

1

REVISIÓN CIENTÍFICA

BASES ECOFISIOLÓGICAS PARA EL MANEJO DE LOS PASTOS TROPICALES

P. P. DEL POZO RODRÍGUEZ

Departamento Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria. Universidad Agraria de la Habana. Apartado 18.

San José de las Lajas. La Habana (Cuba).

e-mail: delpozo@isch.edu.cu, delpozoro@yahoo.com

RESUMEN

El estudio de la dinámica de los ecosistemas de pastos ha sido una temática aún poco estudiada en las regiones tropicales. En el presente artículo se analizan aspectos ecofisiológicos básicos relacionados con el crecimiento y la calidad de los pastizales, así como los principales factores ambientales y de manejo que lo afectan. Las características anatómo-fisiológicas que poseen las gramíneas (C_4) y leguminosas (C_3) tropicales le confieren adaptación y potencialidades de hasta 57 y 40 g m⁻² día⁻¹ y de 85 y 32 t MS ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente y valores de digestibilidad que pueden llegar a ser óptimos en dependencia de la especie y las condiciones ambientales. Se discute como la temperatura, radiación, precipitaciones y algunos de los factores de manejo (frecuencia, altura de corte o pastoreo, carga y tiempo de estancia) modifican el crecimiento y la calidad de los pastos, los cuales actúan de forma conjunta con estrecha relaciones e interrelaciones en dependencia de la época del año. Bajo condiciones de pastoreo los cambios productivos y de calidad en el tiempo están relacionados directamente con la cantidad y composición estructural del material residual después del pastoreo. No obstante, las respuestas productivas en el pasto por el aumento de la intensidad de pastoreo no son proporcionales con el nivel de oferta a los animales, de ahí que dicha técnica deba manejarse de forma tal que no afecte el equilibrio suelo-planta-animal en los sistemas, aprovechando los beneficios que se produce en los suelos por el aporte de orina y heces. Con el conocimiento actual es posible diseñar estrategias de manejo que permitan desarrollar sistemas de explotación más racional e intensivos en correspondencia a las condiciones ecológicas predominantes en nuestros países. Se sugiere continuar profundizando en el estudio de la estructura y fisiología de los pastos tropicales.

Palabras clave: Plantas C_3 y C_4 , factores climáticos y de manejo, crecimiento, calidad de pastizales.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años en la mayoría de los países de América tropical se han presentado problemas de baja productividad en el ganado, y entre las causas fundamentales que lo motivan se encuentran la baja calidad de los pastizales y el alto nivel de degradación que estos poseen, los cuales alcanzan aproximadamente el 50% de la superficie pastable (Serrano y Toledo, 1990; Botero, 1997).

La actual situación de deterioro de los ecosistemas ganaderos requiere de profundas transformaciones en su explotación basados en principios agroecológicos, donde los sistemas ganaderos se consideren como un ecosistema y no como una simple gestión técnica-económica. Esta nueva visión requiere del conocimiento de las leyes que rigen el funcionamiento de cada uno de los elementos y procesos que forman el sistema, con el propósito de maximizar el flujo de energía y el reciclaje de materiales.

El estudio de la dinámica de los ecosistemas de pastos y en especial su capacidad de transformación de energía lumínica y otros sustratos como factores determinantes del crecimiento ha sido una temática aún poco estudiada en las regiones tropicales (Alexandre y Cruz, 1992; Del Pozo, 1998). La mayoría de la información obtenida en este sentido se limita a la representación algebraica de los cambios que se producen en la fitomasa o en los constituyentes químicos en la planta a través del tiempo y en otros casos se realizan análisis del crecimiento a través de índices empíricos pero sin penetrar en la esencia de las múltiples y complejas funciones que se desarrollan en las diferentes estructuras morfológicas ni las relaciones e interrelaciones que se establecen entre el método de explotación y el complejo ambiental, los cuales constituyen factores claves para el desarrollo de prácticas de manejo en los recursos forrajeros.

El presente artículo tiene como objetivo analizar aspectos ecofisiológicos básicos relacionados con el crecimiento y la calidad de los pastizales en las regiones tropicales y los principales factores ambientales y de manejo que lo afectan.

CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES, FISIOLÓGICAS Y BIOQUÍMICAS DE LOS PASTOS TROPICALES. SU RELACIÓN CON EL CRECIMIENTO Y LA CALIDAD

El potencial de crecimiento y producción de los pastos está en dependencia de la vía metabólica utilizada para llevar a cabo la fotosíntesis, así como de su relación con la respiración. De ahí que la productividad de los pastizales dependa de la eficiencia de conversión que realicen del CO₂ atmosférico, de los nutrientes, de la humedad de los suelos y la energía solar.

En las regiones tropicales predominan un amplio número de especies de plantas que poseen vías metabólicas diferentes como son: las gramíneas tropicales (vía fotosintética, ácido dicarboxílicos, C_4) y las leguminosas tropicales (vía ácido fosfoglicéricos, C_3). Además, se ha informado la presencia de híbridos naturales en gramíneas que poseen comportamientos intermedios (C_3/C_4) (Akin *et al.*, 1983), los cuales presentan características anatómicas, bioquímicas y fisiológicas particulares que las diferencian en su comportamiento productivo, cuando las condiciones ambientales no son limitantes.

Las plantas C_4 poseen una estructura foliar conocida como anatomía de Kranz que se caracteriza por tener las células del mesófilo dispuestas en corona alrededor de la vaina de los haces vasculares, las cuales poseen paredes celulares gruesas con cloroplastos de mayor tamaño, más abundante y en disposición específica, mientras que las C_3 presentan un solo tipo de célula con cloroplastos que tienen una estructura agranal y un menor grado de especialización.

Las vías bioquímicas a través de las cuales estas especies realizan la fotosíntesis también presentan diferencias. En las células del mesófilo de las plantas C_3 , la enzima receptora del CO_2 es la ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa - oxigenasa (RUBISCO) y el producto primario en el proceso de reducción es el ácido 3-fosfoglicérico (APG), el cual se reduce a gliceraldehido 3-fosfato (GAP), compuesto de alto nivel energético y punto de partida para la síntesis de hexosas, de las cuales una parte de ellas son empleadas para la regeneración de la RUBISCO (Ciclo de Calvin-Benson).

En las plantas C_4 tiene lugar una primera fijación del CO_2 mediante la enzima fosfoenol-pirúvico-carboxilasa (PEPC) en ácidos dicarboxílicos tetracarbonados en las células del mesófilo, el cual es transportado hacia las células de las haces vasculares (Sistema de bombeo) donde tiene lugar la descarboxilación, concentración del CO_2 y una fijación vía ciclo de Calvin-Benson (Figura 1). Los carbonos restantes (alanina o pirúvico) regresan al mesófilo, donde se completa su conversión en molécula aceptora primaria (PEPC). Esta distribución funcional entre los dos tipos de células se le denomina fotosíntesis cooperativa (Jiménez, 1996).

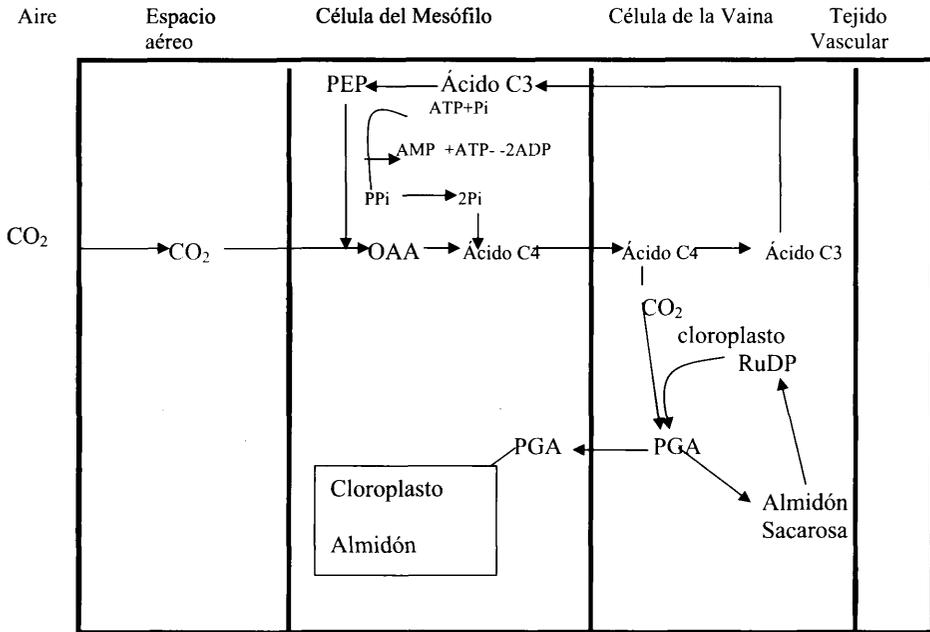


FIGURA 1

Ciclo de asimilación del carbono en plantas C₄ (Jiménez 1996).*Carbon assimilation cycle for C₄ plants.*

Existen tres grupos de subtipos metabólicos a los que se nombra según la enzima que cataliza la descarboxilación (NADP-enzima málico, NAD-enzima málico y PEP-carboxiquinasa), en los cuales se encuentran un grupo importante de las especies que comúnmente forman parte de los ecosistemas de pastos en las regiones tropicales.

Otras de las características bioquímicas que poseen este grupo de plantas es la alta afinidad de la enzima PEPC por el CO₂ y la mayor actividad carboxilasa de la enzima RUBISCO en las células del haz vascular que permiten que el proceso fotosintético sea aparentemente insensible a los cambios de concentración de O₂ atmosférico y respondan de forma positiva al aumento de la concentración de CO₂ atmosférico, lo cual garantiza que la fotosíntesis se desarrolle bajo condiciones más estables, siempre que no exista inhibición enzimática por altas o bajas de temperaturas (Simón y Hatch, 1994).

