

# Persistencia de las especies forrajeras bajo pastoreo

R.M. Jones\*

## Resumen

Se discuten en este trabajo aspectos relacionados con la persistencia de las especies forrajeras en una pastura en términos del equilibrio entre la muerte de los individuos y el surgimiento de nuevas plantas por medios sexuales o asexuales; de estos dos los primeros se describen como etapas del desarrollo de las plantas relacionadas con la formación de la semilla, con las reservas de semilla en el suelo, y con la regeneración y supervivencia de las plántulas.

Los diversos factores que controlan la persistencia de las especies forrajeras se agrupan, en sentido amplio, en aquéllos que pueden ser manejados y controlados por el productor, y en aquéllos en que el productor no puede intervenir. Los factores controlables comprenden la carga animal, el sistema de pastoreo y la aplicación de fertilizantes. Algunos ejemplos indican cómo, mediante el conocimiento de los efectos asociados con el manejo del pastoreo, es posible diseñar prácticas que aseguren la persistencia de las especies en una pastura.

Se hace también una breve referencia a las mediciones requeridas para cuantificar varios estados de persistencia de una pastura, y a las ventajas y desventajas que presentan las diferentes técnicas de medición. Se hacen sugerencias sobre el momento apropiado para hacer mediciones detalladas de la persistencia en los ensayos de pastoreo y se recomienda que sólo pensar sobre la persistencia y sus mecanismos es conveniente, aun cuando no haya

---

\* CSIRO, Division of Tropical Crops and Pastures, St. Lucia, Australia.

oportunidad de hacer mediciones. Se menciona, finalmente, que en muchos casos es necesario considerar la variabilidad de una pastura cuando se habla de persistencia.

## Introducción

En los últimos años se han escrito varios libros o documentos sobre la metodología que debe seguirse en ensayos de pastoreo (Alexander, 1973; Shaw y Bryan 1976; t Mannetje, 1978) pero se le ha prestado poca o ninguna atención al tema de la persistencia de las plantas. Por consiguiente, los problemas asociados con la persistencia se reconocen cada vez más como una preocupación real. Anteriormente, la mayoría de los informes sobre persistencia en los experimentos de pastoreo tendían a presentarse en términos tales como: "en este experimento la especie A persistió bajo la mayor carga animal, en tanto que la especie B no lo hizo...". Los conocimientos de esta naturaleza son de uso limitado en la extrapolación de los resultados de ensayos de pastoreo o en la formulación de técnicas para mejorar la persistencia, ya que éstas describen solamente los resultados obtenidos y no los procesos fundamentales.

En este trabajo se examinan primero los mecanismos de persistencia de las plantas en pastoreo; luego se considera el valor de dicha información; por último, se describen brevemente algunas metodologías de medición pertinentes, seguidas por recomendaciones sobre su uso en los experimentos de pastoreo. Se hace también énfasis en el componente leguminosas de las pasturas asociadas, dado que su persistencia en muchas situaciones (aunque no en todas) es más problemática que la persistencia de las gramíneas. Se utilizaron aquí citas de libros y de revisiones como referencias generales a la literatura ecológica sobre la persistencia de las plantas, pero las referencias específicas se han limitado a las especies de pastos, particularmente a las del trópico y subtrópico.

## Mecanismos de persistencia

La dinámica de poblaciones, o 'demografía' de las plantas, se relaciona con el número de plantas de la pradera y con el modo como cambian estos números a medida que pasa el tiempo (Harper, 1977). Las tasas importantes son las que se relacionan con la aparición y muerte de individuos; en cualquier momento, la densidad de población —la cual es una medición de etapa y no de tasa— depende del ingreso y egreso de individuos. Dichos cambios están ocurriendo siempre, incluso en pasturas botánicamente estables; por ejemplo, algunos estolones del pasto pangola (*Digitaria decumbens*) estarían muriendo cuando nuevos estolones se están formando, pese a que la contribución de este pasto a

la pastura puede permanecer estática. Igualmente, es posible obtener pasturas anuales botánicamente estables en el sentido de que la composición botánica es similar de un año a otro, a pesar de que se repite anualmente el ciclo de regeneración de las plántulas, su crecimiento y la formación de semillas. En las pasturas anuales, una persistencia pobre significa que en los años sucesivos se regeneran cada vez menos plántulas.

### Supervivencia y mortalidad

El concepto de persistencia de especies en las pasturas se ilustra en la Figura 1. Cuando se siembra una especie en un campo preparado, hay una oportunidad razonable de alcanzar la densidad de población deseada manipulando la tasa de siembra, preparando el terreno, y eligiendo la fecha de siembra. La probabilidad de éxito se reduce cuando se siembra la semilla a voleo, pero, en general, las especies recién introducidas constituyen una población donde todas las plantas sembradas se establecen, virtualmente, al mismo tiempo. No obstante, todas esas plantas podrían morir. En algunos casos, la superviven-

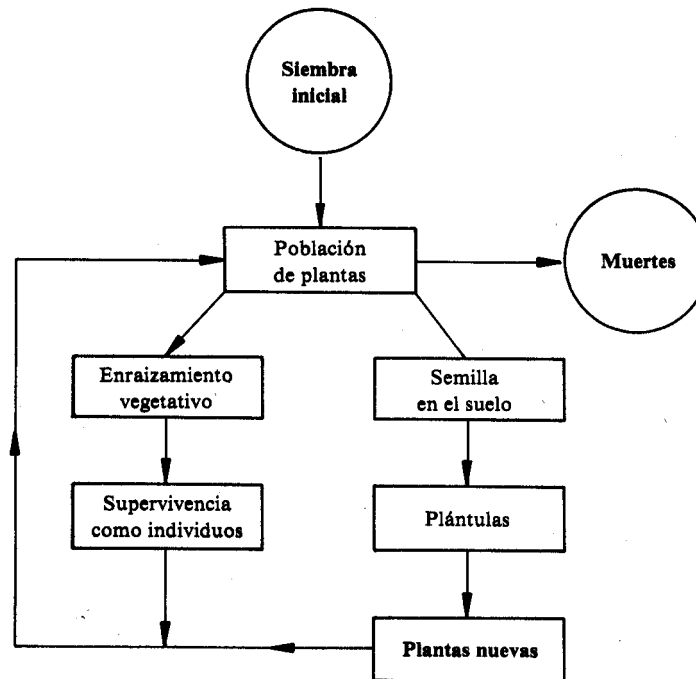


Figura 1. Persistencia de especies forrajeras bajo pastoreo expresada como siembra inicial, aparición de nuevas plantas, y muerte de plantas.

cia en el tiempo se puede describir mediante una relación exponencial (Figura 2) denominada, en la literatura ecológica, la curva de supervivencia Deevey de tipo II. Esta relación se utilizó para estudiar la supervivencia de *Stylosanthes hamata* cv. Verano al noreste de Australia (Gardener, 1982). Las curvas de tipo III describen una situación en que la mortalidad relativa es mayor en las poblaciones jóvenes, y en las curvas del tipo I la mortalidad es relativamente mayor en las poblaciones más viejas (Harper y White, 1974).

Es razonable esperar de las plantas perennes que su supervivencia, en la siembra original en un campo cultivado, sea mejor generalmente que la de las plántulas que surjan más tarde de la semilla producida, ya que las plantas originales experimentarán menos competencia en la fase joven y podrán desarrollarse más rápidamente hasta ser plantas de mayor tamaño. Este fenómeno se ilustra en la Figura 3, donde la buena supervivencia de una siembra inicial de Siratro (*Macroptilium atropurpureum*) contrasta con una mala supervivencia de tres etapas posteriores de regeneración de plántulas. En algunas pasturas, las plantas iniciales tienden a ajustarse a una curva de tipo I (poca mortalidad temprana) en contraste con las plántulas más tardías que siguen una curva del tipo III (considerable mortalidad temprana).

Las tasas de supervivencia de las poblaciones que se ajustan a las curvas del tipo II —o a la fase adulta de las curvas del tipo III— se pueden expresar en

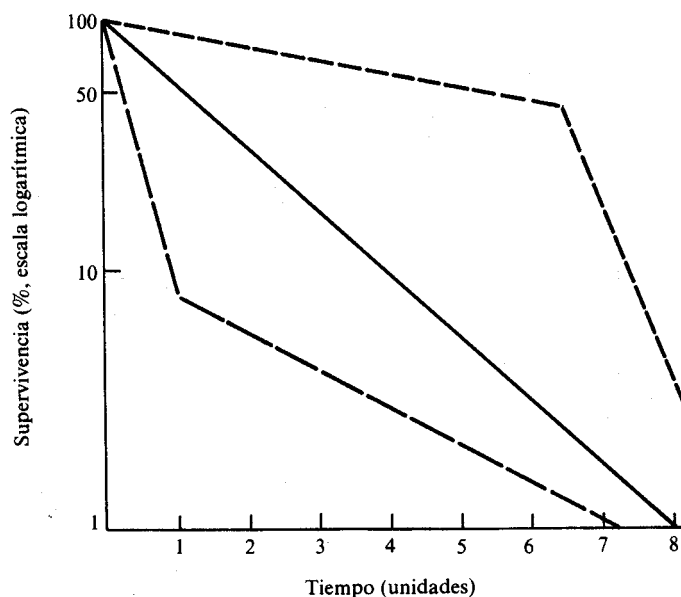


Figura 2. Decrecimiento de las poblaciones de plantas según las curvas de supervivencia de Deevey de tipos I (punteada), II (sólida) y III (trazo y punto).

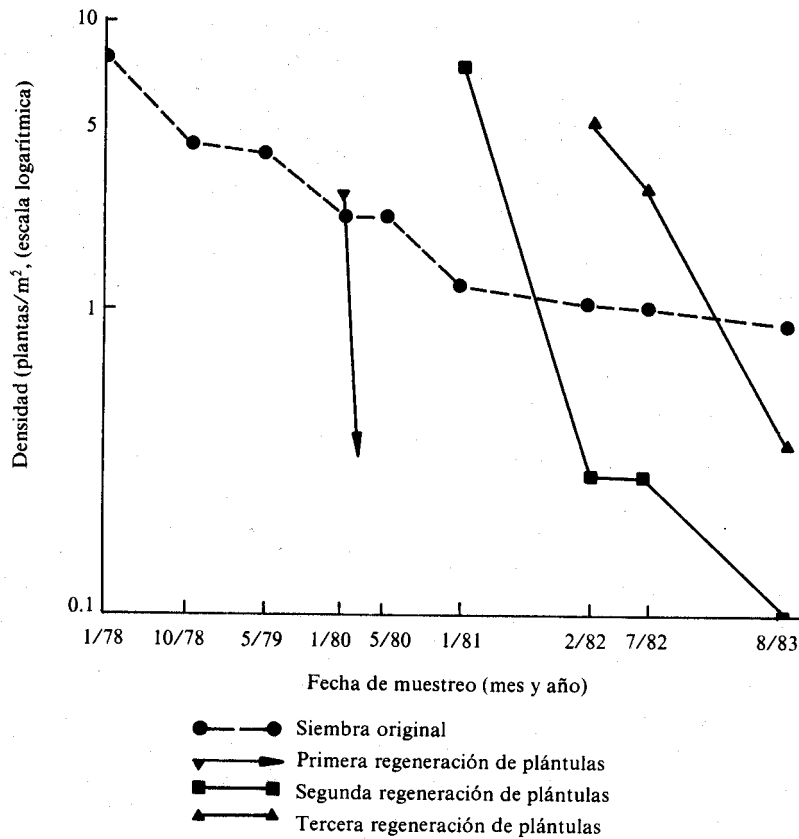


Figura 3. Comparación entre la disminución de la población inicial y las regeneraciones posteriores de Siratro en Narayen, sureste de Queensland.

