrón temporal de esta aparición, ya que la defoliación puede estimular un alto número de nuevos tallos a las pocas semanas después del pastoreo mientras el dosel herbáceo es escaso, lo que es contrarrestado con menores tasas de aparición en otras épocas del año (Briske y Silvertown, 1993). Para especies más adaptadas a ambientes fértiles, por ej., *L. Perenne*, sí parece existir una relación positiva entre aparición de tallos y frecuencia de pastoreo (Grant et al, 1981).

Uso de la densidad en el diagnóstico de la pastura

Mediante la regulación de la densidad de la pastura a través de la calidad de la radiación recibida es posible establecer una relación logarítmica entre la densidad de población y el tamaño de los individuos de cualquier comunidad vegetal monoespecífica. Para un rango amplio de valores, la relación *log. densidad:log. tamaño* sigue una pendiente fija de aproximadamente $-3/2$. Esta línea, denominada de autoaclorado es un concepto clásico de ecología (Westoby, 1984). El conocimiento de este valor para distintas especies forrajeras y épocas del año permite diagnosticar objetivamente el estado poblacional de una pastura (Matthew et al., 1995; Sackville-Hamilton et al., 1995). Valores cercanos a la línea de autoaclorado indican un estado óptimo de la pastura, mientras que valores cada vez más alejados por debajo de la línea sugieren un estado de degradación cada vez más severo. Los extremos superior e inferior de la línea de autoaclorado tienen un interés especial, ya que representan los límites de plasticidad en el tamaño de la especie. El extremo superior muestra el tamaño máximo, genéticamente determinado, del individuo de la especie. Este tamaño se alcanza cuando no existe competencia intraespecífica por los recursos disponibles. Los descensos posteriores de la población no se verán acompañados por aumentos sucesivos en el tamaño del tallo, con lo cual no resulta interesante sobrepasar nunca ese punto.

El extremo inferior de la línea de autoaclorado señala el tamaño mínimo del individuo que puede compensarse homeostáticamente con un incremento del número de individuos de la población. Para situaciones de defoliación con gramíneas forrajeras cespitosas, este punto de tamaño mínimo se ha relacionado significativamente con la habilidad de la especie para reducir la vaina de su hoja y de esta manera mantener las láminas a una altura no accesible para el animal. Lo mismo ocurre con la longitud de los peciolos para leguminosas estoloníferas (Chapman y Lemaire, 1993). En la Figura 9 se puede observar la distinta capacidad plástica de dos especies de gramíneas forrajeras con hábitats y formas de crecimiento diferentes *Pennisetum clandestinum* que tiene su óptimo en clima tropical húmedo y es estolonífero, y *L. perenne* de clima templado y cespitoso. *Lolium perenne* tiene una mayor capacidad de reducir su tamaño mientras aumenta su densidad con valores mínimos de 1.35 mg/tallo y densidades máximas mayores que 50,000 tallos/m²; mientras que *P. clandestinum* presenta un tamaño mínimo de 30 mg/tallo y densidades máximas cercanas a 10,000 tallos/m². Se observa para *P. clandestinum* (Figura 10) que los pastoreos intensivos no reducen el tamaño mínimo del tallo y sí producen su muerte, descendiendo, por tanto, la densidad de la población.

