



JOSE M. TOLEDO y MYLES J. FISHER

1. INTRODUCCION

Andropogon gayanus Kunth var. bisquamulatus (Hochst) Hack. es una gramínea que a pesar de haber alcanzado el status de cultivar comercial en varios países de América tropical, no ha sido suficientemente estudiada en sus aspectos básicos incluyendo fisiología. La literatura disponible es limitada, sin embargo en este escrito se incluyen además de la información disponible, resultados no publicados de varios experimentos sobre aspectos fisiológicos y de compatibilidad con leguminosas, conducidos por los autores y CIAT entre 1979 y 1986.

2. ANALISIS DEL CRECIMIENTO

Un análisis comparativo del efecto de la defoliación y curvas de crecimiento para 9 gramíneas fue realizado en Quilichao entre 1980 y 1982 (Abaunza, 1982). La Figura 1, muestra las curvas de crecimiento para 3 gramíneas seleccionadas durante un período seco, con balance hídrico de -114 mm y un período lluvioso, con un balance hídrico de +133 mm. Durante el período seco las tres gramíneas: Andropogon gayanus CIAT 621, Brachiaria decumbens CIAT 606 e Hyparrhenia rufa CIAT 601 crecieron muy levemente sin mostrar diferencias significativas, salvo a las 15 semanas, acumulando aproximadamente 2000 kg de MS/ha. En contraste, el crecimiento durante el período lluvioso fue diferente