FUENTE: t Mannetje y Jones, sin publicar.

función de su vida media como se hace con la desintegración de los isótopos radiactivos; así, p. ej., una vida media de 12 meses indica que la mitad de la población habrá muerto en un año. La vida media de la población original, en la Figura 3, es de aproximadamente 18 meses, y de cinco meses para las generaciones posteriores. Parece que la población original de muchas leguminosas tropicales, perennes y herbáceas, como el Siratro (Jones y Jones, 1978) y *Lotononis bainesii* (Pott y Humphreys, 1983) tendrá una vida media de aproximadamente 1 a 3 años; algunas especies aptas para ramoneo, como *Leucaena leucocephala* (Jones y Harrison, 1980) tienen un período de vida media mucho más largo.

Si en una pastura no surgen nuevos individuos, la densidad de la población disminuye inevitablemente. Si se supone, por ejemplo, que de una siembra

inicial se forma una nueva población de 8 plantas de Siratro por m<sup>2</sup> (densidad que podría resultar de sembrar 1.5 kg/ha de semilla de Siratro 100% viable, con un 66% de establecimiento) y si la vida media de las plantas es de 18 meses (Jones y Jones, 1978), habría entonces 4 plantas/m<sup>2</sup> después de 18 meses y 2 plantas/m<sup>2</sup> después de tres años. Estas dos plantas todavía podrían hacer una contribución adecuada de Siratro a la pastura; sin embargo, tres años más tarde la densidad sería de 0.5 plantas/m<sup>2</sup>, que ya se considera inadecuada. Este ejemplo sencillo demuestra por qué los estudios de evaluación, que duren solamente dos o tres años, dan una idea más bien errónea de la persistencia a largo plazo de las especies en una pastura.

### Surgimiento de nuevas plantas

Para que una población sobreviva, es necesario que nuevas plantas replacen a las que mueren. La aparición de nuevas plantas puede ocurrir por procesos sexuales o asexuales (Figura 1). Para que una especie forrajera persista por medio de la reproducción sexual, debe producir semillas mientras se halla sometida a pastoreo, puesto que la cantidad de semillas latentes que queda de la siembra original es, generalmente, muy baja. Algunas especies, como *Stylosanthes* spp., sólo se reproducen sexualmente, en tanto que el pasto pangola, una gramínea estéril, sólo se reproduce asexualmente. Otras especies, como el trébol blanco (*Trifolium repens*), en el subtrópico (Jones, 1982) y probablemente *Desmodium ovalifolium*, pueden persistir mediante ambos mecanismos; en tales especies, la importancia relativa de cada uno de los mecanismos puede variar con el manejo, como en *L. bainesii* (Pott y Humphreys, 1983), o con las condiciones climáticas. Por ejemplo, el trébol blanco tiende a persistir, en el subtrópico australiano, mediante la regeneración de plántulas en los sitios más secos o en los años de sequía —o en unos y otros— y mediante estolones en los sitios o años húmedos —o en ambos (Jones, 1982).

El surgimiento de nuevas plantas por reproducción sexual se puede subdividir en pasos más detallados que expliquen (Figuras 4 y 5) las diversas maneras como se puede perder semilla tanto desde su formación en la planta que crece en la pastura, como desde el establecimiento exitoso de una plántula. La Figura 4 corresponde a un modelo conceptual; la Figura 5 suministra datos sobre *S. hamata* e ilustra, además, los cambios típicos que ocurren no sólo en la semilla que yace en el suelo, sino también en la formación de las semillas, en la emergencia de las plántulas y en su número, en un ciclo de doce meses que va desde el final de una estación lluviosa hasta el final de la siguiente (Gardener, 1982). Es fácil pasar por alto la pérdida de semilla por depredación, actividad que llega a ser muy intensa; por ejemplo, Borchert y Jain (1978) encontraron que el 75% de la semilla de *Avena fatua* en una pradera californiana fue consumida por roedores. Se ha sugerido, en general,

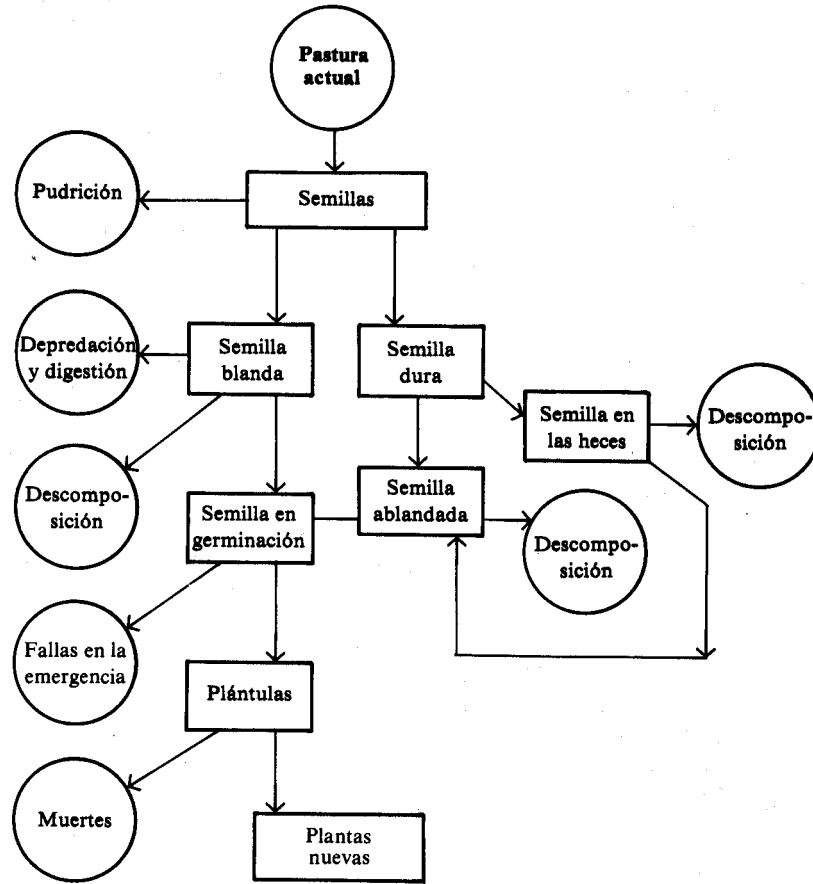


Figura 4. Etapas desde la formación de semillas hasta la regeneración exitosa de una leguminosa forrajera. La depredación puede provenir de herbívoros domesticados o salvajes. Para mayor simplicidad, el modelo no asume la latencia de los embriones.

que los animales pequeños son la causa principal de la pérdida de semillas en las praderas perennes de las zonas templadas (Mortimer, 1976).

Teniendo en cuenta todas las causas de pérdidas, se ha estimado que en una pastura de Siratro con una carga animal fija —y en pastoreo continuo a razón de 1.7 animales/ha en la región costanera subtropical de Queensland— por cada 100 semillas formadas de Siratro, menos de una planta logra establecerse con éxito.<sup>1</sup> Los valores correspondientes para *S. hamata* (Figura 5) son de una planta por cada 71 semillas formadas.

1. Datos no publicados del autor.

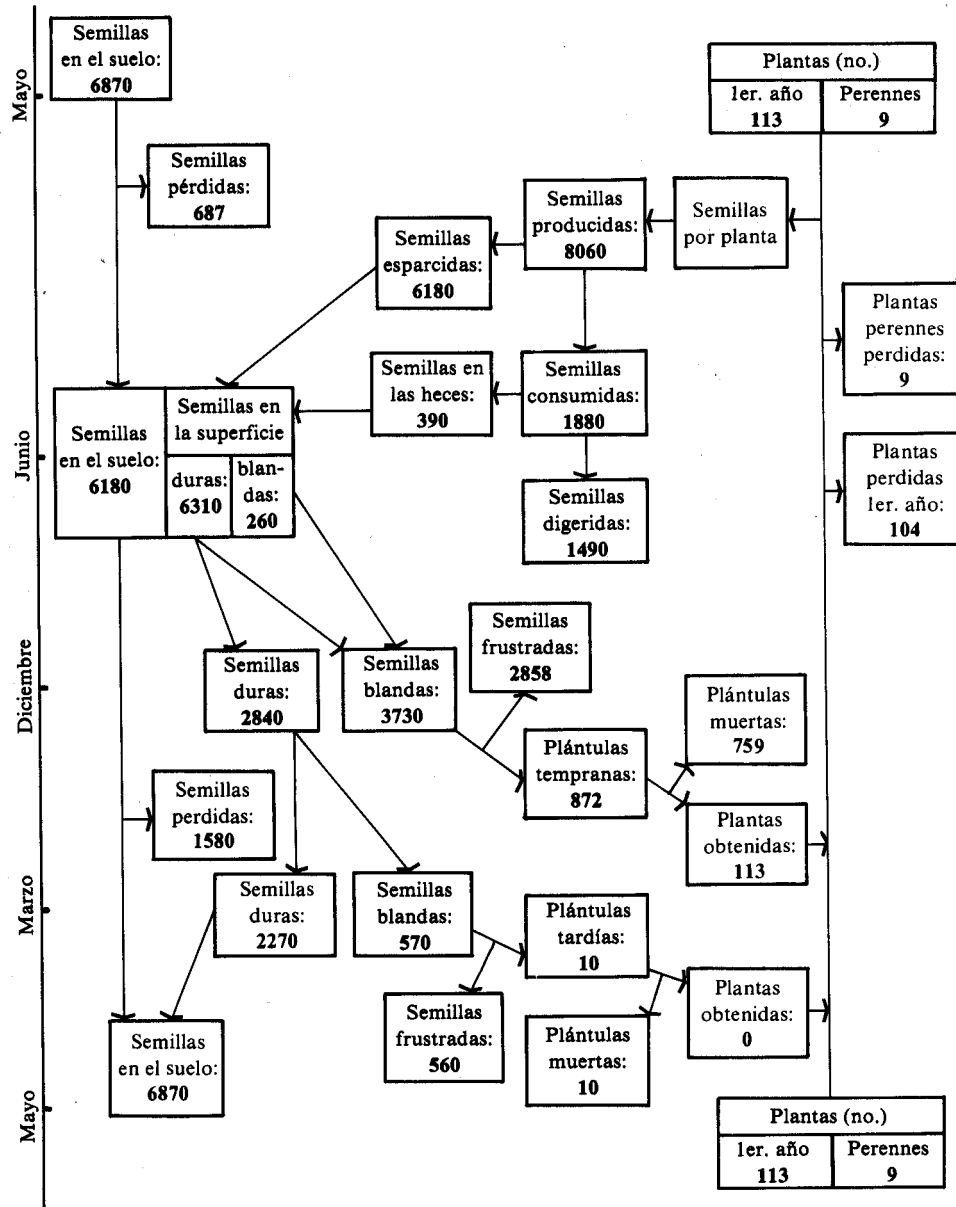


Figura 5. Esquema general de los procesos de formación de semillas, de acumulación de reservas de semillas en el suelo, de regeneración y supervivencia de plántulas de *S. hamata* en el noreste de Australia. Los valores indican número/m<sup>2</sup>.