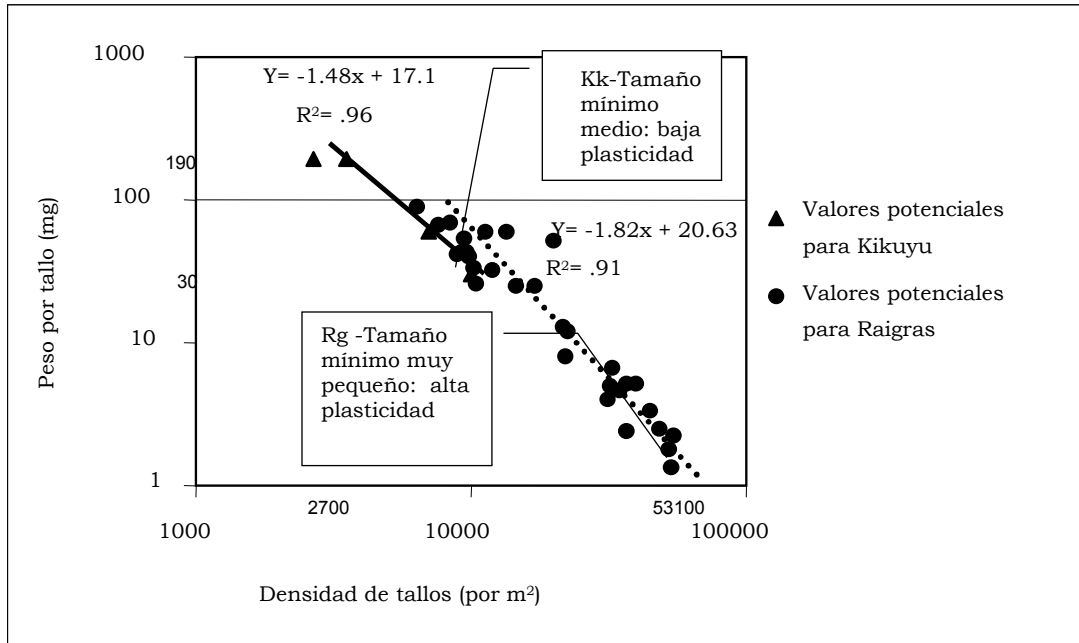


Figura 9. Relaciones entre densidad de tallos y peso por tallo en pastos kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) y raigrás (*Lolium perenne*). Adaptado de Mears y Humphreys 1974) y Davies 1988).