En las plantas C₃ la actividad de la RUBISCO es dependiente de las concentraciones relativas de CO₂ y O₂ atmosférico (Tabla 1). Cuando las concentraciones de CO₂ en el aire es normal, la relación CO₂/O₂ en el sitio de la RUBISCO durante la fotosíntesis máxima es aproximadamente 0,025 y con este valor la relación de la actividad

carboxilasa a oxigenasa es de aproximadamente 2,5. Esto da una tasa de pérdida de CO₂ por fotorespiración equivalente a un 20% de la tasa de asimilación bruta fotosintética. Cuando la concentración de CO₂ es 10 veces mayor a la normal, se elimina prácticamente la actividad oxigenasa y se reduce la pérdida de CO₂ de la fotosíntesis bruta a menos de un dos por ciento de la asimilación bruta.

TABLA 1

Concentraciones de CO₂ y O₂ en el sitio de la RUBISCO, actividades carboxilasa y oxigenasa de esta enzima y pérdidas de CO₂ por fotorespiración en % de la fotosíntesis bruta en plantas C₃ (Hatch, 1992).

CO₂ and O₂ concentrations in the RUBISCO site, carboxilasa and oxigenasa activities of this enzyme and photo-respiration losses of CO₂ as % of the gross photosynthesis in C₃ plants.

[CO ₂ aire]	CO ₂ /O ₂	Carboxilasa	Oxi-Fotorespiración CO ₂ %
[CO ₂ aire] x 1	0,025	2,5	20
[CO ₂ aire] x 10	0,25	25,0	2

Estos elementos estructurales y bioquímicos hacen que estos grupos de plantas muestren comportamientos fisiológicos diferentes. En la tabla 2 se presenta de forma resumida las principales características de las plantas C₃ y C₄, destacándose la superioridad funcional de las C₄ en: mayor eficiencia de conversión de la energía lumínica y utilización del agua y superior tolerancia a las altas temperaturas de las regiones tropicales.

A pesar de las ventajas antes señaladas, las plantas C₄ requieren de un costo energético (ATP) superior para el desarrollo de la fotosíntesis, aunque existe una amplia variación en los valores entre especies, lo cual puede estar relacionado en parte a diferencias metabólicas. No obstante el balance energético general es superior, debido a que realiza una mayor actividad fotosintética por unidad de superficie foliar.

Esta mayor eficiencia fotosintética le confiere a las plantas C₄ mayores niveles de crecimiento y producción de masa seca con respecto a las plantas C₃, cuyos valores pueden alcanzar hasta 57,40 g m⁻² día⁻¹ y de 85 t MS ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente, siempre que no existan limitaciones biológicas y que las condiciones ambientales sean favorables (Tablas 3 y 4). Sin embargo, este potencial no está en correspondencia con los niveles de producción por animal que se alcanza, cuyas razones están asociadas a las características anatómicas y morfológicas particulares que poseen, que la hacen menos digestible y con un menor valor de consumo.

TABLA 2
Características fisiológicas diferenciales entre las plantas C₃ y C₄
Differential physiologic features among plants C₃ and C₄

Características	C ₄	C ₃
Capacidad fotosintética, mg CO ₂ /dm ² /h ⁽³⁾	40-60	20-30
Fotorrespiración neta, mg CO ₂ /dm ² /h ⁽¹⁾	No existe aparentemente	5-15
Punto de saturación lumínica, Klux ⁽³⁾	60	20-30
Eficiencia del uso de agua, g agua/g MS	450-950	250-350
Relación fotosíntesis/transpiración ⁽²⁾	Baja	Alta
Temperatura óptima de crecimiento, °C ⁽³⁾	22-35°C	15-22°C
Temperatura mínima de crecimiento, °C ⁽³⁾	10-15°C	5°C
Eficiencia en el uso del nitrógeno ⁽⁴⁾	Alta	Baja
Requerimiento Energético ² Teórico ⁽³⁾ CO ₂ :ATP:NADPH-H ⁺	1:5:2	1:3:2

(1) Whiteman (1980), (2) Valdés y Balbín (1992) (3).Mesa (1996), (4) Jiménez (1996).

TABLA 3
Comparación de tasas de crecimiento máxima entre gramíneas tropicales C₄, leguminosas tropicales C₃, gramíneas templadas y leguminosas templadas C₃.
Comparison of maximum growth rates among C₄ tropical grasses, C₃ tropical legumes, and C₃ temperate grasses and legumes.

Especies	Lugar	Tasa de Crecimiento (g m ⁻² día ⁻¹)
Gramíneas tropicales C ₄		
<i>Panicum maximum</i>	Brismane, Australia, 27° S	57
<i>Penisetum typhoides</i>	N.T., Australia, 14° S	54
<i>Sorghum spp.</i>	California, 39° N	51
<i>Pennisetum purpureum</i>	El Salvador, 14° N	39
Leguminosas tropicales C ₃		
<i>Stylosanthes humilis</i>	N.T., Australia, 14° S	
Gramíneas templadas C ₃		
<i>Festuca arundinacea</i>	Aberystwyth, U.K., 52° N	43
<i>Dactylis glomerata</i>	Aberystwyth, U.K., 52° N	40
<i>Lolium perenne</i>	Aberystwyth, U.K., 52° N	28
<i>Lolium perenne</i>	Wageninge, Holanda, 52° N	20
Leguminosas templadas C ₃		
<i>Trifolium pretense</i>	Palmerston N. Z. 40° S	23
<i>Medicago sativa</i>	California, 39° N	23

TABLA 4

Comparación de los valores de producción neta máxima anual entre gramíneas tropicales C₄, leguminosas tropicales C₃, gramíneas y leguminosas templadas C₃.

Comparison of maximum annual net yield values among C₄ tropical grasses, C₃ tropical legume and C₃ grasses and legumes.

Especies	Lugar	Producción neta (t MS ha⁻¹ año⁻¹)
Gramíneas tropicales C₄		
<i>Pennisetum purpureum</i>	El Salvador, 14° N	85
<i>Pennisetum purpureum</i>	Puerto Rico, 18° N	85
<i>Digitaria decumbens</i>	Palmira Colombia, 18° N	51
<i>Panicum maximum</i>	Puerto Rico, 18° N	49
<i>Sorghum spp.</i>	California, 33° N	47
<i>Sorghum spp.</i>	California, 38° N	30
<i>Penisetum typhoides</i>	N.T., Australia, 14° S	22
Leguminosas tropicales C₃		
<i>Leucaena leucocephala</i>	Qld, Australia 17-5° S	32
Gramíneas templadas C₃		
<i>Lolium perenne</i>	Aberystwyth, U.K., 52° N	25
<i>Lolium perenne</i>	Wageninge, Holanda, 52° N	22
Leguminosas Templadas C₃		
<i>Medicago sativa</i>	California, 39° N	31

Las plantas C₄ presentan una mayor cantidad de tejido vascular y esclerénquima en sus hojas, las cuales están rodeadas por una doble capa de células con paredes gruesas y suberizadas que la hacen más resistentes al rompimiento mecánico y al ataque microbiano (Wilson, 1993a). Además, las células del mesófilo que estructuralmente son más digestibles, se encuentran en una menor proporción que en las C₃, mostrando una relación con los tejidos vasculares de 1,8 a 3,7. Esto hace que disminuya la tasa de degradación, mayor tiempo de retención ruminal y por ende menor consumo (Minson y Wilson, 1994).

Recientemente, Moore y Hatfield (1994) señalaron que las gramíneas tropicales (C₄) presentan mayor contenido y distribución de la lignina en la matriz de la pared celular a través de toda la planta, la cual se encuentra fuertemente enlazada con la hemicelulosa por medio de varios tipos de enlaces covalentes (Curnu *et al.*, 1994) que limita la degradación del resto de los componentes estructurales y por ende su digestibilidad. Aunque en las leguminosas el contenido de lignina es superior, su presencia sólo se limita al tejido vascular.

Las gramíneas tropicales (C₄) presentan una menor concentración de proteína bruta (N x 6,25) y limitan el consumo voluntario cuando sus contenidos no sobrepasan el siete por ciento de la masa seca. Las leguminosas tropicales poseen un mayor contenido y mejor balance de aminoácidos. No obstante, entre especies de leguminosas se presentan importantes diferencias en cuanto a la solubilidad de la proteína (Norton y Poppi, 1995).

Por otra parte, las leguminosas presentan metabolitos secundarios o factores antinutricionales que pueden afectar la digestibilidad, el consumo, la productividad animal e incluso provocar desordenes metabólicos o la muerte cuando estos no son conocidos. Los principales compuestos presentes en las leguminosas tropicales son: Glucósidos cianogénicos, mimosina, taninos, cumarinas, alcaloides, lectinas, zaponinas (Chongo, 2000; Días-Sánchez, 2000). En la actualidad existen resultados que muestran la posibilidad de reducir la presencia de estos compuestos en las plantas.

ALGUNOS FACTORES CLIMÁTICOS QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO Y LA CALIDAD DE LOS PASTOS

Los pastos poseen características fisiológicas y morfológicas propias que le brindan adaptación específica para su crecimiento y calidad. Sin embargo, estos experimentan modificaciones morfológicas, en el rendimiento y su calidad cuando ocurren cambios en las condiciones climáticas, donde la temperatura, la radiación solar (cantidad y calidad), las precipitaciones y su distribución son los componentes que más determinan en las condiciones tropicales.

Temperatura

Los procesos bioquímicos y fisiológicos básicos relacionados con la síntesis, transporte y degradación de sustancias en las plantas están influenciados por la temperatura, por el grado de relación que éstas poseen con la cinética de las reacciones bioquímicas y el mantenimiento de la integridad de las membranas.