FUENTE: Gardener, 1982.



Después de transcurridos varios años desde el establecimiento de una pastura —con diferencias entre un año y otro en cuanto a las tasas de supervivencia y a la aparición de nuevas plantas— se deduce de la Figura 1 que tanto la población de plantas como las reservas de semilla en el suelo contendrán individuos de edades diferentes, en contraste con la población de edad uniforme que resulta de la siembra inicial.

### Características de la planta relacionadas con la persistencia

Del modelo de la Figura 1 se deduce también que no hay una 'mejor manera' para lograr la persistencia de una especie en una pastura. Las leguminosas exitosas y persistentes pueden ser anuales, bianuales o perennes, de vida corta o de vida larga. Por consiguiente, es imposible seleccionar leguminosas persistentes especificando únicamente una serie de características ideales, es decir, un *ideotipo*. Es posible, sin embargo, hacer una lista de características de la planta que se relacionen con una buena persistencia; por ejemplo, Hodgkinson y Williams (1983) han enumerado 13 características que favorecen la supervivencia de la población de plantas en condiciones de pastoreo. Algunas de esas características son: "la posición de meristemas basales, de hojas y tallos postrados; el anclaje firme de las raíces; la formación de brotes desde las raíces; el rápido inicio del crecimiento de los meristemas; la aparición de la latencia durante la sequía; la aparición de las estructuras florales cerca del suelo; la reproducción rápida; los mecanismos de enterramiento de la semilla; la retención de la viabilidad de las semillas excretadas en las heces; la formación de semilla dura; y los disuasivos morfológicos y bioquímicos".

De todos estos atributos solamente se pueden encontrar algunos, incluso en las plantas más persistentes; por ejemplo, "los mecanismos de entierro de la semilla" son importantes para la persistencia de algunas especies, pero no se hallan presentes en especies de *Stylosanthes* que, aun así, pueden ser muy persistentes. Por tanto, aunque sea razonable predecir que una especie desprovista de todos estos atributos no sería persistente en condiciones de pastoreo, la lista de ellos puede ser de uso limitado como guía para la selección de las especies persistentes. Por ejemplo, el género *Leucaena*, las especies perennes de *Arachis* y el trébol blanco son especies persistentes en la región costanera subtropical de Queensland, pero cada una varía considerablemente en lo que respecta a los 13 atributos mencionados. Sin embargo, si se pueden especificar las condiciones edáficas, climáticas, y de manejo en una pradera —o si es posible saber si una especie es anual, perenne de vida corta, o perenne de vida larga— entonces esos atributos podrían ser más útiles en la selección de las especies o ecotipos más persistentes.

Los diversos mecanismos de persistencia de las especies de una pastura se ilustran adecuadamente en el Cuadro 1 (Gardener, 1983) donde aparece una

Cuadro 1. Distribución de edades de las poblaciones de *S. humilis*, *S. hamata* cv. Verano, *S. viscosa* CPI 34904 y *S. scabra* cv. Seca en pasturas de ocho años de edad sometidas a pastoreo, en Lansdown, norte de Queensland (Gardener, 1983).

Especie	Distribución (%) de la edad: <sup>a</sup>								Fuente
	1A.	2A.	3A.	4A.	5A.	6A.	7A.	8A.	
<i>S. humilis</i>	100.0	0							Gardener, datos no publicados
<i>S. hamata</i> cv. Verano	89.1	10.6	0.3	0					Gardener, 1982
<i>S. viscosa</i>	54.4	22.2	12.7	9.4	0.9	0.4	0	0	Gardener, datos no publicados
<i>S. scabra</i> cv. Seca	10.3	43.2	10.9	24.7	3.6	0	0	7.3 <sup>b</sup>	Gardener, datos no publicados

a. A. = año(s).

b. Plantas aún vivas después de ocho años.

clasificación de la edad respecto a la densidad de cuatro especies de *Stylosanthes* en el noreste de Queensland, Australia. Obviamente, cada especie arroja un balance diferente entre la mortalidad y el surgimiento de nuevos individuos que va desde aquél de la especie estrictamente anual (*S. humilis*) hasta el de la especie perenne (*S. scabra*).

## Persistencia de las gramíneas

El modelo presentado en la Figura 1, aunque diseñado para las leguminosas, se aplica también a las gramíneas sembradas y, en principio, a la invasión de malezas en las pasturas. Sin embargo, tratándose de las malezas, el objetivo del manejo del pastoreo es obtener tasas de sustitución y no compensar por la muerte de las plantas.

La persistencia de las gramíneas puede ser un fenómeno complejo cuando depende de las tasas relativas de surgimiento y muerte de las macollas. Por consiguiente, si se desea entender la desaparición de las plantas de gramíneas bajo ciertas prácticas de manejo, quizás sea necesario analizar los efectos de estas prácticas en la producción y muerte de las macollas.

Hay solamente información dispersa acerca de la función de la regeneración de plántulas en la persistencia de las gramíneas tropicales. Mott y

Andrew (1984) estudiaron la persistencia de dos gramíneas nativas perennes en los trópicos secos del norte de Australia. No se logró encontrar en el suelo semilla viable de una de las especies (*Dichanthium fecundum*); aunque se hallaron reservas de semilla de la otra especie (*Themeda australis*), ninguna de las plántulas emergentes de *Themeda* sp. sobrevivió. Por tanto, se asume que la persistencia a largo plazo de *Themeda* sp. depende, en gran parte, de la persistencia de las macollas o secciones de macolla que podrían dividirse.

Otros estudios han demostrado que las plantas de *Themeda* sp. no pueden resistir un pastoreo intenso. Por tanto, el mantenimiento de *T. australis* y de *D. fecundum* en el norte de Australia depende de que se establezca una presión de pastoreo suave con el fin de que las plantas persistan, ya que hay muy poca regeneración de plántulas. En contraste, las macollas de *Heteropogon contortus* —producidas por una subclímax que resultó de la quema en Australia subtropical— tienen un período de vida mucho más corto y una mayor regeneración de plántulas.<sup>2</sup> Estudios realizados en las sabanas altas de África del Sur han indicado que las especies dominantes en praderas de subclímax (el bosque se considera como la verdadera clímax) tienen también una producción pobre de semillas, diferente de la de las gramíneas locales (Jones, 1969). No hay duda de que la densidad de algunas especies deseables de pastos (p. ej., *Panicum maximum*, *Andropogon gayanus* y *Brachiaria* spp.) puede aumentar por regeneración de plántulas y que en especies no deseables (p. ej., *Sporobolus* spp.) puede ocurrir lo mismo. Sin embargo, se conoce poco acerca de la función de regeneración de plántulas en la persistencia de poblaciones de gramíneas. De otro lado, la dinámica de población de las malezas ha sido discutida por Sagar (1982).

## Factores que influyen en la persistencia de las pasturas

Muchos factores pueden influir en cada uno de los pasos que se describen en las Figuras 1 y 3; por conveniencia, se estudiarán en dos grupos: los referentes al sitio o medio ambiente, y aquéllos acerca del manejo.

Los *factores ambientales* comprenden el tipo de suelo, la pendiente, el drenaje, la precipitación y su distribución, el efecto de la nieve, las plagas y las enfermedades y —en algunos casos— la quema. Muchos de estos factores no se pueden controlar en condiciones normales de manejo. Si se espera un mayor retorno económico de las pasturas —lo que muy probablemente ocurra cuando se pastorea ganado lechero— entonces se puede justificar la modificación de las condiciones ambientales mediante operaciones como el riego y el control de plagas.

2. J.C. Tothill, comunicación personal.

Los factores de manejo de una pastura son principalmente la duración y la intensidad del pastoreo, la fertilidad del suelo —que puede ser modificada por la aplicación de fertilizantes— y la quema. Los agricultores y administradores pueden controlar estos factores, obviamente sujetos a limitaciones económicas y de otro tipo.

Hay buenas razones prácticas para estudiar los mecanismos de persistencia. En primer lugar, al entender la forma en que los factores ambientales afectan los procesos de persistencia, quizás sea más fácil extrapolar los resultados de los ensayos de pastoreo a nuevos ambientes. El efecto global que ejerce el nuevo ambiente en los diferentes mecanismos de persistencia se puede descomponer en sus efectos particulares. Por ejemplo, la tasa de reblandecimiento de la semilla dura de las leguminosas, en la reserva de semilla del suelo, será mucho mayor donde haya una estación seca prolongada y altas temperaturas en el suelo. Este fenómeno aparece en la comparación que se hace en la Figura 6 entre la tasa —mucho más rápida— de

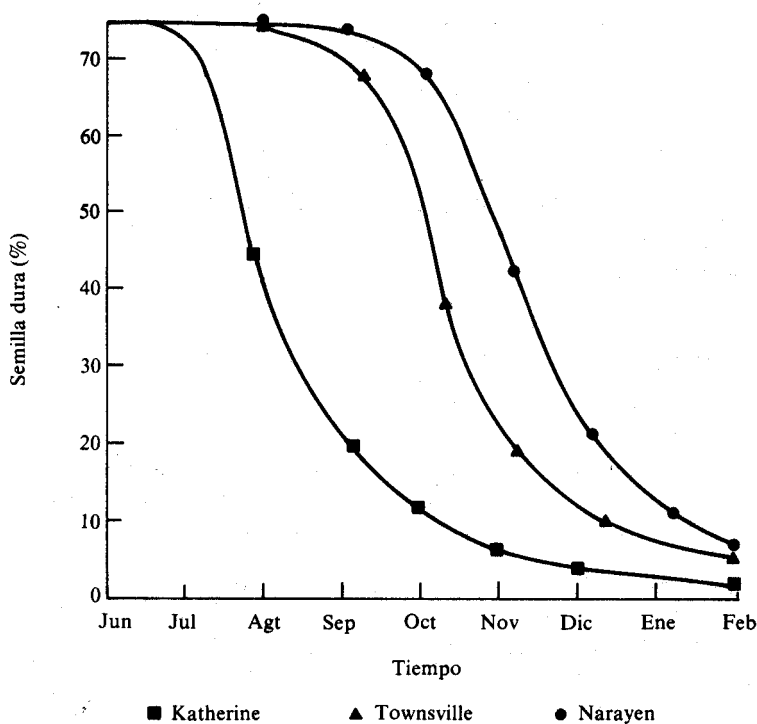


Figura 6. Cambios en el porcentaje de semilla dura de *S. scabra* durante la estación seca en tres localidades de Australia (Katherine y Townsville en el trópico seco, Narayen en el subtropical).

FUENTE: McKeon y Mott, 1984.

transformación de semilla dura a blanda de *S. scabra* en la estación seca en el trópico seco de Australia, y la que ocurre en el subtropico (McKeon y Mott, 1984). Los grados-día acumulados por encima de 51°C resultaron un buen parámetro de predicción de la transformación de semilla dura en semilla blanda.