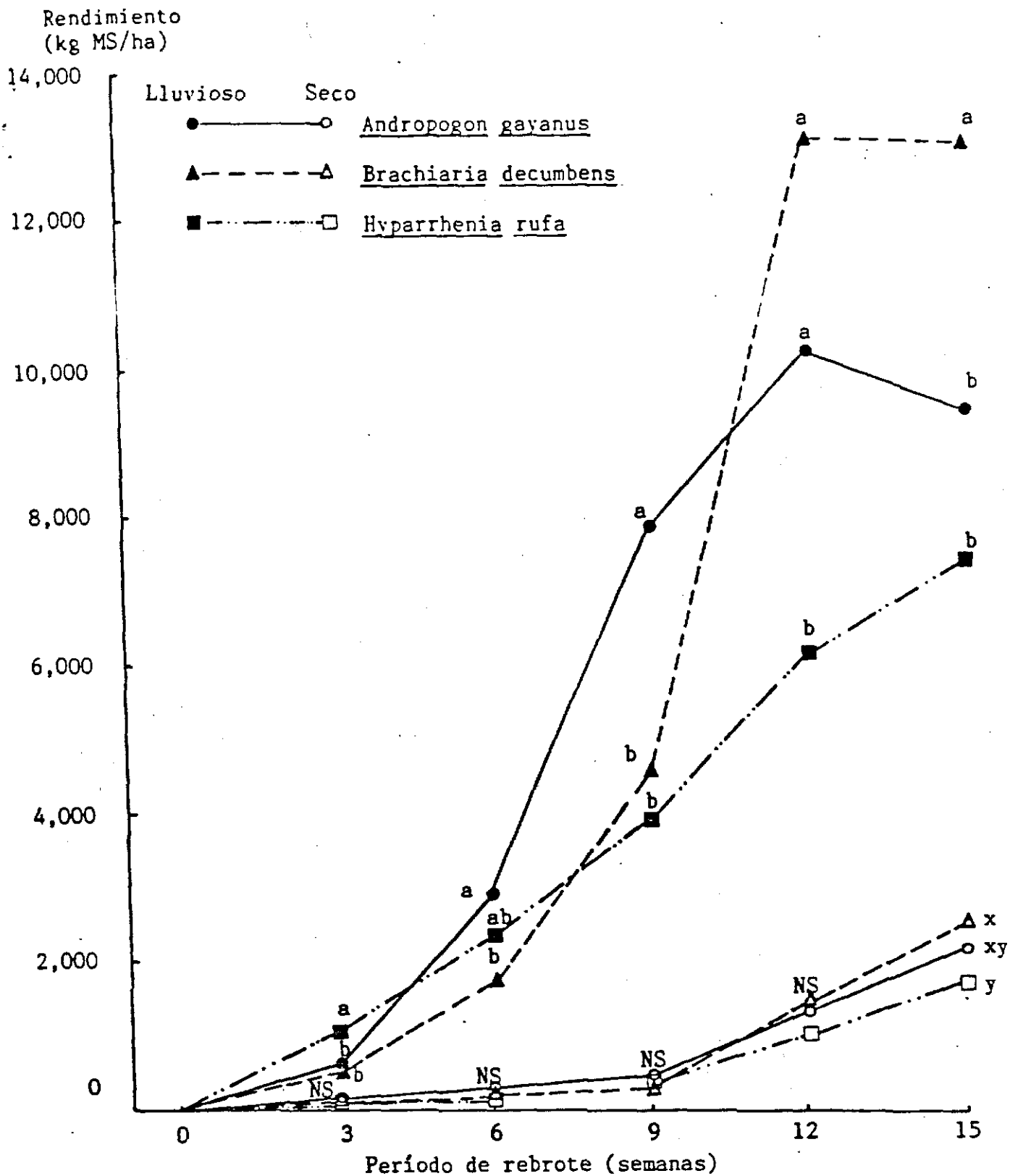


Figura 1. Curvas de crecimiento de A. gayanus, B. decumbens e H. rufa en Quilichao bajo un período lluvioso ($B_h = +133$ mm) y otro seco ($B_h = -114$ mm). Abaunza, 1982.

para cada gramínea. Las tasas de crecimiento inicial y de acumulación total de MS/ha en 15 semanas fueron diferentes. Debe resaltarse la mayor tasa de crecimiento de A. gayanus a partir de la tercera semana de rebrote, acumulando cerca a 8,000 kg MS/ha a la novena semana, mientras que las otras 2 gramíneas sólo alcanzan menos de 4.500 kg MS/ha. Por otro lado, se observó una alta tasa de crecimiento del B. decumbens entre la 9a. y 12a. semana, siendo la gramínea que mayor forraje acumuló (13,000 kg MA/ha) en 15 semanas. El H. rufa mantuvo una tasa de crecimiento semanal lineal de aproximadamente 480 kg MS/ha.

Este estudio comprendió la evaluación de tres períodos de 18 semanas en los que secuencialmente se cortaron subparcelas del A. gayanus y otras gramíneas a las 3, 6, 9, 12 y 15 semanas. Además, las parcelas fueron evaluadas por un período adicional en que las subparcelas se cortaron cada semana. Los datos de MS correspondientes a A. gayanus fueron usados para calcular las tasas de crecimiento relativo (TCR)

$$TCR = \frac{\ln(\text{rendimiento}_{t_n}) - \ln(\text{rendimiento}_{t_{n-1}})}{(t_{n-1} - t_{n-2})}$$

con la finalidad de determinar si las diferencias son debidas al tamaño del sistema fotosintético o a su actividad. Los datos de la relación hoja/tallo fueron usados para calcular la tasa de peso de hojas (TPH = peso de hojas/peso total de parte aérea), lo mismo que sobre esta base (a falta de área foliar) se calcularon las tasas netas de asimilación (TNA = TCR/TPH).