No todas las especies de pastos tienen el mismo valor óptimo de temperatura para el cumplimiento de estas funciones. Así, Baruch y Fisher (1991) informaron que en las gramíneas tropicales, el óptimo fotosintético se encuentra entre los 35-39 °C y en las leguminosas entre los 30 a 35 °C (Tabla 5) con una alta sensibilidad a las bajas temperaturas, cuyos efectos negativos en el crecimiento ocurren entre los 0 y 15 °C y en algunas especies a los 20 °C, lo cual está dado por la baja conversión de azúcares en los tejidos de las plantas, producto de una disminución en los procesos de biosíntesis y por un déficit energético producido por una reducción en la tasa respiratoria.

TABLA 5

Temperatura óptima, mínima y máxima (°C) en las hojas para el desarrollo de la fotosíntesis en un grupo de gramíneas y leguminosas tropicales.

Leaves optimum, minimum and maximum temperatures (°C) in for the development of photosynthesis in a group of tropical grasses and legumes.

	Óptima	Mínima	Máxima
Gramíneas tropicales C₄			
<i>Brachiaria ruziziensis</i>	38	9	56
<i>Cenchrus ciliaris</i>	39	6	61
<i>Cynodon dactylon</i>	35	-	-
<i>Panicum maximum</i>	38	10	58
<i>Pennisetum purpureum</i>	37	7	59
<i>Sorghum alnum</i>	40	5	52
<i>Sorghum spp.</i>	35	-	-
Leguminosas tropicales C₃			
<i>Neonotonia wightii</i>	31	5	50
<i>Macroptilium antroprupureum</i>	30	6	50

Además, se informó por estos autores que cuando las frecuencias de temperaturas por debajo de los 15°C se incrementan durante el período de crecimiento, los asimilatos formados se acumulan gradualmente en los cloroplastos y pueden afectar la tasa de asimilación y traslocación de metabolitos y hasta provocar daños físicos en el aparato fotosintético que limitará el crecimiento de los pastizales.

Las temperaturas por encima del óptimo también reducen sustancialmente el crecimiento, debido a una disminución de la actividad fotosintética por inactivación enzimática y a un incremento de la demanda respiratoria (respiración y fotorespiración), (Pollock, 1990). Además, bajo estas condiciones aumenta la tasa transpiratoria y se crea un balance hídrico negativo que reduce la expansión celular y por ende el crecimiento.

Uno de los mecanismos estructurales utilizados por los pastos para reducir los efectos de estrés por altas temperaturas es el aumento del contenido de la pared celular, fundamentalmente en lignina, la cual reduce marcadamente la digestibilidad y la calidad de éstos.

Wilson *et al.* (1991) al estudiar el efecto del aumento de la temperatura en el contenido de componentes estructurales y la digestibilidad en las hojas y tallos de *Cynodon dactylon* (L.) Pers, *P. maximum* Jacq. var *trichoglume*, *Panicum laxaum*, *Lolium perenne* L. y *Medicago sativa* L. encontraron que la reducción en la digestibilidad de la materia orgánica y de la pared celular estaba asociado a un aumento en la lignificación de sus tejidos. Aunque, Nelson y Moser (1994) argumentaron que pudieran existir otros

mecanismos que influyan en este proceso, pero aún la información es muy limitada. Probablemente esto explique el efecto contrario que ocurre en el contenido de la pared celular del *Paspalum notatum* Flugge con el aumento de la temperatura.

Diferentes trabajos en nuestras condiciones ponen en evidencia el efecto de la temperatura en el crecimiento y calidad de los pastos, aunque en este último la información no es suficiente. Herrera (1984) relacionó un grupo de elementos climáticos con los rendimientos del *Cynodon dactylon* Cruzada 1, *P. maximum* Jacq. y *Cenchrus ciliaris* L. en el período de diciembre a marzo y encontró que las temperaturas máximas y mínimas fueron los únicos elementos que se relacionaron significativamente con el rendimiento de estas especies. Además, señaló que el número de días con temperaturas mínimas por debajo de 20°C también se relacionó significativamente con este indicador.

En los trabajos desarrollados con otras especies de pastos se encontró que el rendimiento de la *Digitaria decumbens* Stent en los meses más fríos del año (enero - febrero) osciló entre los cinco y siete kilogramos de masa seca por hectárea por día en condiciones de secano y sin fertilización pero con la aplicación de fertilizantes e irrigación los rendimientos no sobrepasaron los 24 kg MS ha⁻¹ día⁻¹.

En el resto de los meses del año el crecimiento y producción de los pastos muestra un comportamiento diferente, donde la temperatura no es un elemento limitante. Esto se corrobora en los trabajos de Ayala *et al.* (1989) en el crecimiento del *Pennisetum purpureum* sp y similares resultados son informados por Del Pozo *et al.* (2001) en el *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst, los cuales mostraron su crecimiento máximo en el período de mayo a octubre.

Radiación Solar

La radiación solar es un elemento climático que se encuentra estrechamente relacionado con procesos fisiológicos fundamentales vinculados con el crecimiento y los cambios morfológicos que experimentan los pastos y forrajes a través de su desarrollo. La conversión de energía solar en biomasa en los pastos es variable y depende de las vías metabólicas a través de las cuales efectúa la fotosíntesis, por lo que la tasa fotosintética de los pastos es una función de la energía disponible. Las plantas C₃ sometidas a altas intensidades de radiación afectan la tasa de asimilación neta y alcanzan el estado de saturación lumínica en sus hojas a valores de 300-400 j m⁻² seg⁻¹ bajo condiciones controladas (Figura 2).

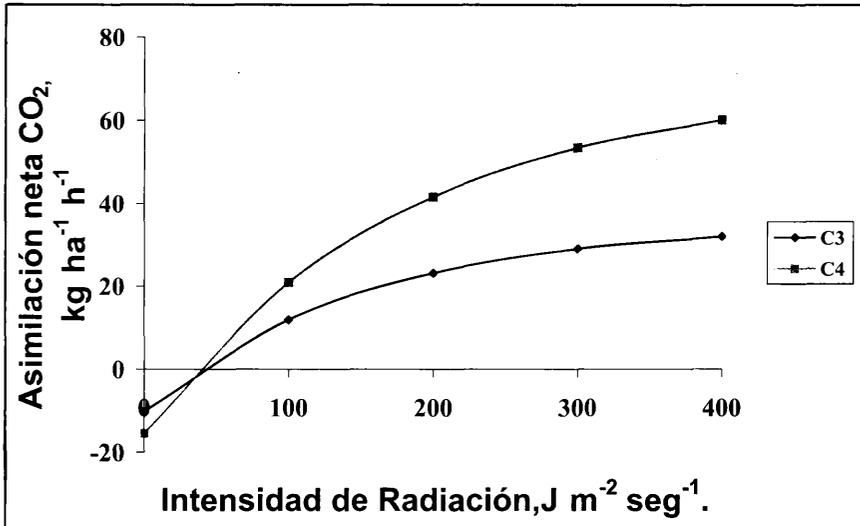


FIGURA 2

Características de la asimilación neta de CO₂ en función de la intensidad de radiación en hojas individuales en plantas C₃ y C₄ (Keulen 1987).

CO₂ net assimilation as a function of radiation intensity for individual leaves of C₃ and C₄ plants.

Las plantas C₄, por las razones bioquímicas y anatómicas antes explicadas, fotosintetizan más por unidad de radiación absorbida y alcanzan la saturación lumínica a niveles superiores, con eficiencias de hasta un seis por ciento (Cooper, 1970, citado por Nelson y Moser, 1994). Sin embargo, en condiciones normales de explotación las hojas superiores reducen los niveles de radiación al resto del follaje y sólo una parte de ellas alcanzan su potencial fotosintético, lo que hace que bajo estas condiciones se alcance la saturación lumínica a intensidades superiores.

Por otra parte, bajo condiciones de campo las hojas están orientadas en diferentes direcciones y la intensidad de radiación a las cuales la mayoría de ellas están expuestas son mucho más bajas que cuando están dispuestas en un plano horizontal y parte de la energía que llega es dispersada por la misma vegetación.

Esta situación hace que entre especies que posean vías bioquímicas similares para la fotosíntesis presenten diferencias en la actividad fotosintética en su crecimiento y desarrollo, atribuyéndose esto a las diferentes características anatómicas y propiedades ópticas que presentan los follajes en las plantas forrajeras (Sinoquet y Caldwell, 1995).

Además, la arquitectura del césped también modifica la calidad de la luz en su interior, provocando variaciones en las respuestas morfológicas a través de su ciclo de crecimiento, las cuales se manifiestan de forma diferente en dependencia de la especie de planta; cuyos rasgos fundamentales son tasa de aparición, elongación y el tamaño final de los órganos, tasa de senescencia y altura de la planta, entre otras (Sinoquet y Cruz, 1995).

La duración del período luminoso es otro factor muy relacionado con la intensidad y calidad de la radiación que puede afectar directamente el crecimiento. Los días cortos del período invernal, unido a la baja intensidad de radiación son una de las causas fundamentales de la disminución de la productividad de los pastizales, cuyo comportamiento es variable en dependencia de la especie de pasto.

Se ha argumentado por diferentes autores que las especies más afectadas por la duración del día son las pertenecientes al género *Digitaria*, las que reducen marcadamente su tasa absoluta de crecimiento en los meses donde la duración del día es entre las 10-13 horas (Cruz y Moreno, 1992).

En otras especies como *Brachiaria humidicola* (Rendle) Schweick, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilger y *Panicum maximum* Jacq. cv Makueni, Tergar *et al.* (1988) informaron una disminución significativa en su productividad durante los días cortos en los meses de diciembre y enero en las regiones montañosas de Puerto Rico.