En segundo lugar, el conocimiento del efecto del ambiente en los mecanismos de persistencia también puede indicar aspectos débiles en una determinada accesión forrajera que se esté evaluando, y estas debilidades se pueden superar mediante la selección o el mejoramiento genético. Por ejemplo, actualmente avanza un programa activo para aumentar la dureza de la semilla de trébol subterráneo (*Trifolium subterraneum*) con el fin de que se adapte mejor a las áreas marginales trigueras de Australia occidental: allí las líneas cultivadas de trébol no pueden mantener reservas adecuadas de semilla en el suelo (Francis y Gladstones, 1983). Si una línea se caracteriza por una mayor proporción de semilla dura, su persistencia debe estar menos afectada por las estaciones secas. En contraste, en las tierras bajas costaneras de Queensland, donde *L. bainesii* no ha logrado persistir, se han encontrado grandes reservas de semillas viables de esta especie en las pasturas (Jones, 1984). Un ecotipo o línea que produzca una menor proporción de semilla dura puede regenerarse mejor en estas pasturas, hecho que señala la utilidad de verificar si hay variabilidad en la producción de semilla dura en *L. bainesii*.

Por último, una mejor comprensión del influjo de los factores de manejo en los mecanismos de persistencia permitirá suministrar mejores pautas de manejo para *L. bainesii*, es decir, prácticas que favorezcan la persistencia de las especies en la pastura o precauciones contra aquéllas que podrían menguar su persistencia. El objetivo de cambiar las prácticas de manejo podría ser, por ejemplo, disminuir la tasa de mortalidad de las plantas, o estimular una más abundante formación de semillas, o favorecer una mayor supervivencia de las plántulas que se estén regenerando.

Los agrónomos especialistas en pasturas discuten con frecuencia los méritos relativos ya sea de los diferentes métodos de manejo de las pasturas, tales como el pastoreo continuo frente al pastoreo rotacional, o ya de las cargas animales fijas comparadas con las cargas animales variables. Han escapado, no obstante, a la atención de los investigadores los efectos notorios que pueden ejercer los cambios estacionales de presión de pastoreo en una pastura asociada, efectos demostrados por los estudios clásicos de Martin Jones en el sureste de Inglaterra (Harper, 1977)<sup>3</sup>. Estos efectos de presión de pastoreo están ligados a las reacciones fisiológicas de las plantas ante la defoliación y a los aspectos ecológicos de la persistencia.

3. Ver especialmente la Figura 14-7.

Aduciendo ejemplos de praderas de regiones semiáridas, Williams (1978) ha indicado que los estudios sobre la dinámica de poblaciones ayudan a comprender cómo los eventos climáticos y el pastoreo afectan la persistencia.

## **Efecto del manejo del pastoreo en la persistencia: un estudio con Siratro**

En noviembre de 1968, se sembraron pasturas con una mezcla de *Setaria sphacelata* cv. Nandi y Siratro en Samford, sureste de Queensland. Un año después se establecieron cuatro tratamientos de pastoreo continuo con cargas fijas de 1.1, 1.7, 2.3 y 3.0 animales/ha. La pastura con 3.0 animales/ha estaba, en general, sobrepastoreada en 1973 y en consecuencia, la carga animal se redujo a 2.0 animales/ha; sin embargo, aún se hallaba esa pastura intensamente pastoreada y tenía muy baja altura. Desde noviembre de 1971 se observaron anualmente las plantas de Siratro que poseían cargas de 1.7 animales/ha (pastoreo ligero) y 3.0 animales/ha (pastoreo fuerte). El seguimiento de las plantas se hizo con marcos fijos y se registró la aparición de nuevas plantas y la desaparición de otras; noviembre, en esa región, fija el inicio de la estación en que las plantas rebrotan después del invierno anterior.

Los resultados de este estudio se presentan en el Cuadro 2 y se considerarán en términos de la persistencia de las plantas sin tener en cuenta los méritos agronómicos de Siratro. Varios hechos importantes se pueden deducir de ese cuadro. En primer lugar, el pastoreo fuerte redujo la longevidad de las plantas, como se demuestra al comparar el efecto ejercido, en los años siguientes, por las dos cargas animales en la supervivencia de las plantas surgidas en cualquier año. En segundo lugar, hasta 1976 la carga animal alta no afectó la aparición de nuevas plantas: ésta fue, típicamente, de 1 a 2 plantas nuevas/m<sup>2</sup> por año. En tercer lugar, después de 1976 hubo una disminución en la aparición de plantas nuevas en condiciones de pastoreo fuerte. Por consiguiente, la disminución de la densidad de Siratro bajo pastoreo intenso —en comparación con el pastoreo suave aplicado entre 1973 y 1976— se debió a una reducción en la longevidad de las plantas establecidas, mientras que la mayor diferencia ocurrida después de 1976 se debió tanto a la disminución en longevidad como a un menor surgimiento de nuevas plantas.

Se tenía conocimiento, por estudios separados, de que todas las plantas nuevas que surgieran en condiciones de pastoreo fuerte, y la gran mayoría de las nacidas en condiciones de pastoreo suave, provenían de plántulas aparecidas el verano anterior y que habían sobrevivido después del invierno. La supervivencia de las plántulas fue también similar para estas dos cargas animales, a diferencia de la supervivencia de las plantas más viejas. Típicamente, emergieron de 15 a 20 plántulas por m<sup>2</sup> por año, pero solamente sobrevivió un 10% de ellas que dieron así origen a 1.5 plantas nuevas/m<sup>2</sup> en la

**Cuadro 2. Número de plantas de Siratro en pasturas sometidas a pastoreo fuerte o suave, a comienzos de la estación de crecimiento en Samford, sureste de Queensland.**

Período	Plantas (no./10 m <sup>2</sup> ) en fecha de muestreo:								Edad (años)
	1971-72	1972-73	1973-74	1974-75	1975-76	1976-77	1977-78	1978-79	
<b>Pastoreo fuerte</b>									
Antes de 1971-1972	83	28	2						7
1971-1972		31	3						7
1972-1973			12	4	1	1			6
1973-1974				21	12	6	3		5
1974-1975					19	5	1		4
1975-1976						14	3	1	3
1976-1977							3	0	2
1977-1978								8	1
Densidad total	83	59	17	25	32	26	11	9	
<b>Pastoreo suave</b>									
Antes de 1971-1972	54	40	19	14	13	9	5	3	7
1971-1972		23	7	5	5	3	3	2	7
1972-1973			16	4	3	3	3	1	6
1973-1974				26	13	12	10	8	5
1974-1975					21	15	11	7	4
1975-1976						27	18	10	3
1976-1977							14	9	2
1977-1978								24	1
Densidad total	54	63	42	49	55	69	64	64	

primavera siguiente (Cuadro 2). Se sabía también que después de 1972 la formación de las semillas en la pastura con carga animal alta había sido insignificante; por tanto, la regeneración continua de plántulas en este tratamiento, hasta 1976, debió proceder de semillas depositadas en el suelo en los primeros años del experimento (1969-1972) antes de que la alta carga animal impidiera la formación de semillas. Este fenómeno se refleja en los cambios ocurridos en las reservas de semilla de Siratro en el suelo que, en condiciones de pastoreo fuerte, disminuyeron de 200/m<sup>2</sup> en 1971-1972 a 60/m<sup>2</sup> en 1979. En contraste, en condiciones de pastoreo suave, las reservas de semilla permanecieron constantes en cerca de 250/m<sup>2</sup> en el mismo período de tiempo.

Algunas consecuencias importantes se desprenden de estos hallazgos. En primer término, se debe permitir que Siratro produzca altos niveles de semilla en el año de su establecimiento. Esta reserva es 'dinero en el banco' para proteger la leguminosa contra el sobrepastoreo o la sequía, fenómenos cuya acción puede impedir la formación de semillas en años posteriores. La validez de este principio se hace evidente al considerar un potrero con una carga de 5 cabezas/ha en un ensayo de pastoreo realizado en Fiji, donde el efecto de este fuerte pastoreo, expresado como rendimiento tanto de la gramínea como de Siratro (Partridge, 1979), fue similar al observado en Samford. Sin embargo, la densidad de Siratro decreció rápidamente en Fiji, a diferencia de lo observado en Samford (Cuadro 2). La razón es que Siratro nunca formó cantidades apreciables de semilla en Fiji y, por tanto, no hubo un banco de semilla que respaldara, durante varios años, el surgimiento continuo de plantas en épocas en que no se formaba nueva semilla. Se ha logrado una supervivencia similar de la semilla de Siratro en el suelo mediante la distribución de semilla a voleo en pasturas sin Siratro, haciendo un seguimiento después de la emergencia de las plántulas de la leguminosa durante los seis años siguientes (Jones, 1981).

Un segundo aspecto resalta en estos estudios: un período de descanso ocasional, o incluso una reducción de la carga animal en el otoño cuando florece la leguminosa, podrían favorecer la formación de semillas en una pastura de Siratro que se haya deteriorado por el clima o el pastoreo. Las posibles ventajas del período de descanso en otoño se demuestran mediante una comparación de tres tratamientos de pastoreo en una pastura de Siratro y pasto bufel (*Cenchrus ciliaris* L.) en el sureste de Queensland (Tohill y Tessel, 1982). Los resultados preliminares indican que dejar descansar la pastura durante la fase final de la estación es un medio efectivo para aumentar la densidad y la frecuencia de Siratro, sus reservas de semilla en el suelo, y la regeneración de sus plántulas.

Un tercer aspecto, que también se deduce del estudio mencionado, es que la regeneración, a partir de la reserva de semilla, puede ser estimulada mediante las labores de cultivo o la quema. En algunos casos, la densidad de Siratro en



las pasturas de Queensland ha disminuído por la mala regeneración de las plántulas, pese a la presencia de cantidades razonables de semilla en el suelo. Estos hechos han conducido a estudios sobre las diversas técnicas de cultivo que promueven la regeneración de plántulas y se ha encontrado que cuanto más fuertes sean las labores del cultivo, mayor es la regeneración (Bishop, Walker y Rutherford, 1981). Esas técnicas de cultivo se han utilizado exitosamente en algunas fincas comerciales (Hurford, 1979). Humphreys (1984) ha indicado también que la persistencia de *L. bainesii* se puede mejorar mediante la manipulación de los bancos de semilla en el suelo. El concepto del manejo de los bancos de semilla en el suelo no es nuevo; Blaser y Killinger (1950), por ejemplo, lo propusieron para el caso del trébol blanco en Florida.

Por último, un ejemplo de las estrategias de manejo mejoradas, que se pueden formular partiendo de un entendimiento de la dinámica de poblaciones de plantas, se relaciona con el trébol blanco que crece en mezcla con gramíneas de tipo  $C_4$  en el subtrópico (Jones, 1982; Jones, 1984). En este caso se encontró que la presencia del trébol blanco en la primavera, cuando se presenta el máximo período de crecimiento de esa gramínea, dependía, en parte, de la presión de pastoreo impuesta a la pastura durante el verano anterior y el principio del otoño. El pastoreo fuerte durante ese período de máximo crecimiento de la gramínea estimuló la supervivencia de los estolones del trébol en el verano y la regeneración de sus plántulas en el invierno. Sin embargo, imponer una carga animal fija lo suficientemente alta, durante todo el año, para lograr un control adecuado de la gramínea en el verano no es un método práctico. Con todo, un sistema de carga animal flexible, con mayores cargas durante el verano, mejoró no sólo la producción de trébol sino también la producción animal. En este caso, el manejo se aplicó directamente a la gramínea para contribuir, indirectamente, a la persistencia de la leguminosa, en tanto que cuando se dió un período de descanso a Siratro, ese descanso sirvió para ayudar a la formación de semilla de la leguminosa.