Los datos así calculados para los 3 períodos de evaluación se muestran

en la Figura 2, donde comparando la forma de las líneas observamos que la TNA es más importante que la TPH en determinar la TCR. Debe también observarse que la TNA no decrece suavemente con la edad como se esperaría (Evans, 1972). Este es el caso del período de evaluación iniciado en Julio 3 de 1980 correspondiente a un período seco ($B_h = -114$ mm) lo que sugiere una fuerte influencia de factores ambientales sobre la TNA. Esto podría deberse a rebrotes nuevos en respuesta a precipitaciones menores caídas durante el período eminentemente seco, y la capacidad de las plantas de mantener una biomasa mínima fotosintéticamente activa como lo sugieren los altos valores de TPH para este período. Debe indicarse que los suelos de la Estación de Quilichao presentan un perfil con una capa superficial de 40-60 cm de muy buen drenaje; sin embargo por debajo, el suelo presenta una alta capacidad de retención de humedad. Otros factores como la deficiencia de nutrientes disponibles para la planta durante el período seco y cambios en la radiación solar, asociados con la precipitación y el balance hídrico podrían también afectar la TNA. En la Figura 3 se observa que la TNA es positivamente afectada por el balance hídrico. Tal vez en forma no sorprendente, el coeficiente de correlación entre el balance hídrico (B_h) en el período en marcha y la TNA no fue significativo. Sin embargo, se obtuvo un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.50$ sólo significativo al $P < 0.1$, cuando la TNA se relacionó el B_h durante el período anterior. Además, cuando los valores correspondientes al primer corte de 0-3 semanas de rebrote, fueron eliminados de la regresión, el coeficiente de determinación incrementó a $r^2 = 0.62$ con una significación al $P < 0.05$. Como se ve en la Figura 3, los datos correspondientes a los primeros cortes, resultan atípicamente altos, pues la planta en ese momento tiene un índice de área foliar pequeño