La radiación solar también ejerce su influencia en otros procesos metabólicos de la planta que inciden en su composición química, ya sea por cambios en la intensidad como en la calidad de la luz. El aumento en la intensidad de la luz, favorece los procesos de síntesis y acumulación de carbohidratos solubles en la planta, mostrando un comportamiento inverso con el resto de los constituyentes solubles y estructurales, siempre que otros factores no sean limitantes.

Recientemente, Buxton y Fales (1994) señalaron que en las regiones tropicales la reducción de la intensidad de radiación por el efecto de la sombra cambia la composición química de los forrajes y en especial sus componentes celulares, aunque las respuestas son variables según la combinación de especies.

Wilson (1993b) encontró un aumento en el contenido y rendimiento de nitrógeno en *Panicum maximum* Jacq. y *Chloris gayana* Kunthde un 17 y 36 %, respectivamente, mientras en *Cenchrus ciliaris* L., este disminuyó en cuatro por ciento cuando los niveles de radiación disminuyeron un 50 %. En *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst (Tabla 6), la reducción de la radiación mejoró en 3,7 y 2,32 unidades porcentuales la proteína bruta y el contenido de cenizas y disminuyó en 4,53 los componentes estructurales (Del Pozo y Jerez, 1999).

TABLA 6

Efecto de la sombra de *Leucaena leucocephala* en algunos indicadores de la calidad del pasto estrella en el agroecosistema.

*Shade effect of *Leucaena leucocephala* in some quality attributes of the *Cynodon nlemfuensis*.*

Tratamiento	MS (%)	PB (%)	FB (%)	CN (%)
Sol	21,37	7,23	34,98	6,80
Sombra	18,12	10,93	30,45	9,12

Por su parte, Pentón y Blanco (1997) y Hernández (2000) señalaron que la reducción en la intensidad luminosa por el sombreado, mejora la digestibilidad de la materia seca debido a una disminución en el contenido de pared celular.

Pezo e Ibrahim (1999) argumentaron que las variaciones producidas en la calidad de los pastos debido a la radiación están más relacionadas con los cambios anatómicos y morfológicos que por el incremento o disminución de algunos de sus constituyentes químicos.

Precipitaciones

El volumen de agua caída por las precipitaciones y su distribución a través del año ejercen efectos notables en el crecimiento y calidad de los pastos debido a su estrecha relación con los factores bioquímicos y fisiológicos que regulan estos procesos biológicos de gran complejidad en los pastos.

El agua es un componente esencial en las células de las plantas; casi todos los procesos metabólicos dependen de su presencia, además se requiere para el mantenimiento de la presión de turgencia, la difusión de solutos en las células y suministra el hidrógeno y oxígeno que están involucrados durante el proceso fotosintético (Lösch, 1995).

Tanto el exceso como el déficit de precipitaciones pueden provocar estrés en los cultivos forrajeros. En el caso del primero, generalmente ocurre en los suelos mal drenados durante la estación lluviosa o en las regiones donde las precipitaciones son altas durante todo el año. Su efecto fundamental radica en que causa anoxia en las raíces, afectando su respiración aeróbica, absorción de minerales y agua, y si este se prolonga en especies no tolerantes, disminuye la asimilación y traslocación del carbono,

produciéndose cambios metabólicos que activan la respiración anaeróbica, lo cual implica una menor eficiencia energética y bioproduktividad en las plantas (Baruch, 1994a).

Por otra parte, modifica la distribución y producción de la biomasa, la tasa de crecimiento y concentración de minerales en las plantas, aspecto que fue demostrado por Baruch (1994b) en *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf, *Andropogon. gayanus* Kunth cv CIAT 621, *Brachiria. mutica* (Forsk.) Staff y *Echinochloa polystachya* (Kunth) Hitchc en condiciones de inundación durante 20 a 25 días (Tabla 7).

TABLA 7

Media, desviación estándar de la producción biomasa de la planta total, proporción raíces/parte aérea según los tratamientos (Sequía, control e inundación) en diferentes especies de pastos tropicales (Baruch, 1994b).

Mean and standard deviation of total plant biomass, percentage of control, and root/shoot ratio according to treatment (control, flooding and drought treatments) in different tropical grass species.

Especie	Tratamiento	Producción de biomasa, g	% respecto al control	Raíz/Parte Aérea
<i>A. gayanus</i>	Sequía	66,5 ^b	49,6	0,69
	Control	133,9 ^a	-	0,98
	Inundación	39,6 ^c	29,5	0,71
	ES ±	53,5***		
<i>B. mutica</i>	Sequía	68,6 ^c	64,4	0,30
	Control	106,5 ^a	-	0,27
	Inundación	89,6 ^b	84,1	0,26
	ES ±	9,72***		
<i>E. polystachya</i>	Sequía	41,4 ^a	51,7	0,64
	Control	80,2 ^a	-	0,63
	Inundación	67,2 ^b	83,8	0,67
	ES ±	17,07***		
<i>H. rufa</i>	Sequía	82,3 ^b	57,4	0,98
	Control	143,1 ^a	-	1,15
	Inundación	50,4 ^c	35,2	0,76
	ES ±	23,83**		

a, b y c, Medias con letras no comunes en columnas difieren a ($p < 0,01$) (Duncan, 1955)

Sin embargo, el estrés por sequía es más común en las regiones tropicales, el cual afecta el comportamiento fisiológico y morfológico de las plantas. El efecto depende de su intensidad y el estado de crecimiento y desarrollo de la planta.

Entre los efectos más sensibles se destacan: la reducción de la expansión celular motivado por una disminución en la presión de turgencia, cierre estomático, la transpiración y por ende la fotosíntesis, aunque, en este último con efectos directos en los procesos enzimáticos y transporte electrónico (Antolín y Sánchez-Díaz, 1993), contenido de clorofila y la estructura de las membranas, las cuales a su vez afectan la respiración.

El déficit hídrico modifica la partición de la biomasa entre la parte aérea y radical en las plantas (Baruch, 1994b), disminuye el área foliar y su duración asociado a un incremento en la senescencia y como consecuencia de la abscisión de las hojas.

Por otra parte, bajo estas condiciones de estrés se producen importantes cambios metabólicos que en muchas especies se consideran como adaptativas, los cuales se caracterizan por una disminución de la síntesis de proteínas, aumento en la concentración de aminoácidos libres, especialmente prolina, glicina, betaína, dipoliaminas y una disminución en la velocidad de síntesis del RNA (Lösch, 1995).

Estos cambios metabólicos, generalmente, tienen pocos efectos sobre la calidad de las plantas y los efectos beneficiosos que se señalan están relacionados con el proceso de crecimiento. En este sentido podemos plantear que el aumento en la calidad de los pastos debido al estrés hídrico está asociado a cambios morfológicos en las plantas tales como: reducción en el crecimiento de los tallos y aumento en la proporción de hojas, elementos característicos en el retraso de la madurez de las plantas.

Por su parte, el estrés hídrico disminuye la concentración de la pared celular en las hojas y tallos de los forrajes, aunque de forma variable en sus componentes estructurales (celulosa, hemicelulosa y lignina), atribuible esto último a la necesidad de la planta de mantener altos valores de carbohidratos en formas solubles durante los ajustes osmóticos.

El efecto de las precipitaciones en el comportamiento de estos procesos morfológicos, bioquímicos y fisiológicos relacionados con el crecimiento y la calidad de los pastos dependen de múltiples factores que están asociados al ambiente, al suelo y la especie de planta. En este sentido se ha señalado en la literatura que, el crecimiento de los pastos es una función de la humedad disponible en el suelo y que ésta a su vez varía en dependencia de la cantidad y distribución de las precipitaciones, de la estructura y pendiente de los suelos, de los valores de radiación y temperatura, así como del área cubierta por la vegetación.

Estos resultados nos indican que en los períodos donde existe un déficit hídrico en el balance entre las precipitaciones y la evapotranspiración se puede presentar una notable reducción en el crecimiento y calidad de los pastos, situación que frecuentemente ocurre en el período poco lluvioso en las regiones tropicales. No obstante, este comportamiento es variable de acuerdo con la región tanto, en cantidad como en su distribución a través del año.

ALGUNOS FACTORES DE MANEJO QUE INFLUYE EN EL CRECIMIENTO Y CALIDAD DE LOS PASTOS

El crecimiento y la calidad de los pastos pueden variar considerablemente de acuerdo con el manejo a que son sometidos, con efectos favorables o no en dependencia de la especie de planta y las condiciones edafoclimáticas donde se desarrollan y se destacan entre ellos la altura de corte o pastoreo, la carga animal y el tiempo de estancia entre otros, los cuales serán descritos a continuación.

Frecuencia y altura de corte o pastoreo

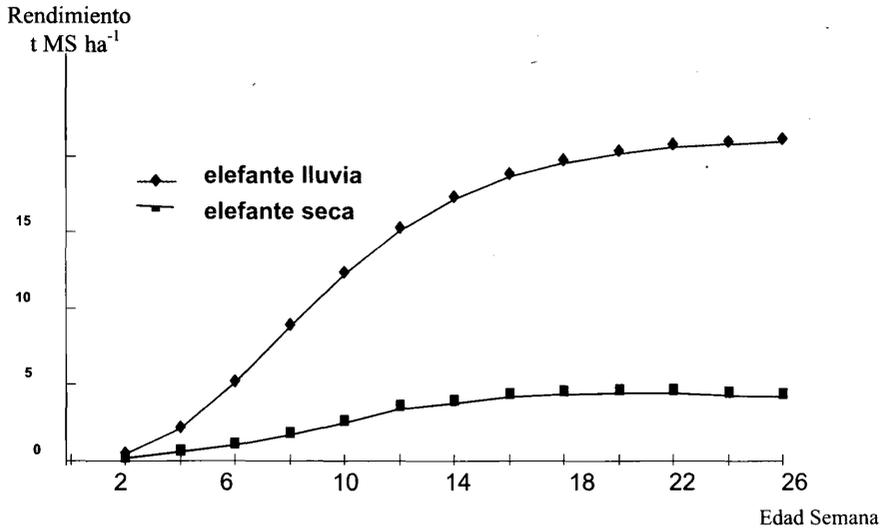
En la utilización de los pastos y forrajes, la altura y el momento de la cosecha constituyen elementos básicos en su manejo, por la influencia que estos ejercen en su comportamiento morfofisiológico y productivo. Numerosos experimentos se han realizado donde se estudia la edad y altura de corte o pastoreo con el propósito de profundizar en los diferentes mecanismos relacionados con la defoliación y el rebrote así como en sus respuestas, los cuales están directamente relacionados con la acumulación y distribución de los asimilatos en sus diferentes órganos, con el balance de reservas y velocidad de rebrote.