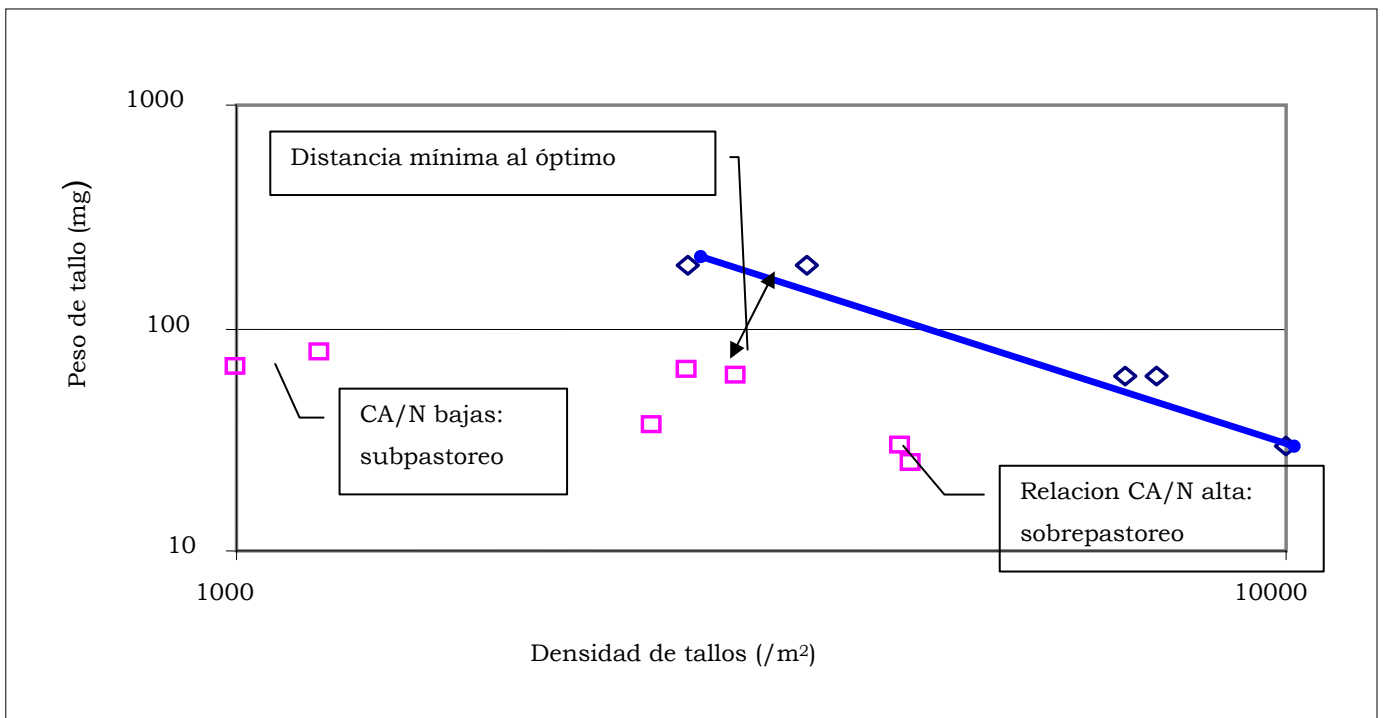


Figura 10. Relaciones peso:densidad de tallos en pasto de kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) con distintas dosis de fertilización nitrogenada (N) y cargas animal (CA). Aadaptado de Mears y Humphreys 1974).

La planta

La planta es una unidad fisiológica integrada por varios puntos de crecimiento (tallos) y una sola raíz (ver Figura 1). La capacidad de la planta de acumular reservas, normalmente en la corona basal o en las raíces principales, y su capacidad para movilizar esas reservas a sus distintos componentes le permiten amortiguar situaciones ambientales de estrés como la defoliación. Esta capacidad amortiguadora es una función de su tamaño, medido como peso de sus distintos componentes: hojas, tallos, raíces y parte aérea, y no del número de tallos o ramificaciones (Brock y Hay, 1993; Briske y Silvertown, 1993).

La dinámica en tamaño y población de las plantas, cuando la regeneración por semillas no es significativa, es función de su composición en grupos de tallos de distintas edades. Cuando un tallo envejecido muere, su conexión con el resto de tallos desaparece. Esto implica que tallos más jóvenes emergidos a partir de ese tallo se independizan de la planta madre y dan lugar a una nueva planta. Esta dinámica de formación de nuevas plantas más pequeñas es más evidente en especies estoloníferas (Chapman, 1983), que en aquellas de crecimiento en macollas, donde las conexiones entre tallos son mucho más numerosas.

Debido a la importancia que tiene el tamaño de la planta sobre la tolerancia a los cambios a que es sometida, es importante buscar un atributo de fácil medición que pueda dar una idea de su capacidad amortiguadora. Brock y Hay (1993) sugieren el peso de los estolones en trébol blanco como buen indicador de su nivel en hidratos de carbono solubles. Fulkerson y Slack (1994) en raigrás inglés relacionan el nivel de hidratos de carbono solubles máximo con el número medio de hojas por tallo de la planta. Briske y Silvertown (1993) proponen el uso del área basal de la planta como uno de los indicadores para predecir cambios en la sucesión entre distintas gramíneas cespitosas.

Comentario

El uso de atributos funcionales de las plantas forrajeras se presenta como una herramienta valiosa para estudiar la dinámica de las pasturas y prevenir posibles procesos de degradación. Además de los atributos funcionales morfológicos y poblacionales, existe un gran número de atributos funcionales de carácter fisiológico que tienen importancia en estudios ecológicos comparativos entre especies o variedades (Hendry y Grime, 1993). El uso de muchos de estos atributos fisiológicos en programas de selección genética de variedades, junto a las pruebas agronómicas habituales, pueden representar una base mucho más sólida en la identificación de las mejores variedades para distintas zonas biogeográficas y formas de manejo. Según este

esquema sería necesario delimitar para cada atributo funcional su plasticidad y sensibilidad al ambiente y el manejo para cada variedad forrajera en evaluación.

La incorporación de atributos funcionales poblacionales y morfogénéticos en modelos de simulación mecanísticos de crecimiento y utilización de las pasturas supone un reto que permitiría aumentar la validez de dichos modelos en situaciones extremas de sequía y sobrepastoreo, lo cual actualmente no se cumple satisfactoriamente. Esto es debido a que estos modelos no representan explícitamente las unidades menores de organización de la pastura (ver Figura 1), usando como unidad de trabajo básica la parcela de pasto. Mientras los niveles de pastoreo o las perturbaciones ambientales se sitúen dentro de ciertos límites, la organización de la pastura es capaz de amortiguar estos efectos mediante interacciones entre sus distintos niveles. Cuando se sobrepasan estos límites de perturbación la compensación entre niveles no se alcanza y si se utiliza un modelo de simulación basado en una unidad mayor (por ej. el área) los resultados alcanzados son erróneos.