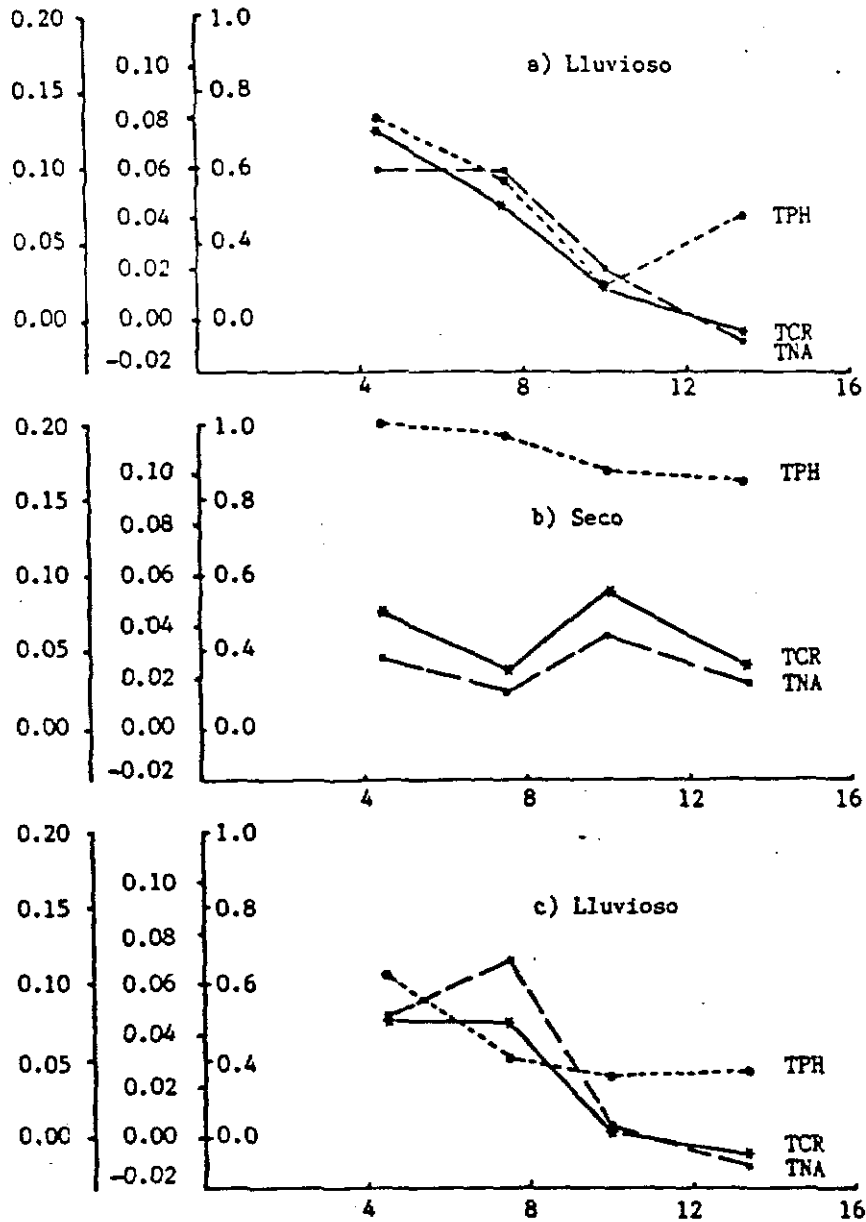


Figura 2. Tasa de crecimiento relativo (TCR), Tasa Neta de Asimilación (TNA) y Tasa de Peso de Hojas (TPH) para 3 ciclos de crecimiento de *A. gayanus* en Quilichao.