Bajo condiciones de corte, Ramos *et al.* (1987) en un estudio dinámico del crecimiento de *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst con tres niveles de nitrógeno (0; 200 y 400 kg N/há/año) y tres edades de corte encontraron que, en la medida que aumentó la edad de corte la altura y la acumulación de masa seca aumentó de forma significativa, recomendándose cortar entre la quinta y sexta semana con dosis de 200 a 400 kg N/há/año, ya que permitió alcanzar los máximos valores de densidad y rendimiento.

Tergar *et al.* (1988) evaluaron tres frecuencias de cortes (35; 45 y 55 días) en el rendimiento de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. cv. 'Cruzada 1', *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst, *Digitaria pentzii* Stent y *Panicum maximum* Jacq. en un suelo oscuro plástico gleyzado en Puerto Rico; informaron que a los 35 días de edad sólo *Cynodon dactylon* (L.) Pers. cv. 'Cruzada 1' y *Digitaria pentzii* Stent. expresaron el máximo crecimiento con valores de hasta 62,0 kg MS.há⁻¹.día⁻¹, mientras que el resto lo hicieron a los 45 días con 63; 64,5 y 47,6 kg MS.há⁻¹.día⁻¹, para *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst, *Panicum maximum* Jacq y *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilger, respectivamente.

En estudios más recientes, Escobedo *et al.* (1992) en *Panicum maximum* Jacq. encontraron que la acumulación de masa seca total y sus componentes estructurales variaron significativamente con la edad de rebrote y señalaron como momento óptimo para su utilización entre quinta y sexta semanas de rebrote en lluvia y seca, respectivamente.

En especies del género *Pennisetum purpureum* sp, Martínez (1995) informó que estas manifiestan un crecimiento rápido desde edades muy tempranas y alcanzan su máxima velocidad a las cuatro semanas y su rendimiento máximo a las 20 semanas con valores de 23 a 30 t MS.ha⁻¹, dependiendo de la variedad (Figura 3).



$$Y = 21,39e^{5,89 \text{ edad}} \quad (\text{elefante lluvia})$$

$$R^2 = 0,96^{***}$$

FIGURA 3
 Curva de crecimiento de la hierba elefante (*Pennisetum purpureum*).
 (Martínez, 1995)

Growth curves of elephant grass (Pennisetum purpureum).

La Tabla 8 muestra el comportamiento de la tasa de crecimiento y el máximo rendimiento para diferentes especies tropicales bajo riego y fertilización en dos tipos de suelo en nuestro país, cuyos resultados demuestran que cada especie presenta un comportamiento particular en su dinámica de crecimiento con respuestas variables según el tipo de suelo y condiciones de manejo.

TABLA 8
Tasa de crecimiento diario y el máximo de rendimiento de algunas gramíneas y
leguminosas forrajeras explotadas en nuestro país
(Adaptado de Álvarez et al., 1997 datos inéditos).

Daily growth rate and maximum yield of some forage grasses and legumes used in our country.

Especies	Fertilización	Riego	Tasa de crecimiento Kg MS ha ⁻¹ día ⁻¹	Máximo rendimiento Edad, días t MS ha ⁻¹
Época de lluvia:				
<i>N. wightii</i> ⁽²⁾	+	-	76,4	56 3,6
<i>M. sativa</i> ⁽¹⁾	+	-	70,7	51 2,5
<i>L. leucocephala</i> ⁽¹⁾	+	-	236,4	74 7
<i>L. leucocephala</i> ⁽¹⁾	-	-	130,6	72 5,5
<i>B. brizanta</i>	-	-	58,1	98 2,8
	+	-	130,7	92 4,6
	++	-	161,1	98 16,0
<i>P. maximum</i> ⁽¹⁾	-	-	26,1	35 1,3
Epoca de seca:				
<i>N. wightii</i> ⁽²⁾	+	+	43,7	62 2,9
<i>M. sativa</i> ⁽¹⁾	+	+	185	49 3,7
<i>L. leucocephala</i> ⁽¹⁾	+	-	60,1	77 2,2
<i>L. leucocephala</i> ⁽¹⁾	-	-	60,1	77 2,2
<i>B. brizanta</i>	-	-	2,1	70 0,1
	+	-	4,5	63 0,2
	++	-	18,5	70 0,7
<i>P. maximum</i> ⁽¹⁾	-	-	16,1	42 0,5

(1) Suelo Ferralítico Rojo (2) Suelo Oscuro Plástico Gleysado.

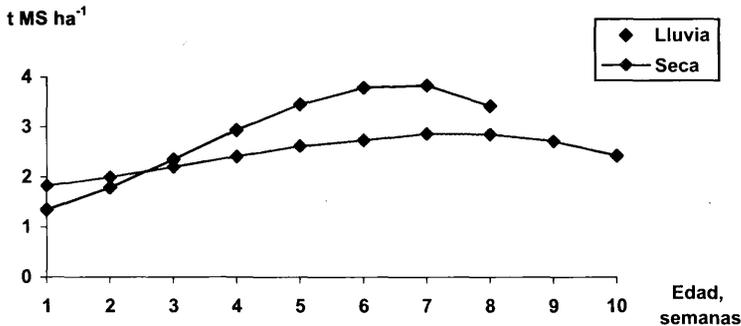
+) 25kgN ha⁻¹ ciclo⁻¹.

En condiciones de pastoreo la dinámica de crecimiento no sólo depende de las variaciones del clima y el suministro de nutrientes sino de la acción de los animales en el pastoreo, cuyas interacciones son numerosas y complejas, con respuestas morfológicas y fisiológicas variables en dependencia del hábito de crecimiento, mecanismos de propagación, persistencia y del sistema de manejo empleado en su explotación.

En sistemas rotacionales Blanco (1995) en el estudio del crecimiento de *Panicum maximum* Jacq y *Andropogon gayanus* Kunth, encontró similares respuestas en la acumulación de masa seca según la edad de rebrote, pero con diferencias en su cinética de crecimiento, así como en las relaciones con sus componentes morfológicos. El porcentaje de hojas, el perímetro y diámetro de las macollas fueron las variables que más se correlacionaron.

En *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst, manejado bajo alta intensidad de pastoreo Del Pozo (1998) informó un aumento en la masa seca total (Figura 4) y el de sus

componentes morfológicos con el aumento de la edad y a partir de los ajustes encontrados en los cambios de masa seca total, señaló que la máxima velocidad de crecimiento se registró en la tercera y cuarta semana con valores de 0,599 y 0,243 t MS.há⁻¹.semana⁻¹ en lluvia y seca, respectivamente.



$$\begin{aligned} \text{Seca RMST} &= 1,7248 + 0,0565 t + 0,0472 t^2 - 0,0046 t^3 \\ R^2 &= 0,99^{***} \text{ ES}(y) = \pm 0,171 \\ \text{Lluvia RMST} &= 1,1327 + 0,0611 t + 0,1661 t^2 - 0,0171 t^3 \\ R^2 &= 0,98^{***} \text{ ES}(y) = \pm 0,258 \end{aligned}$$

FIGURA 4

Curva de crecimiento del Pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis*) manejado con baja intensidad de pastoreo (Adaptado de Del Pozo, 1998).

Growth curves of Star grass (*Cynodon nlemfuensis*) managed with low grazing intensity.

El aumento de la edad de rebrote provoca cambios significativos en los componentes solubles, estructurales y la digestibilidad de los pastos, lo cual hace que su valor nutritivo disminuya con el avance de la edad, cuya tasa de reducción es mayor en las gramíneas que en las leguminosas.

Es oportuno señalar que bajo condiciones de pastoreo estos cambios en el tiempo se producen de forma diferente y está relacionado directamente con la cantidad y composición estructural del material residual después del pastoreo y a través del período de crecimiento.

Independientemente que los tallos jóvenes contienen altas concentraciones de fracciones solubles y su digestibilidad puede ser igual o superior a las hojas, la calidad se reduce más rápidamente con el aumento de la madurez de la planta. Sin embargo, su

utilización a edades tempranas también provoca efectos negativos no sólo por la baja concentración de materia seca y nutriente sino por poseer un contenido de reservas en las partes bajas de los tallos y raíces de la planta que no le permite un adecuado rebrote y crecimiento vigoroso después del corte o el pastoreo.

Teniendo en consideración los aspectos antes discutidos es importante buscar un adecuado balance entre el rendimiento, la composición química y el contenido de reservas en las partes bajas y subterráneas de los pastos, que permitan una máxima persistencia y utilización.

La altura de corte o pastoreo es un elemento determinante en la dinámica de crecimiento de los pastos por su estrecha relación con la remoción de los puntos de crecimiento que ocurren durante la cosecha y el balance de carbohidratos de reservas.

Cuando el corte o pastoreo se efectúa a bajas alturas, el crecimiento vegetativo se afecta severamente en la primera fase o etapa de crecimiento, debido a que la planta no dispone de un área foliar remanente capaz de efectuar una fotosíntesis activa que le permita una adecuada conversión de energía lumínica en biomasa, dependiendo el crecimiento en esta etapa de las reservas orgánicas de la planta.