## Mediciones de persistencia

Las mediciones de la persistencia se pueden hacer en cada una de las etapas ilustradas en las Figuras 1 y 4. En esta sección se discutirán brevemente las posibles técnicas que se pueden aplicar para hacer estas mediciones.

### Densidad de plantas

Esta densidad (número/unidad de área) es relativamente fácil de medir cuando las plantas se pueden identificar individualmente. Cuando los individuos no son identificables, como por ejemplo los del pasto pangola, las mediciones de frecuencia pueden ser un sustituto útil de las de densidad aunque es necesario reconocer sus limitaciones (Shaw et al., 1976). En cambio, es mucho más difícil medir la supervivencia de las plantas, operación que

requiere el uso de marcos fijos, es decir, aquéllos cuya posición debe establecerse de modo permanente con estacas firmemente enterradas en el suelo. Las estacas no deben sobresalir demasiado de la superficie del suelo, puesto que interferirían con operaciones como la aplicación de fertilizantes o, posiblemente, el corte del forraje, o quizás atraerían la atención de los animales en pastoreo que las derribarían. Si las estacas se entierran demasiado en el suelo —cuando sobresalen, por ejemplo, menos de 2 cm— podrían quedar cubiertas por el suelo y la vegetación. En potreros grandes, la localización de estos cuadrantes fijos se puede facilitar tomando como referencia los postes de la cerca. Las estacas metálicas también se pueden ubicar mediante detectores de metales. Es importante localizar estos marcos fijos con precisión, de manera que sea fácil encontrarlos durante los periodos de máximo crecimiento de las pasturas.

Es frecuente que las mediciones de la densidad y de la supervivencia de las plantas perennes se hagan sólo una vez al año y, por consiguiente, sea más fácil hacerlas al inicio de la estación de crecimiento antes de que se produzca una acumulación del rendimiento inicial. Hay varias maneras de registrar la posición de las plantas dentro de los marcos fijos:

- Las fotografías son, generalmente, adecuadas en pasturas de área muy extensa.
- Los pantógrafos son útiles, así como las cubiertas plásticas transparentes: cada marco se cubre con una de ellas y los registros para los años sucesivos se hacen con plumas de fieltro de diferentes colores.
- Las plantas también se pueden localizar por medio de coordenadas medidas a lo largo de los ejes  $x$  y  $y$  del marco e identificando la base de las plantas con alambre forrado de plástico. No es aconsejable utilizar marcas sin definir coordenadas ya que aquéllas se entierran con frecuencia o pueden ser removidas por las aves.
- Se ha logrado también algún progreso con técnicas digitales que ahorran trabajo (Mack y Pyke, 1979) pero estos métodos no están muy difundidos.

Las mediciones hechas en plantas individuales durante varios años dan resultados como los que se presentan en el Cuadro 2. Es deseable medir o calificar el tamaño de las plantas individuales; tratándose de *Siratro* y de *Desmodium* spp., la clasificación de las raíces primarias que ocupan la superficie del suelo en tres clases de tamaños ( $< 4$  mm, 4-10 mm y  $> 10$  mm) ha sido una medida útil.

## Reservas de semilla

Las reservas de semilla depositadas en el suelo han recibido considerable atención en la literatura ecológica (Cook, 1980; Roberts, 1981); la informa-

ción sobre las reservas de semilla en las pasturas de la zona templada, por su parte, ha sido revisada por Krylova (1979) y Chancellor (1979). Las reservas se pueden determinar mediante dos métodos diferentes. El primer método requiere que las muestras de suelo se lleven al invernadero y se coloquen en condiciones adecuadas para su germinación, condiciones en que teóricamente es posible medir la reserva de semilla viable de todas las especies.

Para identificar las especies de las plántulas emergentes se invierte, generalmente, una cantidad considerable de trabajo preliminar. Por lo regular, las plántulas desconocidas se agrupan en clases similares una vez se les hayan asignado códigos numéricos, y luego se cultivan hasta la madurez para poderlas identificar. Otro requisito es la necesidad de disponer de un período extenso de germinación (Roberts, 1981). Se sugieren, por lo menos, tres ciclos de cerca de ocho semanas de humedad seguidos por ocho semanas de sequía; los períodos secos previenen el crecimiento excesivo de moho y de algas en la superficie de las semillas, y pueden ayudar a romper la latencia de éstas estimulando así un mayor porcentaje de germinación. Aun utilizando este tratamiento se producirá casi siempre una cantidad de semilla dura de leguminosas que, aunque viable, no germina. Esta práctica tropieza con otra dificultad: mantener la humedad del suelo sin saturación durante varias semanas; un modo de lograrlo es extendiendo una capa delgada de suelo sobre arena estéril libre de sales, que se mantiene húmeda por capilaridad si se coloca el recipiente en agua.

Si sólo hay interés por las reservas de semilla de muy pocas especies —usualmente, de las especies sembradas— puede ser preferible otro método que consiste en el lavado de todas las semillas de las especies seleccionadas —tomadas de las muestras de suelo— y en evaluación de su viabilidad mediante pruebas convencionales de germinación. Roberts (1981) y Jones y Bunch (1977) indican procedimientos de recuperación y añaden información sobre la intensidad y la profundidad del muestreo. En estas operaciones se requiere sumo cuidado; los procedimientos siempre darán una respuesta en términos de número de semillas, pero si la persona encargada de realizar el trabajo no es cuidadosa, no hay modo de conocer el volumen que se haya perdido. Cuando se inicien los estudios de este tipo, se deben verificar las mediciones con muestras 'artificiales' de prueba que contengan cantidades conocidas de semilla viable.

En la recuperación total y selectiva de las semillas del suelo, el área muestreada por lote es, generalmente, baja en comparación con las áreas de muestreo utilizadas para determinar rendimiento de materia seca; por tanto, se deben interpretar cautelosamente los resultados. En general, tampoco hay un método para conocer la edad de la semilla recuperada, aun cuando esta información sobre la semilla pueda ser útil en la interpretación de los resul-

tados. Se puede obtener una idea aproximada de la edad de la semilla considerando la profundidad del suelo en que ésta se encuentra; los bancos de semilla recientes se concentran más en la superficie del suelo y los bancos más viejos pueden hallarse a mayor profundidad. Jones (1982) describió, por ejemplo, una pastura en la que el trébol blanco había sido una leguminosa abundante que germinó y generó semilla todos los años, en tanto que *L. bainesii* contribuyó poco a la pastura pese a que había sido abundante diez años antes. Se muestreó el suelo de esa pastura a una profundidad de 5 cm; los 2.5 cm superiores contenían un 62% de semilla de trébol blanco y sólo un 33% de semilla de *L. bainesii*. En un sitio similar y también con una historia semejante, el 62% de la semilla de trébol blanco se encontraba en los primeros 2.5 cm del suelo, y sólo un 19% de la de *L. bainesii* se hallaba en esa capa de suelo. Es muy probable que, en ciertas especies de pastos, la emergencia de la semilla pequeña se reduzca cuando germine a profundidades inferiores a 2.5 cm.

Estos datos sobre *Lotononis* sp. ilustran también el cuidado con que deben interpretarse los datos sobre las semillas que se hallan en el suelo; grandes reservas de semilla pueden cobrar importancia 'histórica' pero poca importancia práctica en la regeneración de las plántulas. Por su parte, las leguminosas pueden acumular reservas considerables de semillas que tienen mínimas consecuencias en la persistencia de las plantas; el *Desmodium* cv. Green Leaf (*Desmodium intortum*) puede acumular miles de semillas/m<sup>2</sup>, pero los estudios preliminares (Jones, 1980)<sup>4</sup> indican que la persistencia de esta leguminosa es, principalmente, una consecuencia del enraizamiento de sus estolones, ya que la mayoría de las plántulas mueren. Los datos sobre las reservas de semilla en el suelo se pueden interpretar más fácilmente cuando se conocen también otros factores relacionados con la persistencia de las plantas (Figura 1). En las pasturas anuales es más fácil interpretar los datos sobre la semilla depositada en el suelo y Carter (1981) sugirió que el muestreo de semilla podría ser una herramienta útil en el diseño de las estrategias de manejo del pastoreo en pasturas de *Medicago* spp.

Las diversas especies de leguminosas acumulan cantidades muy variables de semilla en el suelo cuando el manejo del pastoreo es adecuado. Algunos niveles tentativos de buenas reservas de semilla de leguminosas tropicales podrían ser 200/m para el Siratro (Tothill y Jones, 1977), 2000/m para *Aeschynomene falcata* (Wilson et al., 1982); 3000-6000/m para el trébol blanco en el subtropico (Jones, 1982; Jones, 1984) y posiblemente 20,000/m para *Lotononis* sp. Los niveles sugeridos para *Stylosanthes* spp. en el norte de Australia (Figura 7) oscilan entre 700/m para *S. scabra* y más de 4000/m para *S. hamata* (McKeon y Mott, 1984). La Figura 7 explica también el modo como

4. Además, datos no publicados del mismo autor.

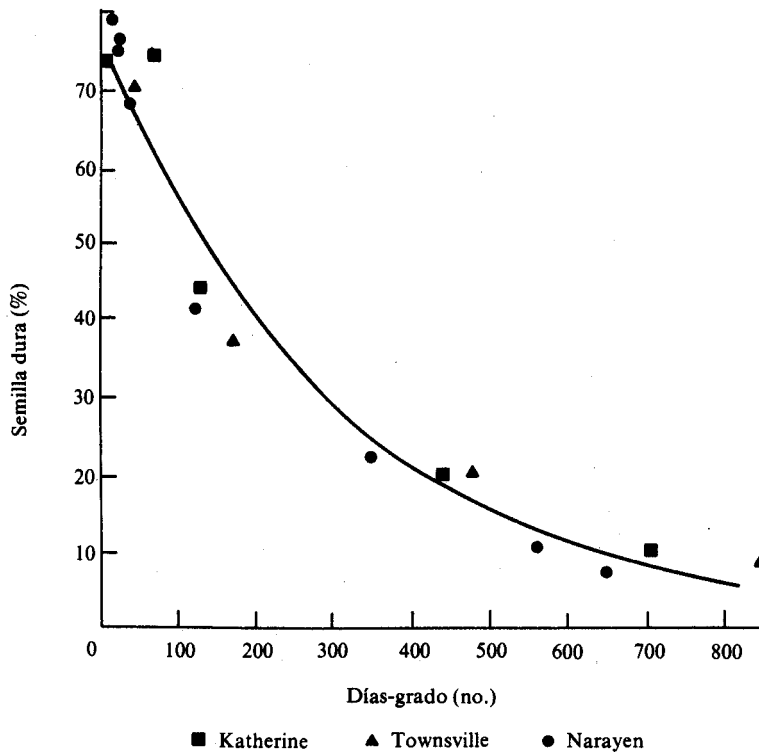


Figura 7. Relación entre el contenido de semilla dura de *S. scabra* y los días-grado por encima de 51°C, basada en las temperaturas máximas diarias del suelo.

FUENTE: McKeon y Mott, 1984.

la reserva de semilla en el suelo y la dureza de ésta pueden fluctuar entre el comienzo y el final de las estaciones seca y húmeda. Grime (1979) presenta una amplia discusión acerca de la interpretación de las reservas de semilla en el suelo.