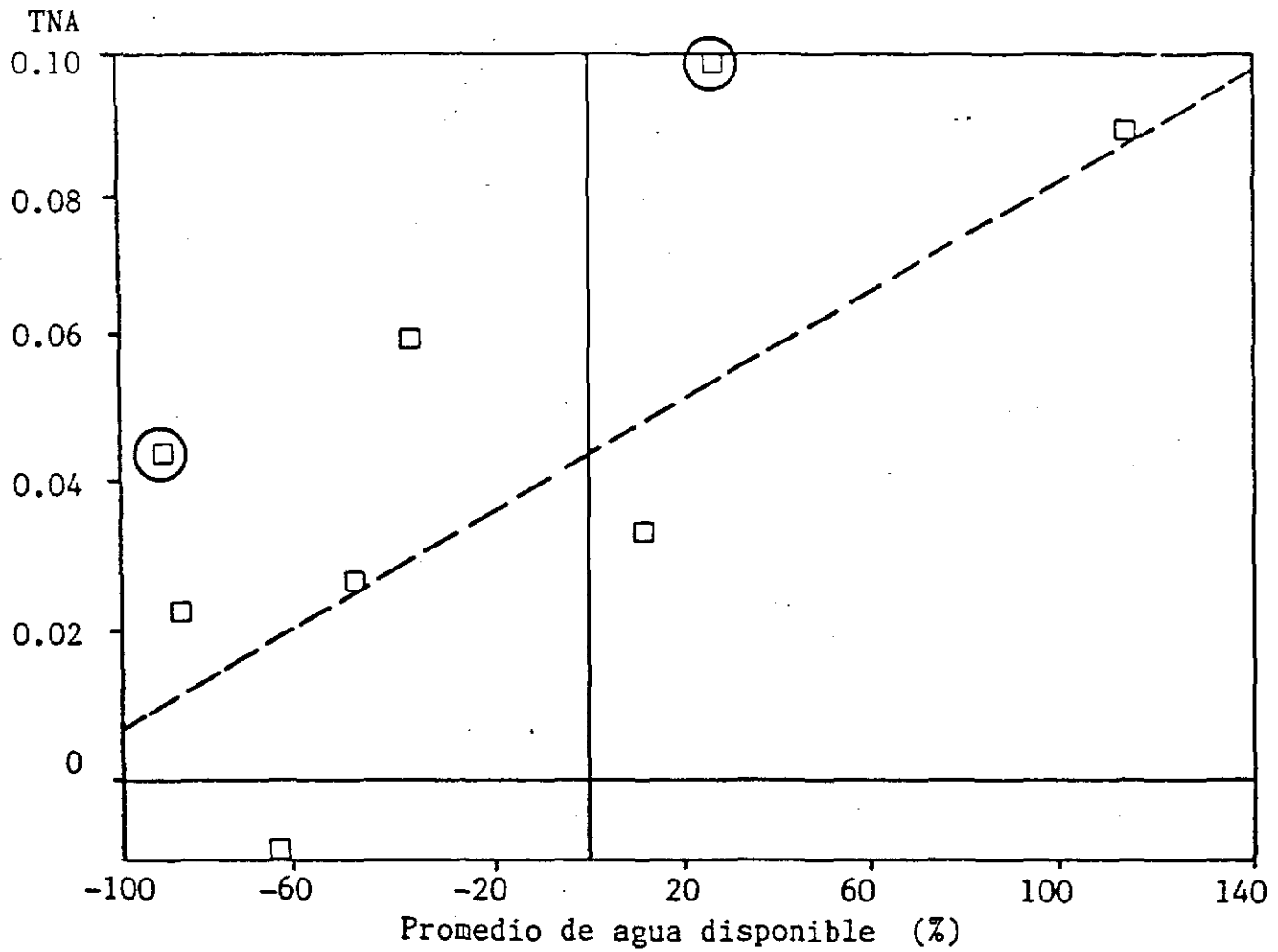


Figura 3. Relación entre las Tasas Netas de Asimilación y el promedio de agua disponible durante el período anterior de 3 semanas de crecimiento.

y es estimulada por el corte para movilizar reservas para el crecimiento, confundiéndose de esta forma las TNA con el uso de reservas.

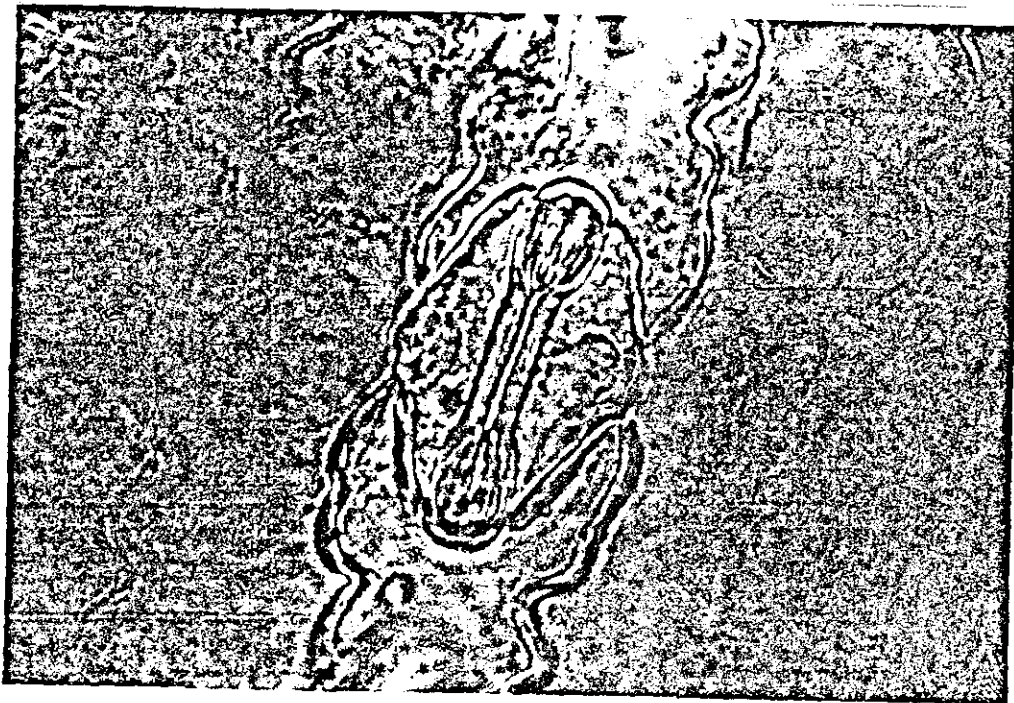
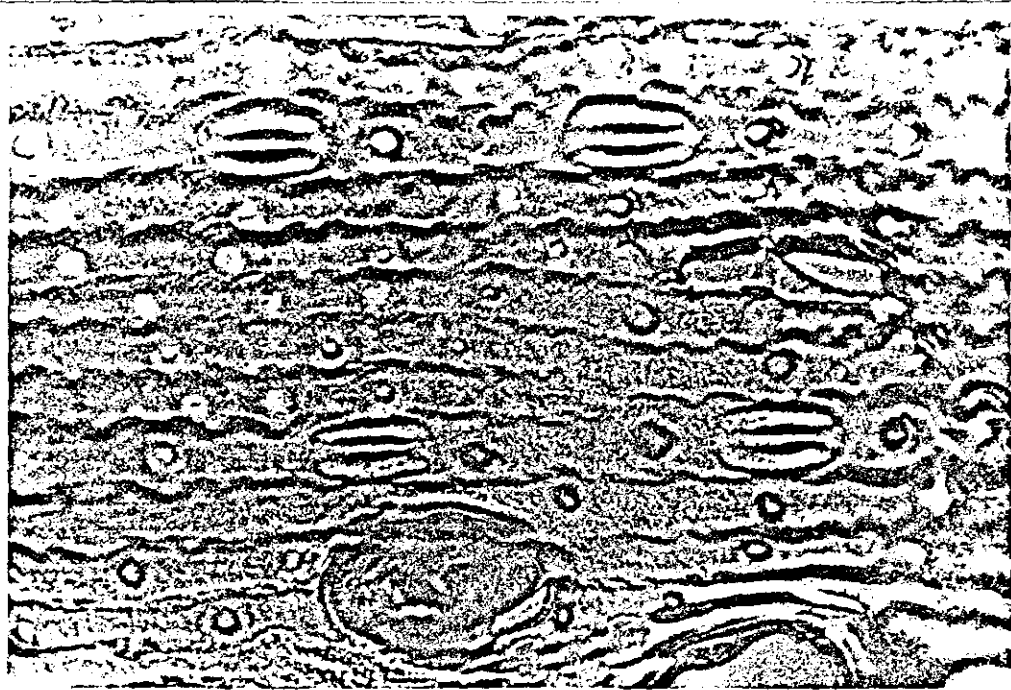
Esta relación causal entre TNA y Bh durante el período anterior de crecimiento, puede explicar los cambios observados en la TNA entre períodos de evaluación; sin embargo, en ausencia de datos que directamente manipulen en forma controlada el balance hídrico, la relación encontrada debe considerarse como especulativa.