La morfología y el hábito de crecimiento de las especies tienen una gran influencia en la interrelación entre la defoliación, el IAF residual y la capacidad de intercepción de la luz, con respuestas diferentes en cada especie de acuerdo con el manejo impuesto.

En un estudio efectuado por Paez *et al.* (1995) donde evaluaron diferentes frecuencias (15; 30; 45 y 60 días) y alturas de cortes (20; 40 y 60 cm) en el crecimiento y distribución de la biomasa aérea de *Panicum maximum*, señalaron que las alturas de 40 y 60 cm proporcionaron una mayor fracción residual de hojas y por ende un área fotosintéticamente activa y una menor movilización de fotoasimilatos desde las raíces.

En especies de hábito de crecimiento rastreras se ha informado comportamientos similares. No obstante, Mislevy y Pate (1996) y Del Pozo (1998) señalaron que estas pueden ser cosechadas a bajas alturas y de forma frecuente sin que afecte su dinámica de crecimiento, productividad y persistencia, debido a las características que presenta su sistema asimilativo y la mayor cantidad de puntos de crecimiento no afectados por el corte o los animales en el pastoreo.

Algunos autores discrepan sobre la aplicabilidad del índice de área foliar (IAF) como indicador de la capacidad de rebrote en especies donde se hace menos crítico para el crecimiento inicial, debido a que gran parte de las reservas orgánicas pueden ser utilizadas para el mantenimiento de estas estructuras y de esta forma, los asimilatos disponibles para la formación de las nuevos tejidos, son afectados por un período de

tiempo más prolongado. No obstante, consideramos que se debe continuar investigando en este sentido, ya que las respuestas pueden ser variables en dependencia de la especie y el manejo a que sea sometido el pastizal.

Es importante señalar que los efectos de la altura de corte o pastoreo en el crecimiento de los pastos son más severos, tanto a corto o a largo plazo, cuando se realizan muy cerca de la superficie del suelo y de manera frecuente.

Carga y tiempo de estancia

En los sistemas de producción basado en pastos, la carga animal es la variable más importante en el manejo que determina en la productividad por animal y por área (Jones y Sandland, 1974; Figura 5), y su efecto fundamental es a través de los cambios que se producen en la disponibilidad y el consumo de los pastos con influencias marcadas en la estructura y composición química de la planta, lo cual repercute directamente en su fisiología.

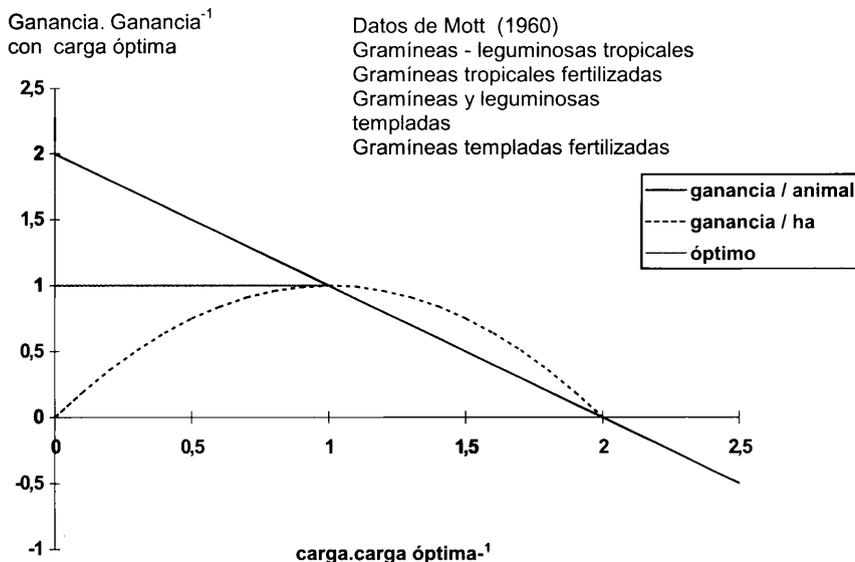


FIGURA 5

Relación entre la carga y la ganancia por animal y por área (Jones y Sandland, 1974).

Relationship between stocking rate and weight gain per animal and per area.

En los trabajos donde se estudió la influencia de estos factores en el crecimiento y productividad de los pastizales, comúnmente el término que se utiliza es intensidad de pastoreo, referido como la cantidad de material residual después del pastoreo, nivel de oferta de pasto y la cantidad de animales que pastan simultáneamente durante una ocupación, debido a la relación que estas poseen con el grado de intensidad con que son defoliados los pastizales y la capacidad de rebrote de los pastos.

No obstante, es oportuno señalar que el término intensidad de pastoreo (UGM días/ha) no indica una relación entre el pasto y el animal como lo hace la presión de pastoreo, la cual nos expresa la cantidad de masa seca disponible de pasto por cada 100 kg de peso vivo por día.

El aumento en la intensidad de pastoreo reduce el área foliar residual y por ende el crecimiento del pastizal, a través de una menor tasa de crecimiento y una mayor necesidad en la movilización de las reservas, situación que varía en dependencia de la especie de planta y el grado de intensidad con que son defoliados.

Fales *et al.* (1995) encontraron en *Dactylis glomerata* L. y *Poa pratensis* manejados bajo un sistema rotacional con tres intensidades de pastoreo (35; 49 y 53 vacas día ha⁻¹) un efecto positivo en la tasa de crecimiento y acumulación de masa seca neta y en la calidad, asociado esto último a una reducción en la cantidad de material senescente y área rechazada por los animales en el pastoreo, cuando se aumenta la intensidad de pastoreo. En especies tropicales, Turner y Seastedt (1993) encontraron similares respuestas y destacaron el papel negativo que desempeña una alta frecuencia de pastoreo cuando los niveles de intensidad son altos, principalmente en la acumulación de las reservas y en la biomasa aérea de las plantas. Por otra parte, informaron la capacidad que poseen estas especies para compensar los efectos de la alta intensidad de pastoreo y señalaron el aumento de la tasa de expansión foliar, índice de área foliar y asimilación neta como respuesta a la alta intensidad de defoliación; situación similar encontró Chacón-Moreno *et al.* (1995) en *Panicum maximun* Jacq.

Maraschin (1996) señaló que los efectos de la defoliación en la fotosíntesis, fijación de carbono y translocación y utilización de los carbohidratos de reserva son de carácter transitorio, cuya duración en *Cynodon dactylon* (L) Pers., puede alcanzar hasta siete días. En *Cynodon nlenfuensis* Vanderyst, Del Pozo (1998) encontró que la dinámica de utilización de las reservas de carbono y su capacidad fotosintética en la planta varió en dependencia del grado de intensidad de pastoreo con que fue manejado el pastizal.

Lemaire y Chapman (1996) argumentaron que para que ocurra un balance positivo en la asimilación del carbono debe estar reestablecida la capacidad fotosintética del

pastizal en sus hojas remanentes y en crecimiento después del pastoreo, así como la presencia de zonas meristemáticas activas que le permitan a la planta la formación de un nuevo sistema foliar.

González y Yanes (1995) en *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst informaron que los efectos más marcados de la intensidad de pastoreo en el rendimiento de la biomasa ocurrieron cuando las condiciones climáticas fueron favorables para el crecimiento del pastizal y registró los mayores contenidos de nutrientes cuando los niveles de intensidad fueron altos con valores de proteína bruta y digestibilidad de la materia orgánica en sus hojas y tallos de hasta 14,06; 8,04 y 47,43 y 40, 42%, respectivamente.

En Cuba Reyes *et al.* (1995) informaron un comportamiento similar en esta misma especie en las variables de rendimiento de biomasa y en su estructura morfológica, al aumentar la intensidad de pastoreo desde 150 hasta 450 UGM día ha⁻¹. Del Pozo *et al.* (1997a y b) encontraron un efecto favorable en el desarrollo morfológico y composición química en sus hojas y tallos bajo semejantes condiciones experimentales y argumentaron la necesidad de manejar la intensidad de pastoreo y la edad de rebrote como un sistema debido a las interacciones encontradas entre ambos efectos para cada indicador estudiado.

Esto último esclarece en parte los resultados contradictorios informados en la literatura sobre el efecto de la intensidad de pastoreo en el comportamiento productivo de los pastizales, ya que en su gran mayoría parten de diseños experimentales donde no consideran el estado fisiológico de la planta como un efecto.

Por otra parte, debemos señalar que las respuestas productivas en los pastizales por el aumento de la intensidad de pastoreo no son proporcionales con el nivel de oferta a los animales, de ahí que dicha técnica deba manejarse de forma tal que no comprometa el equilibrio suelo-planta-animal en los sistemas y de esta forma aprovechar las mejoras que ella produce en los indicadores morfofisiológicos y de calidad en los pastizales, independientemente de las que ofrecen a los suelos por el aporte de orina y excreta.

En relación al tiempo de estancia y ocupación la información es más limitada y la existente está relacionada con su efecto en la producción animal, cuyos resultados principales en los experimentos en producción de leche, fundamentalmente en estudios de sistemas de pastoreo. En la Tabla 9 se muestra algunos de los resultados obtenidos por diferentes autores con relación a la respuesta en producción de leche de vacas que pastan como punteras en diferentes sistemas de manejo.

TABLA 9
Respuesta a la producción de leche de vacas que pastaban como punteras.
Milk yield of leader and follower cows.

Indicadores Producción leche (kg vaca ⁻¹ día ⁻¹)	Pastos					
	Templados				Tropicales	
	1*	2*	3*	4*	<i>Panicum</i>	<i>Rhodes</i>
Punteras	12,9	16,0	19,9	2,6	8,7	7,2
Continuadoras	11,0	15,2	16,3	18,6	6,3	5,2
Respuestas (%)	8	5	22	16	38	38

* Autores citados por Stobbs (1977):

(NOTAS DEL AUTOR: las referencias que se señalan a continuación fueron citas por Stobbs (1977), la cual aparece en el listado bibliográfico.