### Emergencia y supervivencia de plántulas

Estas variables se estudian con marcos fijos, dispuestos tal como se describieron anteriormente cuando se consideró la medición de la densidad de las plantas. La verificación de la presencia de las plántulas, en cambio, se debe hacer a intervalos regulares durante la estación de crecimiento si el objetivo es medir la regeneración total de las plántulas. Esta operación puede requerir que el recuento de las plántulas se haga cada dos semanas; sin embargo, la frecuencia de los recuentos se rige, en gran medida, por el patrón de la precipitación pluvial. Por lo regular, cada plántula se marca con alambre recubierto de plástico y sus coordenadas se deben medir en el marco. Si las

plántulas están muy cerca las unas de las otras, se puede utilizar alambre de diferentes colores para identificar mejor los individuos. Las mediciones de la supervivencia de las plántulas constituyen un componente nada despreciable de los resultados presentados en la Figura 5.

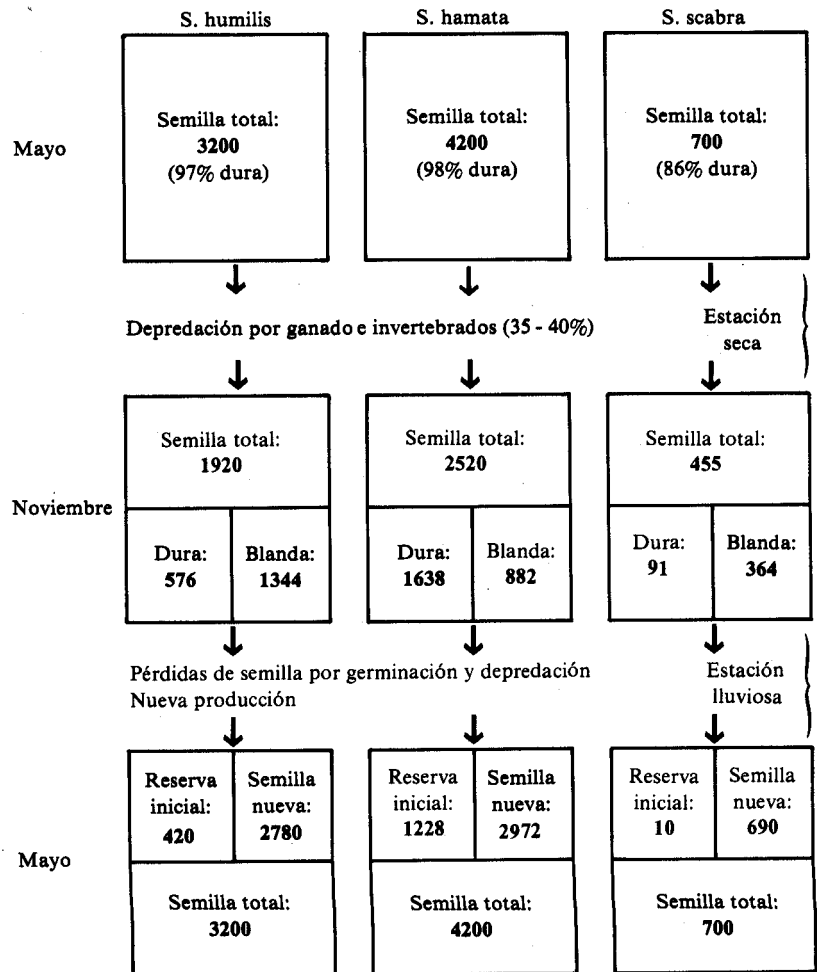


Figura 8. Cambios ocurridos en las reservas de semilla por m<sup>2</sup> de tres especies de Stylosanthes en Katherine, en el trópico seco de Australia.

FUENTE: McKeon y Mott, 1984.

## Formación de semillas

Esta etapa del desarrollo de las especies forrajeras es bastante difícil de medir en pasturas sometidas al pastoreo ya que los animales, generalmente, consumen flores, semillas maduras y semillas inmaduras; además, ha caído semilla madura al suelo y hay inflorescencias que están aún floreciendo. Sin embargo, el recuento de las estructuras reproductivas: (flores + vainas)/m<sup>2</sup>, puede dar alguna idea de la formación de semillas en un tratamiento en relación con la de otro. Por ejemplo, Jones (1979) encontró que el número de (flores + vainas)/m<sup>2</sup> de Siratro disminuía entre 12 y 26/m<sup>2</sup> por cada aumento unitario en la carga animal. La formación de la semilla de leguminosas en las pasturas se puede estimar barriendo de la superficie del suelo la semilla caída al final del período de floración (Gardener, 1982) aunque esta operación no medirá la semilla madura ingerida por los animales en pastoreo.

La medición de la formación de semillas puede ser particularmente difícil en las pasturas densamente pobladas con leguminosas cuyas vainas sean dehiscentes; por ejemplo, la formación de semillas de Siratro se ha medido inspeccionando los marcos fijos dos veces por semana durante el período de formación de semillas y retirando regularmente las vainas maduras que aún no estén abiertas. También fue necesario retirar dichas vainas de un área de bordes alrededor de los marcos fijos puesto que los animales intentaban mover los estolones de Siratro al pastorear la pastura. En estudios de mucha precisión se puede hacer un seguimiento de las semillas individuales marcándolas con elementos radioactivos (Watkinson, 1978).

## Semillas en las heces

A los animales en pastoreo se les pueden medir las semillas que arrojan en las heces, medida a la que afecta la estación del año mucho más que a las semillas del suelo. Se han registrado niveles máximos de 100 semillas de trébol blanco por g de materia fecal seca o, aproximadamente, unas 300,000 semillas por vaca por día (Jones y Bunch, 1977). Carter (1981) midió más de 6000 semillas excretadas por oveja por día en pasturas anuales de *Medicago* sp. El contenido total de semilla viable en las heces se puede medir mediante un lavado selectivo, aplicando los dos métodos antes descritos cuando se trató el tema de las semillas del suelo.

## Enraizamiento de los estolones

Este proceso se puede cuantificar mediante un muestreo destructivo en las pasturas; se lavan luego los estolones y sus raíces, y se ordenan en categorías según su tamaño. El muestreo se puede hacer en los mismos núcleos de suelo que se toman y lavan para medir las reservas de semilla depositadas en el

suelo. Por ejemplo, Jones (1980) encontró que en pasturas viejas de *Desmodium* sp., que se hallaban en buen estado, había aproximadamente 300 raíces de 1 mm de longitud por cada m<sup>2</sup>, la mayoría de las cuales tenían un diámetro de solamente 1 a 4 mm. No se observaron raíces mayores de 10 mm de diámetro y las implicaciones de este hecho en la persistencia de la pastura se discutieron en términos de la susceptibilidad del *Desmodium* al estrés causado por la humedad. Sin embargo, se sabe muy poco aún acerca de la persistencia de rizomas, estolones, o raíces estoloníferas de especies forrajeras sometidas al pastoreo.

Se han adelantado estudios sobre la supervivencia de los estolones de trébol blanco (Chapman, 1983) y sobre los estolones de Siratro (Hodgkinson y Williams, 1983). Dichas mediciones permiten derivar un historial de los estolones agrupados según la edad, tal como se hizo con las raíces primarias de Siratro (Cuadro 2). Como los estolones de Siratro se dispersan con relativa facilidad, se marcaron con cubiertas plásticas como se describió en la sección dedicada a la densidad de las plantas. Chapman (1983) marcó los estolones de trébol blanco con grapas de acero y luego midió su crecimiento ulterior con una regla plegable.

En regiones donde predomina un período de crecimiento bien definido seguido por un período de latencia, es posible establecer la edad de las raíces estoloníferas mediante un examen anatómico de las secciones trasversales, donde se cuentan los anillos de crecimiento. Esta técnica se ha utilizado en estudios ecológicos en regiones templadas (van Andel, 1975). Harper (1978) y Abrahamson (1980) presentan más información sobre la 'demografía' de las plantas con crecimiento estolonífero.

## Experimentos de apoyo

Como tales se consideran los que ayudan a interpretar las mediciones de la población descritas en la sección anterior. Algunos estudios —p. ej., aquéllos sobre la pérdida de la dureza de la semilla y la ruptura de su latencia, por Mott y McKeon (1979)— se pueden realizar en laboratorios o en recintos con ambiente controlado. Otros estudios, como la depredación de la semilla por las hormigas (Mott y McKeon, 1977) y el deterioro de la dureza de la semilla en diversos ambientes, se deben efectuar en el campo.

Los experimentos de campo pueden ser muy útiles para el estudio de los factores relacionados con el agotamiento de las reservas de semilla en el suelo. Esos factores son, respecto a la semilla: su calidad, el lugar en que se encuentra, el clima que la rodea, el cultivar a que pertenece, y la profundidad a que está enterrada (Jones, 1981; Taylor, 1984). En las pasturas que se hallan bajo pastoreo, se puede excluir temporalmente del pastoreo un área definida para medir, por ejemplo, el efecto de aquél en la formación de las semillas compa-



rando las que se formaron dentro y fuera del área excluida. Anteriormente se habían mencionado los estudios hechos sobre el efecto de la perturbación del suelo en la regeneración de las plántulas a partir de las reservas de semilla del suelo (Bishop et al., 1981). Investigaciones recientes sobre el establecimiento de plántulas en las pasturas no perturbadas han indicado que tubos de acero enterrados en el suelo pueden ser una herramienta experimental útil para entender la función que cumplen las raíces y retoños en el establecimiento y en el crecimiento de plántulas en las pasturas (Cook y Ratcliff, 1984).

## Variabilidad dentro de las pasturas

Las pasturas, nativas o mejoradas, manifiestan con frecuencia variabilidad en pequeña o gran escala dentro del área asignada a un tratamiento. Esta variabilidad puede ser transitoria o permanente si se asocia con el estado de fertilidad del suelo, con su salinidad, con la inundación del terreno, o con variables semejantes (McCown, Murtha y Field, 1977). Otro tipo de variabilidad puede ser difícil de reconocer a la vista. En pasturas viejas de regiones templadas hay evidencia de aquellas diferencias de los genotipos asociadas con el microambiente; Turkington y Harper (1979) hallaron diferentes genotipos de trébol blanco que preferían asociarse con distintas especies de gramíneas perennes dentro de una misma pastura. En estudios posteriores se encontró que los genotipos de trébol asociados con gramíneas 'extrañas' (o microambientales) tendían a asignar más reservas a la formación de inflorescencias que al desarrollo de estolones (Turkington, 1983) con obvias implicaciones en la persistencia.

La variabilidad en el rendimiento del forraje en áreas pequeñas se vincula, con frecuencia, a la variabilidad en la composición botánica. Esta relación se ilustra adecuadamente con datos de una pastura en el trópico seco de Australia, cuya composición global es de 32% de *S. humilis*, 58% de *Heteropogon contortus* y 10% de otras especies, según se calculó de 437 cortes y marcos seleccionados<sup>5</sup>. Sin embargo, si los marcos se hubieran clasificado en orden de rendimiento, el tercio más bajo de la clasificación tendría una composición de 74% de *S. humilis* y 9% de *H. contortus*, y el tercio más alto, 15% de *S. humilis* y 79% de *H. contortus*. Estos porcentajes muestran el modo en que los valores medios de los parámetros de una pastura pueden enmascarar una variabilidad considerable dentro de las pasturas.