3. COMPORTAMIENTO DE LOS ESTOMAS

El aire dentro de una hoja puede asumirse como saturado con vapor de agua, en contraste con el aire que la rodea, raramente saturado y muy frecuentemente en estado de altos déficits de presión de vapor. En contraste, la concentración de CO_2 dentro de la hoja expuesta a radiación normal, se espera sea menor que la del medio ambiente debido a la fijación del CO_2 por la fotosíntesis. Consecuentemente, cuando los estomas están abiertos, el CO_2 del aire entra a la hoja por difusión mientras que la hoja pierde vapor de agua hacia el aire. Por el contrario, cuando la planta cierra sus estomas, el intercambio de CO_2 y vapor de agua entre las cavidades subestomáticas y el aire cesa, disminuyéndose al mínimo la fotosíntesis y la transpiración. Bajo estas condiciones, la planta está sobreviviendo meramente disminuyendo su metabolismo al máximo.

Los estomas de A. gayanus (Foto 1) no responden a la humedad exterior (El Sharkawy et al., 1984), y cuando la planta es sometida a altas tasas de evaporación, el potencial de agua de las hojas declina marcadamente. Jones et al. (1980) estudiaron el comportamiento de A. gayanus, B. decumbens, H. rufa y P. maximum bajo condiciones de sequía en la estación de Santander de Quilichao (Suelo: Ultisol). La Figura 4 muestra la relación entre el potencial hídrico de la planta y la resistencia a la difusión de la parte abaxial de las hojas. De las cuatro especies estudiadas, P. maximum es la más sensitiva cerrando sus estomas rápidamente cuando el potencial hídrico de la planta se aproxima a -20 bar. En contraste, A. gayanus, B. decumbens e H. rufa que tienen menor sensibilidad estomática cierran los estomas sólo cuando el potencial hídrico de la planta sobrepasa los -20 bar. Si bien estas observaciones no proveen información completa como para entender la reacción de A. gayanus a déficits de agua, ellas sugieren que se trata de una especie con alguna tolerancia a desecación. Existen dos clases de plantas resistentes a sequía: las que posponen la parte final del proceso de deshidratación de los tejidos mediante los mecanismos que incluyen estomas sensibles a la sequedad del aire, movimientos parahélicos, enrollado de las hojas y otros que sirven para minimizar la pérdida de agua de las hojas, normalmente por poseer tejidos intolerantes a la sequedad. Por otro lado, las que son insensibles a la sequedad del aire. Estas últimas permiten que el proceso de deshidratación continúe, normalmente poseen tejidos tolerantes a la desecación. Frecuentemente este grupo de plantas poseen mecanismos que permiten que la actividad metabólica continúe aún enfrentando déficits de agua crecientes.