Finalmente, los atributos funcionales explicados en este documento pueden tener una aplicación directa en la finca. Para ello, tras un periodo de investigación sobre el comportamiento de los diferentes atributos, tanto en campo como en ambiente controlado, se deben elegir aquellos atributos a utilizar por el productor, técnico o extensionista, según su sensibilidad para predecir el futuro estado del pasto a corto y medio plazo, su sencillez y rapidez de medición y su representatividad para el área de la especie que se trate. Los datos recopilados en la finca se interpretarán mediante un modelo de simulación o reglas más sencillas que propondrán opciones de manejo del pasto de acuerdo con las condiciones ambientales que se prevean.

Bibliografía

- Agnusde, M. G.; Mazzanti, A.; Cordero, J.; y Wade, M. H. 1997. Leaf appearance rate of native and introduced grasses under different intensities of continuous grazing. En: Proc. 18th. Int. Grass. Cong., Canada.
- Boddey, R. M.; Rao, I. M.; y Thomas, R. J. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En: J. W. Miles, B. L. Maass, y C. B. do Valle (eds.). *Brachiaria: Biology, agronomy and improvement*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Cali, Colombia. p. 72-86.
- Briske, D. D. y Silvertown, J. W. 1993. Plant demography and grassland community balance: The contribution of population regulation mechanisms. En: *Grasslands for our World*. Proc. 17th. Int. Grass. Cong. Hamilton, Nueva Zelanda. p. 105-111.

- Brock, J. L y Hay, R. J. M. 1993. An ecological approach to forage management. En: Grasslands for our World. Proc. 17th. Int. Grass. Cong., Hamilton, Nueva Zelanda. p. 258-263.
- _____ ; _____ ; Thomas, V. J. y Sedcole, R. J. 1988. Morphology of white clover (*Trifolium repens* L.) plants in pastures under intensive sheep grazing. J. Agric. Sci. 111:273-283.
- Cadish, G.; Schunke, R. M.; y Giller, K. E. 1994. Nitrogen cycling in a pure grass pasture and a grass-legume mixture on a red Latosol in Brazil. Trop. Grassl. 28:43-52.
- Chapman, D. F. 1983. Growth and demography of *Trifolium repens* stolons in grazed hill pastures. J. Applied Ecol. 20:597-608.
- _____ y Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. Grasslands for our World. Proc. 17th. Int. Grass. Cong. Hamilton, Nueva Zelanda. p. 55-64
- Clements, R. J. 1989. Rates of destruction of growing points of pasture legumes by grazing cattle. Proceedings of the XVI International Grassland Congress. Nice. p. 1027-108.
- Curll y Wilkins. 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. Grass Forage Sci. 37:291-297.
- Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. En: M. B. Jones y A. Lazenby (eds.). The Grass Crop. Chapman and Hall. Londres y Nueva York. p. 85-127.
- Deregibus, V. A.; Sánchez, R. A.; y Casal, J. J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* sp. Plant Physiol. 72:900-12.
- _____ ; _____ ; _____ ; y Trlica, M. J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. J. Applied Ecol. 22:199-206.
- Fisher, M. J. y Cruz, P. 1994. Some ecophysiological aspects of *Arachis pintoi*. En: P. C. Kerridge and B. Hardy (eds.). Biology and agronomy of forage *Arachis*. Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT). p. 53-70.
- _____ y Kerridge P. C. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En: J. W. Miles, B. L. Maass, y C. B. do Valle (eds.). *Brachiaria*: Biology, agronomy and improvement. Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Cali, Colombia. p. 43-52.
- Frame, J. y Newbould, P. 1986. Agronomy of white clover. Adv. Agron. 40:1-88.
- Fulkerson, W. J. y Slack, K. 1994. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. Grass Forage Sci. 49:373-377.
- Grant, S. A.; Barthram, G. T.; y Torvell, L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *lolium perenne* swards. Grass Forage Sci. 36:155-168.
- Gutteridge, R. C. 1985. Survival and regeneration of four legumes oversown into native grasslands in northeast Thailand. J. Applied Ecol. 22:885-894.

- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres.
- Hendry, G. A. F. y Grime, J. P. 1993. Comparative plant ecology . A laboratory manual. Chapman and Hall, Londres.
- Herrero, M.; Fawcett, R. H.; Silveira, V.; Busqué, J.; Bernués, A.; y Dent, J. B. 2000. Modelling the growth and utilisation of kikuyu grass (*Pennisetum clandestinum*) under grazing 1. Model definition and parameterisation. Agric. Systems 65, 73-97.
- Humphreys, L. R. 1991. Tropical pasture utilisation. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Jones, M. B. 1988. Water relations. En: M. B. Jones y A. Lazenby (eds.). The Grass crop. The physiological basis of production. Chapman y Hall, Londres. p. 205-242.
- Keller-Grein, G.; Maass, B. L.; y Hanson, J. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En: J. W. Miles; B. L. Maass; y C. B. do Valle (eds.). *Brachiaria: Biology, agronomy and improvement*. Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Cali, Colombia. p. 16-42.
- Matthew, C.; Chu, A. C. P.; Hodgson, J.; y Mackay, A. D. 1991. Early summer pasture control: ¿What suits the plant? Proceedings of the New Zealand Grassland Association 53: 73-77.
- _____; Lemaire, G.; Sackville-Hamilton, N. R.; y Hernandez-Garay, A. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. Annals Botany 76:579-587.
- Mears, P. T. y Humphreys, L. R. 1974. Nitrogen response and stocking rate of *Pennisetum clandestinum* pastures. 1. Pasture nitrogen requirement and concentration, distribution of dry matter and botanical composition. J. Agric. Sci. 83:451-468.
- Miles, J. W.; Maass, B. L.; y do Valle, C. B. (eds.). 1996. *Brachiaria: Biology, agronomy and improvement*. Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Cali, Colombia.
- Mott, J. J.; Ludlow, M. M.; Richards, J. H.; y Parsons, A. J. 1992. Effects of moisture supply in the dry season and subsequent defoliation on persistence of the savanna grasses *Themeda triandra*, *Heteropogon contortus* and *Panicum maximum*. Austr. J. Agric. Res. 43:241-260.
- Murphy, J. S. y Briske, D. D. 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value and current perspectives. J. Range Manag. 45:419-429.
- Ong, C. K.; Marshall, C.; y Sagar, G. R. 1978. The physiology of tiller death in grass swards. 2. Causes of tiller death in a grass sward. J. Brit. Grassl. Soc. 33:205-211.
- Rao, I. M.; Kerridge, P. C.; y Macedo, M. C. M. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En: J. W. Miles; B. L. Maass; y C. B. do Valle (eds.). *Brachiaria: Biology, agronomy and improvement*. Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Cali, Colombia. p. 53-71.
- Sackville-Hamilton, N. R.; Matthew, C.; y Lemaire, G. 1995. Self thinning: A re-valuation of concepts and status. Annals Botany 76:569-577.

- Schnyder, H.; Seo S.; y Kuhbauch, W. 1997. Leaf growth in *Lolium perenne* L. En: Proc. 18th. Int. Grass. Cong., Canada.
- Schwinning, S. y Parsons, A. J. 1996. A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass. *J. Ecology* 84:815-826.
- Thomas, R. J. 1992. The role of the legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. *Grass Forage Sci.* 47:133-142.
- Valle, C. B., do; Calixto, S.; y Amézquita, M. C. 1993. Agronomic evaluation of *Brachiaria* germplasm in Brazil. Proc. 17th. Int. Grass. Cong., Hamilton, Nueva Zelanda. p. 511-512.
- Varlet-Grancher, C.; Moulia, B.; y Jacques, R. 1997. Phytochrome mediated effects on white clover morphogenesis. En: Proc. 18th. Int. Grass. Cong., Canada.
- Vine, D. A. 1978. Sward structure changes within a perennial ryegrass sward: leaf appearance and death. *Grass Forage Sci.* 38:231-242.
- Walker, B. H. 1993. Stability in rangelands: Ecology and economics. En: Grasslands for our World. Proc. 17th. Int. Grass. Cong., Hamilton, Nueva Zelanda. p. 704-709
- Walker, B. 1980. Effects of stocking rate on perennial tropical legume-grass pastures. PhD. Thesis, University of Queensland.
- Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.* 14:167-225.
- Wilson, J. R. y Mannelje, L. 1978. Senescence, digestibility and carbohydrate content of buffel grass and green panic leaves in swards. *Aust. J. Agric. Res.* 29:503-516.