Esta variabilidad entre una pastura y otra tiene también implicaciones en los estudios sobre persistencia. En lugar de presentar valores medios para una pastura, quizás sea más importante explicar la relación que existe entre factores como la persistencia y la variabilidad, entre un sitio y otro, del

5. R.L. McCown, comunicación personal.

rendimiento del forraje. Por ejemplo, al contar las plántulas de trébol blanco que se regeneraban en las pasturas de *Paspalum notatum* asociado con trébol blanco, Jones (1982) estimó el rendimiento inicial de cada marco. Tomando la media del rendimiento, o sea 2750 kg/ha, como el límite que separa los rendimientos altos y bajos, el 58% de los marcos de bajo rendimiento contenían plántulas mientras que éstas sólo se hallaron en el 18% de los marcos de alto rendimiento.

Al diseñar estrategias de manejo para mejorar la persistencia vienen a la mente aplicaciones obvias de los descubrimientos hechos sobre la variabilidad de una pastura. La 'demografía' de las plántulas, en su relación con los micrositios, fue estudiada en detalle por Silverton (1981) y también por Grubb (1977) en una excelente revisión sobre la importancia de la fase de regeneración de plántulas en la persistencia de las especies en una pastura compuesta por muchas de ellas. Los procedimientos de estimación visual tanto de la cantidad de forraje en oferta como de la composición botánica de una pastura (Jones y Tohill, 1985) pueden ser muy útiles cuando se relacionan las mediciones de la persistencia con la variabilidad de la pastura, puesto que son rápidos y no son destructivos.

## **Cuándo debe estudiarse la dinámica de poblaciones?**

Antes de comenzar algún estudio detallado sobre la dinámica de poblaciones es necesario considerarlo cuidadosamente, puesto que las mediciones consumen tiempo y se deben prolongar durante muchos años. "Los estudios sobre poblaciones pueden tener un gran valor práctico en los casos en que la especie se muestra muy promisorio, pero no lo tienen cuando los resultados de los experimentos de pastoreo son inconsistentes, o las pasturas son inestables, o el comportamiento de las especies forrajeras parece hallarse muy limitado por la localidad o los requerimientos del manejo" (Jones y Mott, 1980). Los estudios de poblaciones deben, por lo menos, definir el problema y pueden, además, sugerir una solución apropiada.

En consecuencia, los estudios de poblaciones se realizarán generalmente dentro de experimentos de pastoreo en los que hay tratamientos contrastantes compuestos por cargas animales, sistemas de pastoreo, localidades diferentes, o dosis de fertilizantes, como en el estudio sobre Siratro mencionado anteriormente. Jones y Mott (1980) señalaron que "hay sólo un valor limitado en aquellos estudios demográficos muy detallados en que se analiza una situación sin una idea clara de los efectos que ejercerán, en la población, los cambios ocurridos en el ambiente o en el manejo. Esos estudios detallados (Watkinson, 1978) deben considerarse, en la investigación en pasturas, como

fuente de inspiración y como fundamento de algunos métodos, principalmente, pero no deben ser un ejemplo que se copie textualmente". Harper (1982) ha señalado que el estudio de la vegetación en condiciones de una 'perturbación controlada' (o sea, la aplicación de diversos tratamientos de manejo del pastoreo) es una herramienta clave cuando se busca 'revelar la naturaleza' de los factores que controlan la persistencia.

Los estudios de poblaciones tampoco poseen un gran valor directo en una localidad donde la especie deseada persista bien; en tal caso, el interés radica más en la optimización de su utilización. Sin embargo, las descripciones sobre los mecanismos de persistencia de las plantas en un *estado ideal* pueden ser útiles para quienes trabajan en áreas en que la persistencia es un problema y desean saber cómo una especie particular persiste en ese estado ideal.

Incluso si el estudio propuesto satisface los criterios anteriores, es preciso considerar con precaución ciertos puntos. En primer lugar, aunque los estudios de población revelen las razones por las cuales la persistencia es inadecuada, es posible que no exista una solución mediante el mejoramiento genético, la selección o el manejo. En segundo lugar, aunque el estudio indicara métodos para mejorar la persistencia de una especie, éstos pueden ser superados por otros avances en la investigación. Por ejemplo, buena parte de la aplicación práctica de los estudios sobre la dinámica de las especies en pasturas de *S. humilis* y gramínea anual en el Territorio Norte de Australia (Torsell y Nichols, 1978) ha sido invalidada por la presencia de antracnosis en *S. humilis* y por el éxito de las especies perennes de *Stylosanthes* spp. y de *S. hamata* cv. Verano (Gillard y Winter, 1984). En tercer lugar, es necesario subrayar que las mediciones deben continuar durante un tiempo prolongado, especialmente en las áreas donde la precipitación no es confiable (Williams y Roe, 1975). Las mediciones que se hagan durante una secuencia de años en los que la precipitación haya sido superior al promedio pueden ser de poco valor si los problemas de la persistencia están asociados con una secuencia de años más secos, en los cuales la supervivencia y el surgimiento de nuevas plantas han sido quizás menores.

## Modelos y mecanismos de persistencia

### Modelos viables y mediciones simples

Muchos factores influyen en la persistencia de las especies forrajeras; por consiguiente, sería poco práctico formular modelos matemáticos que pudieran predecir cuantitativamente el curso de la persistencia de una pastura, dada una serie de eventos específicos. Dichos modelos tendrían mayor probabilidad de éxito en las pasturas anuales que presentan un período de crecimiento y de formación de las semillas relativamente confiable, seguido

por un largo período de sequía. Por tanto, el mayor progreso se ha logrado en la formulación de modelos matemáticos de persistencia con plantas anuales en el clima mediterráneo del sur de Australia (Biddiscombe et al., 1980; Galbraith et al., 1980) y en el trópico seco del norte de Australia (Torsell y Nichols, 1978).

Sin embargo, la principal función de los estudios de población será recolectar datos cuantitativos suficientes para desarrollar modelos conceptuales viables; éstos describirán los cambios posibles experimentados por las especies bajo estudio en varios ambientes o con sistemas de manejo diferentes. En algunos casos, estos estudios implicarían mediciones de todos los atributos de la pastura (supervivencia de las plantas, formación de las semillas, y otros) descritos anteriormente; en otros casos es posible hacer mediciones más simples, tales como la densidad de las plantas y las reservas de semilla en el suelo, que permiten mejorar los estudios de evaluación (McIvor et al., 1979) e interpretar o extrapolar datos de los experimentos de pastoreo. Por ejemplo, Jones (1979) utilizó mediciones de las reservas de semilla acumuladas en el suelo y de las plántulas nacidas, al final de un experimento de pastoreo, que hubieran ayudado a predecir el posible impacto de los diferentes tratamientos en la pastura si el experimento hubiese continuado. Estas mediciones sencillas serán de mayor utilidad cuando se hayan hecho estudios más completos, en otros sitios, sobre todos los aspectos de la persistencia de la pastura.

El mensaje más importante de este trabajo es quizás un estímulo a pensar en términos de la dinámica de poblaciones cuando se midan o inspeccionen las pasturas. La observación cuidadosa dará, generalmente, una buena idea sobre el modo como los diferentes tratamientos experimentales afectan la formación de la semilla, la generación de las plántulas, y otros factores, incluida la supervivencia de las plántulas. Se debe mantener también un control vigilante sobre el ataque de los insectos, la presencia de enfermedades, y el pastoreo selectivo, factores éstos relacionados con la persistencia y que pueden alterarla. Como se ilustra en el siguiente ejemplo, es posible también sugerir mejores procedimientos de manejo de la pastura sólo mediante la observación y la consideración de los mecanismos de persistencia, aunque no se hagan mediciones.

### **Buen manejo y persistencia: un ejemplo**

Cuando el trébol blanco de Kenia (*Trifolium semipilosum*) se utilizó por primera vez como leguminosa forrajera en el sur de Queensland, se observó que, a diferencia del trébol blanco común, los estolones crecían hacia arriba una vez alcanzada cierta población de la gramínea. Este hábito del trébol de Kenia se consideró una ventaja puesto que le permitía competir mejor por la luz con la gramínea. Sin embargo, observaciones posteriores indicaron, de un lado, que el enraizamiento de los estolones era un componente crítico de la

persistencia del *T. semipilosum* de Kenia dentro de la pastura, y de otro, que la red estolonífera de dicha especie estaba constituida por estolones que crecen en el ápice y que mueren en el extremo distal: el equilibrio entre el crecimiento y la mortalidad dependería, pues, de las condiciones ambientales. Ahora bien, toda vez que los estolones crecen hacia arriba tienen menos oportunidades de iniciar nuevas raíces para remplazar a las más viejas que paulatinamente mueren. Por consiguiente, hay una disminución gradual, e inicialmente insospechada, de la densidad de las raíces, que causa un descenso en la densidad de población y en el rendimiento una vez que la mayoría de las raíces hayan muerto. Ocurrido ésto, deberá emprenderse un proceso lento para renovar la red de estolones.

Estas observaciones condujeron a la idea de que la clave para un buen manejo de esa pastura era pastorearla con suficiente intensidad para impedir el crecimiento ascendente de los estolones y asegurar así su crecimiento postrado: éste permitirá entonces la formación de nuevas raíces estoloníferas. Esta recomendación se incluyó en la información publicada y distribuida por el servicio de extensión agrícola (Jones y Cook, 1981) antes de que se tomaran mediciones detalladas, aunque dichas mediciones (Sproule, Shelton y Jones, 1982) confirmaron posteriormente las observaciones originales. No se sugiere que esta secuencia de eventos se convierta en una norma, pero valga el ejemplo para destacar el valor que posee la observación cuidadosa.

Igualmente, el escaso vigor de las plántulas de *S. capitata* regeneradas en las pasturas de los Llanos Orientales de Colombia ha conducido a estudios sobre la fertilización de mantenimiento y sobre la defoliación de las gramíneas, prácticas diseñadas para mejorar el crecimiento de estas plántulas (CIAT, 1983).

## Agradecimientos

Quisiera agradecer al Sr. G. A. Bunch por su asistencia en las mediciones de población de plantas en los últimos 14 años y por sus valiosas sugerencias durante las discusiones relacionadas con esas mediciones.

## Referencias

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: Solbrig, O. (ed.). Demography and evaluation in plant populations. Blackwell Scientific Pub. Oxford, U.K. p. 89-106.
- Alexander, G.I. (ed.) 1973. Manual of techniques for field investigations with beef cattle. CSIRO, Melbourne, Australia.