Foto 1.



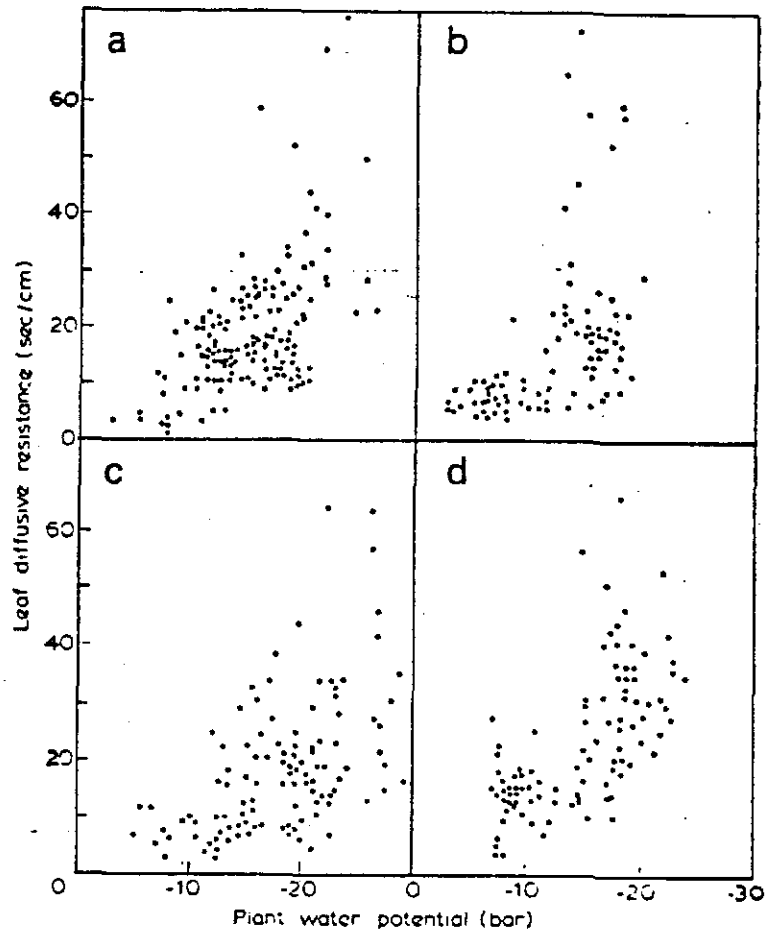


Figura 4. Relación entre el potencial hídrico de la planta y la resistencia a la difusión de la parte abaxial de las hojas. (a) *Andropogon gayanus* (CIAT 621); (b) *Panicum maximum* (CIAT 604); (c) *Brachiaria decumbens* (CIAT 606); (d) *Hyparrhenia rufa* (CIAT 601). (Jones et al., 1980).

Las características del A. gayanus de tolerancia a la desecación de sus tejidos y de insensibilidad estomática a déficit de vapor de agua en el aire, permiten a esta planta hacer un uso más eficiente de la humedad superficial y profunda del suelo manteniendo un nivel metabólico y de fotosíntesis mayor, bajo condiciones de sequedad ambiental altas.

4. FOTOSINTESIS

Andropogon gayanus posee un ciclo (Pathway) fotosintético C_4 (Ludlow, 1976). En consecuencia, debe esperarse una alta eficiencia en el uso de mayores niveles de radiación y agua. La planta es capaz de fijar mediante fotosíntesis altos niveles de carbono por unidad de agua transpirada. Se espera según algunos autores () que el aparato fotosintético del A. gayanus no se sature a niveles normales de radiación solar, en contraste con plantas C_3 como las leguminosas que se espera se saturen alrededor de 2/3 de radiación solar total.