1. Bryant, Blaser, Hammes y Hardison (1961).
2. Castle, Foot y Halley (1950).
3. Archibald, Campling y Homes (1975).
4. Archibal *et al.* (1975).

Semejantes resultados bajo las condiciones Cuba se informan por Senra *et al.* (1985), quienes argumentaron que independientemente de los días de ocupación la variación en la producción de leche diaria estará más relacionada con la disponibilidad y calidad de los pastos al entrar los animales al potrero; ya que no ocurrirán disminuciones en la producción hasta que la oferta no esté por debajo del límite de máxima selección y consumo. Además, este mismo autor señaló (Senra, 1993) que el tiempo de ocupación podrá ser de seis a siete días y los ligeros efectos del consumo de los rebrotes tiernos podrá ser compensado, permitiéndole el tiempo de reposo óptimo al pastizal.

CONCLUSIONES

Las características anatómo-fisiológicas que poseen las gramíneas y leguminosas tropicales le confieren adaptación y elevada potencialidad productiva a los ecosistemas de pastos en nuestras regiones, aunque discutido, su calidad y digestibilidad pueden llegar a ser óptimos según la especie, las condiciones ambientales y régimen manejo (fitotécnico y animal) a que son sometidas.

A pesar de que se hayan analizado de forma independiente los efectos de los principales elementos climáticos y de manejo en el crecimiento y la calidad de los

pastos, estos actúan de forma conjunta con estrechas relaciones e interrelaciones en dependencia de la época del año, cuyas respuestas varían con la especie de planta y sistema de explotación.

Es oportuno señalar que en la práctica es complejo definir bajo que frecuencia, intensidad de defoliación o tiempo de ocupación en el pastoreo se debe utilizar en una explotación comercial, debido a que el objetivo de un sistema de manejo es compatibilizar el crecimiento del pasto, las necesidades de los animales y lograr un adecuado flujo de energía y reciclado de nutrimentos en el ecosistema.

Con el conocimiento que actualmente se tiene, es posible explicar adecuadamente las variaciones que se producen en la productividad y calidad de los pastizales en las regiones tropicales a través del año, así como diseñar estrategias de manejo que permitan desarrollar sistemas de explotación en los pastos más racionales e intensivos en correspondencia a las condiciones ecológicas predominantes en nuestros países.

Se debe continuar profundizando en el estudio de la estructura y fisiología de los pastos tropicales en relación con su adaptación, flujo de masa, tejidos y en especial en el balance de energético, bajo condiciones controladas, aspectos aún poco estudiados en nuestras Instituciones Científicas y Universidades, lo cual nos permitirá desarrollar modelos de simulación para optimizar la utilización de los recursos fitogenéticos existentes en la región.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKIN, D.E.; WILSON, J.R.; WINDHAM, W.R., 1983. Site and rate of tissue digestion in leaves of C₃, C₄ and C₃/C₄ intermediate *Panicum* species. *Crop Science*, **23**, 147-155.
- ALEXANDRE, G.; CRUZ, P., 1992. Reorientación de la temática de investigación sobre sistemas a base de pastos en las Antillas. Revisión y Proposiciones. En: *Resúmenes IX Seminario científico nacional y I Hispanoamericano de Pastos y Forrajes de la EEPF Indio Hatuey*, 179 – 180. Matanzas (Cuba).
- ANTOLIN, M.C.; SÁNCHEZ-DÍAZ, M., 1993. Effects of temporary droughts on photosynthesis of alfalfa plants. *Journal of Experimental Botany*, **44** (265), 1341 - 1349.
- AYALA, J.R.; SISTACHS, M.; HERRERA, R.S. 1989. Methodology to determine planting time in king grass (*Pennisetum sp.*). Using historical climatic indices. En: *Proceedings XVI International grassland Congress*, 561-562. Nice (France) .
- BARUCH, Z.; FISHER, M. J., 1991. Factores climáticos de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el crecimiento. En: *Establecimiento y renovación de pasturas. Conceptos, experiencia y enfoques de la investigación*, 103-142. Ed. C.E. LASCANO, J.M. SPAIN. Red de Investigación y Evaluación de Pastos Tropicales. CIAT (Colombia)
- BARUCH, Z., 1994a. Response to drought and flooding in tropical forage grasses. II. Leaf water potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. *Plant and Soil*, **164**, 97 - 105.
- BARUCH, Z., 1994b. Response to drought and flooding in tropical forage grass. I. Production and allocation of biomass leaf growth and mineral nutrients. *Plant and Soil*, **164**, 87 - 96.

- BLANCO, F., 1995. Dinámica de crecimiento y variación de las reservas en *Panicum maximum*. En: *Informe final de etapa. Método de manejo de pastizales (Estudio del Pastoreo Racional Voisin)*, 1-35. Ed. EEPF. Indio Hatuey. Matanzas (Cuba).
- BOTERO, R., 1997. Fertilización racional y renovación de pasturas mejoradas en los suelos ácidos tropicales. En: *III Seminario sobre manejo y utilización de pastos y forrajes*. UNELLEZ, 1-14 (Colombia).
- BUXTON, D.R.; FALES, S.L., 1994. Plant environment and quality. En: *Forage Quality Evaluation and Utilization*, 155-199. Ed. American Society Agronomy Crop Science Soc. of American. Madison (USA).
- CHACON-MORENO, E.; NADA, F.; SARMIENTO, G., 1995. Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimización en el manejo del *Panicum maximum* (Tipo común) sometido a diferentes frecuencias de cortes. *Turrialba*, **45(1-2)**, 19-26.
- CHONGO, B., 2000. Aspectos fisiológicos de la utilización de leguminosas tropicales para la producción de leche. En: *Utilización de los pastos. Curso Pos congreso. VII Congreso Panamericano de la Leche*. FEPALE, 44-56. CENSA. La Habana (Cuba).
- CRUZ, P.; MORENO, J.L., 1992 Crecimiento potencial comparado de una gramínea natural (*Dichanthium aristatum*) y una cultivada (*Digitaria decumbens* Stent) sometida a variaciones fotoperiodicas. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, **26**, 323-330.
- CURNU, A.; BESLE, J.M.; MOSONI, P.; BRENET, E., 1994. Lignin-carbohydrate complexes in forages: structure and consequences in the ruminal degradation of cell-wall carbohydrates. *Reprod. Nutr. Dev.*, **34**, 385-398.
- DEL POZO; P.P., 1998. *Análisis del crecimiento del pasto Estrella (Cynodon nlemfuensis) bajo condiciones de corte y pastoreo*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencia Animal. Universidad Agraria de la Habana, 105 pp.(Cuba).
- DEL POZO, P.P.; HERRERA, R. S.; GARCÍA, M.; CRUZ, A. M.; ROMERO, A.; BLANCO, L., 1997a. Efecto de la intensidad de pastoreo y la edad de rebrote en la calidad del pasto estrella. 49-50. En: *Memorias Evento 90 Aniversario de la Facultad de Medicina Veterinaria*. Universidad Agraria de la Habana (Cuba).
- DEL POZO, P.P.; HERRERA R.S.; GARCÍA, M.; CRUZ, A.M.; ROMERO, A., BLANCO, L., 1997b. Efecto de la intensidad de pastoreo y la edad de rebrote en el desarrollo morfológico del pasto estrella, 47-48. En: *Evento 90 Aniversario de la Facultad de Medicina Veterinaria*. Universidad Agraria de la Habana (Cuba).
- DEL POZO, P.P.; HERRERA, R.S.; GARCÍA M.; CRUZ, A.M.; ROMERO, A., 2001. Análisis del crecimiento y desarrollo del pasto estrella con y sin adición de fertilizante nitrogenado. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, **35(1)**, 51-58.
- DEL POZO, P.P.; JERÉZ, I., 1999. Experiencias en la implementación de un módulo silvopastoril en una unidad de producción de leche en Cuba. En: *Primer Congreso Latino Americano de Agroforestería para la Producción Animal Sostenible*. ISBN 958-9386-22- 25 al 27 de Octubre 1999. Cali (Colombia).
- DÍAS-SÁNCHEZ, M.; FELICIA, M., 2000.- *Producción y caracterización de forrajes y granos para la alimentación animal*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencia Animal. Universidad Agraria de la Habana, 100 pp . La Habana (Cuba).
- DUNCAN, D.B., 1955. *Multiple range and multiple F tests*. *Biometrics* 11:1.
- ESCOBEDO, J.O.; RAMÍREZ, L.; ARMENDARIZ, I., 1992. Frecuencia de corte y valor nutritivo del Pasto Guinea (*Panicum maximum*) en el oriente de Yucatán, México, 197. En: *Memorias del IX Seminario científico Nacional y I. Hispanoamericano de Pastos y Forrajes de la EEPF "Indio Hatuey"*. Matanzas (Cuba)