- Biddiscombe, E.F.; Arnold, G.W.; Galbraith, K.A. y Briegel, D.J. 1980. Dynamics of plant and animal production of a subterranean clover pasture grazed by sheep. *Agric. Syst.* 6(1):3-22.
- Bishop, H.G.; Walker, B. y Rutherford, M.T. 1981. Renovation of tropical legume-grass pastures in northern Australia. En: Smith, J.A. y Hays, V.W. (eds.). *Proc. 14th Int. Grassld. Cong.*, Lexington, Kentucky. Westview Press, Boulder, CO, E.U. p. 555-558.
- Blaser, R.E. y Killinger, G.W. 1950. Life history studies of Louisiana white clover (*Trifolium repens* L.). I. Seed germination as related to temperature, pasture management and adaptation. *Agron. J.* 42(5):215-220.
- Borchert, M.I. y Jain, S.K. 1978. The effect of rodent seed predation on four species of Californian annual grasses. *Oecologia* 33(1):101-113.
- Carter, E.D. 1981. Seed and seedling dynamics of annual medic pastures in South Australia. En: Smith, J.A. y Hays, V.W. (eds.). *Proc. 14th Int. Grassld. Cong.*, Lexington, Kentucky. Westview Press, Boulder, CO, E.U. p. 447-450.
- Chancellor, R.J. 1979. Grass seeds beneath pastures. *Occas. Publ. no. 10. Br. Grassld. Soc.* p. 147-150.
- Chapman, D.F. 1983. Growth and demography of *Trifolium repens* stolons in grazed hill pastures. *J. Appl. Ecol.* 20(2):597-608.
- Cook, R. 1980. The biology of seeds in soil. En: Solbrig, O. (ed.). *Demography and evolution of plant populations.* Blackwell Scientific Pub., Oxford, U.K. p. 107-130.
- Cook, S. J. y Ratcliff, D. 1984. A study of the effect of root and shoot competition on the growth of green panic (*Panicum maximum* var. *trichoglume*) seedling in an existing grassland using root exclusion tubes. *J. Appl. Ecol.* 21(3):971-982.
- Francis, C. M. y Gladstones, J. S. 1983. Exploitation of the genetic resource through breeding: *Trifolium subterraneum*. En: McIvor, J. G. y Bray, R. A. (eds.). *Genetic resources of forage plants.* CSIRO, Melbourne, Australia. p. 251-260.
- Galbraith, K.A.; Arnold, G.W. y Carbon, B.A. 1980. Dynamics of plant and animal production of a subterranean clover pasture grazed by sheep. 2. Structure and validation of the pasture growth model. *Agric. Syst.* 6(1):23-44.
- Gardener, C.J. 1982. Population dynamics and stability of *Stylosanthes hamata* cv. Verano in grazed pastures. *Aust. J. Agric. Res.* 33(1):63-74.
- . 1984. The dynamics of *Stylosanthes* pastures. En: Stace, H.M. y Edye, L.A. (eds.). *The biology and agronomy of Stylosanthes.* Academic Press, Sydney, Australia. p. 333-357.
- Gillard, P. y Winter, W.H. 1984. Animal production from *Stylosanthes* based pastures in Australia. En: Stace, H.M. y Edye, L.A. (eds.). *The biology and agronomy of Stylosanthes.* Academic Press, Sydney, Australia. p. 405-432.

- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley and Sons, Chichester, U.K.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52(1):107-145.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London. 892 p.
- . 1978. The demography of plants with clonal growth. En: Freyden, A.J. y Woldendorp, J.W. (eds.). Structure and functioning of plant populations. North Holland, Amsterdam. p. 27-48.
- . 1982. After description. En: Newman, E.I. (ed.). The plant community as a working mechanism. Spec. pub. of the British Ecological Society, no. 1. Blackwell, Oxford. p.11-25.
- . y White, J. 1974. The demography of plants. En: Johnston, R.F., Frank, P.W. y Michener, C.D. (eds.). Annual review of ecology and systematics 5:419-463.
- Hodgkinson, K.C. y Williams, O.B. 1983. Adaptation to grazing in forage plants. En: McIvor, J.G. y Bray, R.A. (eds.). Genetic resources of forage plants. CSIRO, Melbourne, Australia. p. 85-100.
- Humphreys, L.R. 1984. Grazing management and the persistence of yield in tropical pasture legumes. En: Asian Pastures. FFTC book series, no. 25. Taipei, Taiwan. p. 1-11.
- Hurford, R. 1979. Deterioration and renovation of pastures at "Bungawatta". *Trop. Grassld.* 13(3):181-182.
- Jones, R.M. 1979. Effect of stocking rate and grazing frequency on a Siratro (*Macroptilium atropurpureum*)/*Setaria anceps* cv. Nandi pasture. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 19(98):318-324.
- . 1980. Persistence of greenleaf *Desmodium* in established pastures. *Trop. Grassld.* 14(2):123-124.
- . 1981. Studies on the population dynamics of Siratro: The fate of Siratro seeds following oversowing into subtropical pastures. *Trop. Grassld.* 15(2):95-101.
- . 1982. White clover (*Trifolium repens*) in subtropical south-east Queensland. I. Some effects of site, season and management practices on the population dynamics of white clover. *Trop. Grassld.* 16(3):118-127.
- . 1984. White clover (*Trifolium repens*) in subtropical south-east Queensland. III. Optimizing clover and animal production by use of lime and flexible stocking rates. *Trop. Grassld.* 18.
- . y Bunch, G.A. 1977. Sampling and measuring the legume seed content of pasture soils and cattle faeces. CSIRO Division of Tropical Crops and Pastures, Tropical Agronomy technical memorandum no. 7.
- . y Cook, B.G. 1981. Agronomy of Kenya white clover cultivar Safari. CSIRO Division of Tropical Crops and Pastures. Information Service sheet 41-3.

- . y Harrison, R.E. 1980. Note on the survival of individual plants of *Leucaena leucocephala* in grazed stands. *Trop. Agric. (Trinidad)* 57(3):265-266.
- . y Mott, J.J. 1980. Population dynamics in grazed pastures. *Trop. Grassld.* 14(3):218-224.
- . y Tothill, J.C. 1985. BOTANAL: A field and computing package for assessment of plant biomass and botanical composition. En: Tothill, J.C. y Mott, J.J. (eds.). *The ecology and management of tropical savannas*. Aust. Acad. Sci./CAB, Canberra, Australia.
- Jones, R.J. y Jones, R.M. 1978. The ecology of Siratro-based pastures. En: Wilson, J.R. (ed.). *Plant relations in pastures*. CSIRO, Melbourne, Australia. p. 353-367.
- Krylova, N.P. 1979. Seed propagation in grasslands of various natural zones of the USSR. *Proc. 6th Meeting European Grassland Federation*. p. 257.
- Mack, R.N. y Pyke, D.A. 1979. Mapping individual plants with a field-portable digitizer. *Ecology* 60(3):459-461.
- 't. Mannetje, L. (ed.). 1978. *Measurement of grassland vegetation and animal production*. Commonw. Bur. Past. Field Crops Bulletin no. 52. CAB, Hurley, U.K.
- McCowan, R.L.; Murtha, G.G. y Field, J.B.G. 1977. Pattern of distribution of Townsville stylo, annual grasses and perennial grasses in relation to soil variation. *J. Appl. Ecol.* 14(2):621-30.
- McIvor, J.G.; Bishop, H.G.; Walker, B. y Rutherford, M.T. 1979. The performance of *Stylosanthes guianensis* accessions at two sites in coastal north and central Queensland. *Trop. Grassld.* 13(1):38-44.
- McKeon, G.M. y Mott, J.J. 1984. Seed biology of *Stylosanthes*. En: Stace, H.M. y Edey, L.A. (eds.). *The biology and agronomy of Stylosanthes*. Academic Press, Sydney, Australia. p. 311-332.
- Mortimer, A.M. 1976. Aspects of the seed population dynamics of *Dactylis glomerata* L., *Holcus lanatus* L., *Plantago lanceolata* L. y *Poa annua* L. *Proc. British Crop Protection Conference, British Crop Protection Council, Londres*. p. 687-694.
- Mott, J.J. y Andrew, M.H. 1985. The effect of fire on the population dynamics of native grasses in tropical savannas of north-west Australia. (En impresión.)
- . y McKeon, G.M. 1977. A note on the selection of seed types by harvester ants in northern Australia. *Aust. J. Ecol.* 2(3):231-235.
- . y ————. 1979. Effect of heat treatments in breaking hardseededness in four species of *Stylosanthes*. *Seed Sci. Technol.* 7(1):15-26.
- Partridge, I.J. 1979. Improvement of Nadi blue grass (*Dichanthium caricosum*) pastures on hill land in Fiji with superphosphate y Siratro: Effects of stocking rate on beef production and botanical composition. *Trop. Grassld.* 13(3):157-164.
- Pott y Humphreys, L.R. 1983. Persistence and growth of *Lotononis bainesii*/*Digitaria decumbens* pastures. I. Sheep stocking rate. *J. Agric. Sci. (Cambridge)*. 101(1):1-8.



- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. En: Coaker, T.H. (ed.). Avances in applied biology VI. Academic Press, London, U.K. p. 1-56.
- Sagar, G.R. 1982. An introduction to the population dynamics of weeds. En: Holzner, E. y Numata, M. (eds.). Biology and ecology of weeds. W. Junk, The Hague, Netherlands. p. 161-168.
- Shaw, N.H. y Bryan, W.W. (eds.). 1976. Tropical pasture research principles and methods. Commonw. Bur. Past. Field Crops. Bulletin no. 51. CAB, Hurley, U.K.
- ; Jones, R.M.; Edey, L.A. y Bryan, W.W. 1976. Developing y testing new pastures. En: Tropical pasture research principles and methods. Commonw. Bur. Past. Field Crops. Bulletin no. 51. CAB, Hurley, U.K. p. 235-250.
- Silverton, J.W. 1981. Micro-spatial heterogeneity and seedling demography in species-rich grasslands. *New Phytol.* 88(1):117-128.
- Sproule, R.J., Shelton, H.M. y Jones, R.M. 1983. Effects of summer and winter grazing on growth habit of Kenya white clover (*Trifolium semipilosum*) cv. Safari in a mixed sward. *Trop. Grassld.* 17(1):25-30.
- Taylor, G.B. 1984. Effect of burial on the softening of hard seeds of subterranean clover. *Aust. J. Agric. Res.* 35(2):201-210.
- Torsell, B.W.R. y Nicholls, A.O. 1978. Population dynamics in species mixtures. En: Wilson, J.R. (ed.). Plant relations in pastures. CSIRO, Melbourne, Australia. p. 217-232.
- Tothill, J.C. y Jones, R.M. 1977. Stability in sown and oversown Siratro pastures. *Trop. Grassld.* 11(1):55-65.
- y Tessel, J. 1982. Pasture spelling and pasture stability. En: CSIRO Division of Tropical Crops and Pastures. Annual Report 1981-1982. Melbourne, Australia. p. 93.
- Turkington, R. 1983. Plasticity in growth and patterns of dry matter distribution of two genotypes of *Trifolium repens* grown in different environment of neighbours. *Can. J. Bot.* 61(8):2186-2194.
- y Harper, J. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic relationships. *J. Ecol.* 67(1):245-254.
- van Andel, J. 1975. A study of the population dynamics of the perennial plant species *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. *Oecologia* 19(4):329-337.
- Watkinson, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. II. The dynamics of seed populations. *J. Ecol.* 66(1):35-44.
- Williams, O.B. 1978. Plant demography of Australian arid rangelands and implications for management, research and land policy. En Hyder, D.H. (ed.). Proc. 1st International Rangeland Congress, Denver, Colorado. p. 185-186.
- Wilson, G.P.M.; Jones, R.M. y Cook, B.G. 1982. Persistence of jointvetch (*Aeschynomene falcata*) in experimental sowings in the Australian subtropics. *Trop. Grassld.* 16(3):155-156.