- FALES, S.L.; MULLER, L.D.; FORD, S.A.; O'SALLIVAN, M.; HOOVER, R.J.; HOLDEN, L.A.; LANYON, L.E.; BUCKMASTER, D.R., 1995. Stocking rate affects production and profitability in a rotationally grazed Pasture System. *Journal Production Agriculture*, **8** (1), 88-96.
- GONZÁLEZ, B.; YANES, O., 1995. Efecto de la presión de pastoreo y fraccionamiento del nitrógeno sobre el rendimiento y el valor nutritivo de la materia seca del pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis*) en la época húmeda. *Revista Facultad de Agronomía (Luz)*, **12**, 353 - 363.
- HATCH, M.D., 1992., C4. Photosynthesis: An unlikely process full surprise. *Plant Cell Physiology*, **33**(4), 333-342.
- HERNÁNDEZ, I., 2000. *Utilización de las leguminosas arbóreas L. leucocephala, A. lebeck y B. purpurea en sistemas silvopastoriles*. Tesis de Doctorado. La Habana: Instituto de Ciencia Animal, Estación Experimental de Pastos y Forrajes "Indio Hatuey", 138 pp. La Habana (Cuba).
- HERRERA, J.P., 1984. *Régimen de riego de algunas gramíneas forrajeras en la región occidental de Cuba*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencia Animal Universidad Agraria de la Habana 246 pp. La Habana (Cuba).
- JIMÉNEZ, P. S., 1996. Las plantas C4 de Canarias y sus posibles uso como pastos. En: *Actas de la XXXV Reunión Científica de la Sociedad Española para Estudio de los Pastos*, 157-171. España.
- JONES, R.J. AND. SANDLAND, R. L., 1974. The relation between animal gain and stocking rate. Derivation of the relation from the resultats of grazing trials. *Journal. Agricultural. Science, Cambrige*, **83**, 335-342.
- KEULEN, H., 1987. Forecasting and estimating effects of weather on yield En: *Plant growth modeling for resource management, Current models and methods*, 105-106. Ed. K. WISIOL, J.D. HESKETH. University of Illionis. Boca de Ratón. Florida (USA).
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D., 1996. Tissue flows in grassed plant communities. Part I: Plants and Plants populations. En: *The ecology and management of grazing systems*, 3-36. Ed. J. HODGSON; A. W. ILLIUS, CAB INTERNATIONAL. Wallingford (UK).
- LÖSCH, R., 1995. Plant water relations. En: *Physiology Progress in Botany. Springer Forlag Berlin*, **56**, 55- 96.
- MARASCHIN, G.E., 1996. Manejo de Coast-cross-1 SOB pastejo. En: *Anais do workshop sobre o potencial forrajeiro do género Cynodon*, 93-107. EMBRAPA/CNPGL (Brazil).
- MARTÍNEZ, R.O., 1995. Bases Biológicas para el pastoreo en bancos de biomasa. En: *Curso Bases biológicas del Pastoreo de alta densidad*, 66-77. CEIET. Universidad Nacional Autónoma de México. Septiembre 1995. (México).
- MESA, A., 1996. Fotosíntesis. En: *Fundamentos de la producción de pastos, Maestría. Pastos y Forrajes*, 1-10. Ed. EEPF Indio Hatuey. Universidad. Matanzas (Cuba).
- MINSON, D.J.; WILSON, J.R., 1994. Prediction of intake as an element of forage quality. En: *Forage quality Evaluation and Utilization*, 564 - 612. Ed. American Society Agronomy Crop Science Society. of American. Madison (USA).
- MISLEVY, P.; PATE, F.M., 1996. Establishment, management and utilization of *Cynodon* grasses in Florida. En: *Anais do workshop sobre o potencial forrajeiro do Género Cynodon*, 127 - 138. EMBRAPA/CNPGL. Brazil.
- MOORE, K.J.; HATFIELD, R.D., 1994. Carbohydrate and forage quality. En: *Forage Quality Evaluation and utilization*, 229 - 280. Ed. American Society Agronomy Crop Science Society. of American. Madison (USA).
- MOTT, G.O., 1960 Grazing pressure and measurement of pasture production. En: *Proceeding VII International Grassland Congress*, 606.

- NELSON, C.J.; MOSER, L. E., 1994. Plant factors affecting forage quality. En: *Forage quality. Evaluation and utilization*, 115- 156. Ed. American Society Agronomy Crop Science Society. of American. Madison (USA).
- NORTON, B.W.; POPPI, D.P., 1995. Composition and nutritional attributes of pasture legumes. En. *Tropical Legumes in Animal Nutrition*. Eds. J.P.F. D'MELLO, C. DEVENDRA. CAB International (UK).
- PAÉZ, A.; GONZÁLEZ, M.E.; YRAUSQUIN, X.; SALAZAR, A.; CASANOVA, A., 1995. Water stress and clipping management effects on guinea grass. I Growth and biomass Allocation. *Agronomy Journal*, **87**, 698-706.
- PENTON, G.; BLANCO, F., 1997. Influencia de la sombra de los árboles en la composición química y el rendimiento de los pastos. *Pastos y Forrajes*, **20**, 101.
- PEZO, D.; IBRAHIM, M., 1999. Sistemas silvopastoriles. Modulo de enseñanza agroforestal No 2. CATIE-GTZ, 275 pp. Turrialba (Costa Rica).
- POLLOCK, C. J., 1990. The response of plant to temperature change. *Journal of Agricultural Science*, **115**, 1- 5.
- RAMOS, N.; HERRERA, R.S.; PADILLA, C.; BARRIENTOS, A.; AGUILERA, J. M., 1987. Pasto estrella mejorado (*Cynodon nlemfuensis*) su establecimiento y utilización en Cuba. Ed. EDICA, 153 pp. La Habana (Cuba).
- REYES, J.; GARCÍA TRUJILLO, R.; SENRA, A.; VIDAL I.; FONTE, D., 1995. Estudio de los métodos de pastoreo. II Efecto de la producción y calidad del pasto estrella. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, **29**(2),161-166.
- SENRA, A., 1993. Características y Aspectos fundamentales del Pastoreo Racional Voisin y consideraciones relacionadas con su uso. Ed. Dpto. de Leche. ICA, 32 pp. (Mimeo). La Habana (Cuba).
- SENRA, A; UGARTE, J.; MENCHACA, M. A.; GALINDO J., 1985. Efecto de 8, 4 y 2 cuarterones en la variabilidad de la producción de leche según el día de estancia en el cuartón. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, **19**,137-144.
- SERRANO E. A.; TOLEDO, J. M., 1990. The search of sustainability in Amazonian pastures. En: *Alternatives to deforestation: Steps towards Sustainable use of Amazonian rain forest*. Ed. A. B. ANDERSON, 115 pp. Univ. Press. New York (USA).
- SIMÓN, J.P.; HATCH, M.D., 1994. Temperature effect on the activation and inactivation of Pyroovate, Pi Dixinase in two population of C4 weed *Echinochloa* in two populations of C4 weed *Echinochloa crus-galli* (*Barayard grass*) from sites of contrasting climate. *Australian Journal Plant physiol*, **21**, 463 - 73.
- SINOQUET, H.; CALDWELL, R. M., 1995. Estimation of light capture and partitioning in intercropping systems.. En: *Ecophysiology of tropical intercropping*, 79 - 97. Ed. INRA France. France.
- SINOQUET, H.; CRUZ, P., 1995. Ecophysiology of tropical intercropping. Ed. INRA, France, 425 pp. France.
- STOBBS, J. H., 1977. Milk production, milk composition rate of milking and grazing behaviour of dairy cows grazing two tropical grass pastures under a leader and follower system. *Australian Journal of Agriculture an Animal Husbandry*, **18**, 5-11.
- TERGAR, L.E.; VELEZ-SANTIAGO, J.; SALDAÑAS, D... 1988. Production of grazed tropical grasses in different agroecosystem in Puerto Rico Humid Mountain. *The Journal of Agriculture of University of Puerto Rico*, **72**(1), 99 - 108.
- TURNER, C.L. Y SEASTEDT, T.R., 1993. Maximization of above ground grassland production the role of defoliation frequency intensity and history. *Ecological Applications*, **3**(1), 175 - 186.
- VALDÉS, R.C.; BALBÍN M. I., 1992. Fotosíntesis. Ed. Dpto. Bioquímica y Fisiología vegetal. Universidad Agraria de la Habana, 41 pp. (Mimeo). UNAH. La Habana (Cuba).

- WHITEMAN, R.C., 1980. Climatic factors affecting pastures growth and yield. En: Tropical Pastures Science. Ed. Oxford University Press, 329 pp. UK.
- WILSON, J. R., 1993a. Organization of forage plant tissue. En: *Forage cell wall structure and digestibility*, 1-31. Ed. H. G. JUNG. *et al.*. Segoe. Madison (USA)
- WILSON, J.R., 1993b. *Shade effect on growth of old established pastures in project AM - 25. Improving sown grass productivity*. Ed. CSIRO, 62 pp. Australia.
- WILSON, J.R.; DENIUM, B.; ENGELS, F. M., 1991. Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species. *Netherlands. Journal of Agricultural Science*, **39**, 31 - 48.

ECO-PHYSIOLOGICAL BASIS FOR TROPICAL PASTURES MANAGEMENT

SUMMARY

The study of pasture ecosystems dynamic is scarce in tropical regions. Basic ecophysiological aspects related with pastures growth and quality are analyzed in this article, as well as the main environmental and management factors involved. The anatomy-physiological features of tropical grasses (C₄) and legumes (C₃) confer them adaptation and potentialities to reach 40 to 57 g DM m⁻² day⁻¹ and 32 to 85 t DM ha⁻¹ year⁻¹, respectively, with digestibility values that can be optimal depending on species and environmental conditions. It is discussed how temperature, radiation, rainfall and some management factors (frequency, cutting or grazing height, stocking rate and days grazing) modify pastures growth and quality, which act in a combined way with strong relationships and interrelations depending on the season of the year. Under grazing conditions the changes in yield and quality with time are directly related with the quantity and structural composition of the residual material after the grazing. Nevertheless, the response to grazing intensity is not proportional to the amount of grass offered to the animals; so management should aim to meet a soil-plant-animal balance in the system, profiting from the benefit due to urine and faeces returns to soil. With current knowledge it is possible to design management strategies to develop more rational and intensive management systems according to the predominant ecological conditions in our countries. Further studies on structure and physiology of tropical grasses are needed.

Key words: C₃ and C₄ plants, climatic and management factors, growth and quality of tropical pastures.