La Tasa máxima de fotosíntesis del A. gayanus parece ser similar (32 a 47 $\mu\text{mol cm}^{-2}\text{s}^{-1}$) a la reportada para otras monocotiledóneas C_4 (Cuadro 1).

5. TOLERANCIA A SEQUIA

Ya hemos visto que A. gayanus es una planta que posee una aparente resistencia a la desecación por efecto del gradiente de presión de vapor entre el aire y la hoja. Esto permite a la planta hacer uso del

✓ Cuadro 1. Tasa fotosintética de A. gayanus y otras monocotiledóneas C₄.

Espece	Tasa fotosintética $\mu \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Fuente
<u>A. gayanus</u>	32 + 1	El Sharkawy <u>et al.</u> 1984
	46.8 + 3.2	El Sharkawy <u>et al.</u> 1985
<u>P. maximum</u>	45.5	Ludlow and Wilson, 1971
Sorgo	47 + 5	El Sharkawy <u>et al.</u> 1984
	41.2 + 2.6	El Sharkawy <u>et al.</u> 1985
Maíz	41.0 + 1.3	El Sharkawy <u>et al.</u> 1985

agua del suelo aún bajo condiciones del ambiente aéreo desfavorables, es decir, mínima humedad relativa y alta temperatura y circulación (viento) del aire.

La relación entre la cantidad de agua del perfil del suelo extraída por la planta y la tasa con que éstas la explotan durante períodos de sequía, son importantes para explicar la tasa de crecimiento durante períodos cortos y supervivencia a períodos largos de mínima precipitación.

Durante la estación seca de 1977-78, se instalaron en Carimagua bloques de yeso (Bouyoucos) hasta una profundidad de 1.2 m para estimar la extracción de humedad del perfil del suelo por varias gramíneas (CIAT, 1978). Valores de conductividad eléctrica fueron medidos a diferentes profundidades del suelo cubierto con rastrojo (materia vegetal muerta), sabana nativa, Panicum maximum, Brachiaria decumbens y Andropogon

gayanus. En la Figura 5 se observa que tanto la sabana nativa como el P. maximum tienen capacidades de extracción de agua similares, siendo relativamente menos eficientes en extraer la humedad de 90 a 120 cm de profundidad. Esto contrasta con lo observado para A. gayanus y el B. decumbens, que prácticamente secaron el perfil del suelo hasta una profundidad de 90 cm y extrajeron mayor humedad a 120 cm. Bajo condiciones de rastrojo, el subsuelo permaneció relativamente húmedo durante la estación seca aún a una profundidad de 30 cm.

Moreno et al., 1983, evaluaron A. gayanus junto con Cenchrus ciliare L. y Brachiaria humidicola Rendler, por su capacidad de producción de MS al inicio del período seco y reacción a rehumedecimiento del suelo al final del período seco. La humedad del suelo (Alfisol de buen drenaje) fue controlada protegiendo el área de las lluvias mediante cobertura plástica transparente a 2 m de altura y rodeando el área experimental con un drenaje de 60 cm de profundidad. Los tratamientos irrigados se mantuvieron a capacidad de campo mediante riegos frecuentes, mientras que el tratamiento seco no recibió irrigación por 6 meses. La producción de MS de A. gayanus sin irrigación sólo fue significativamente reducida luego de 102 días. La de C. ciliare no fue significativamente inferior hasta los 120 días, mientras que el B. humidicola resultó significativamente inferior a los 84 días luego de iniciada la sequía. Esta información es confirmada por datos obtenidos en Quilichao (CIAT, 1978) en que se observó que A. gayanus mantuvo durante las primeras 6 semanas del período seco una producción similar a la del período lluvioso, mientras que otras gramíneas como B. decumbens y B. humidicola disminuyeron su producción inmediatamente

Rel. conductividad
eléctrica (%)

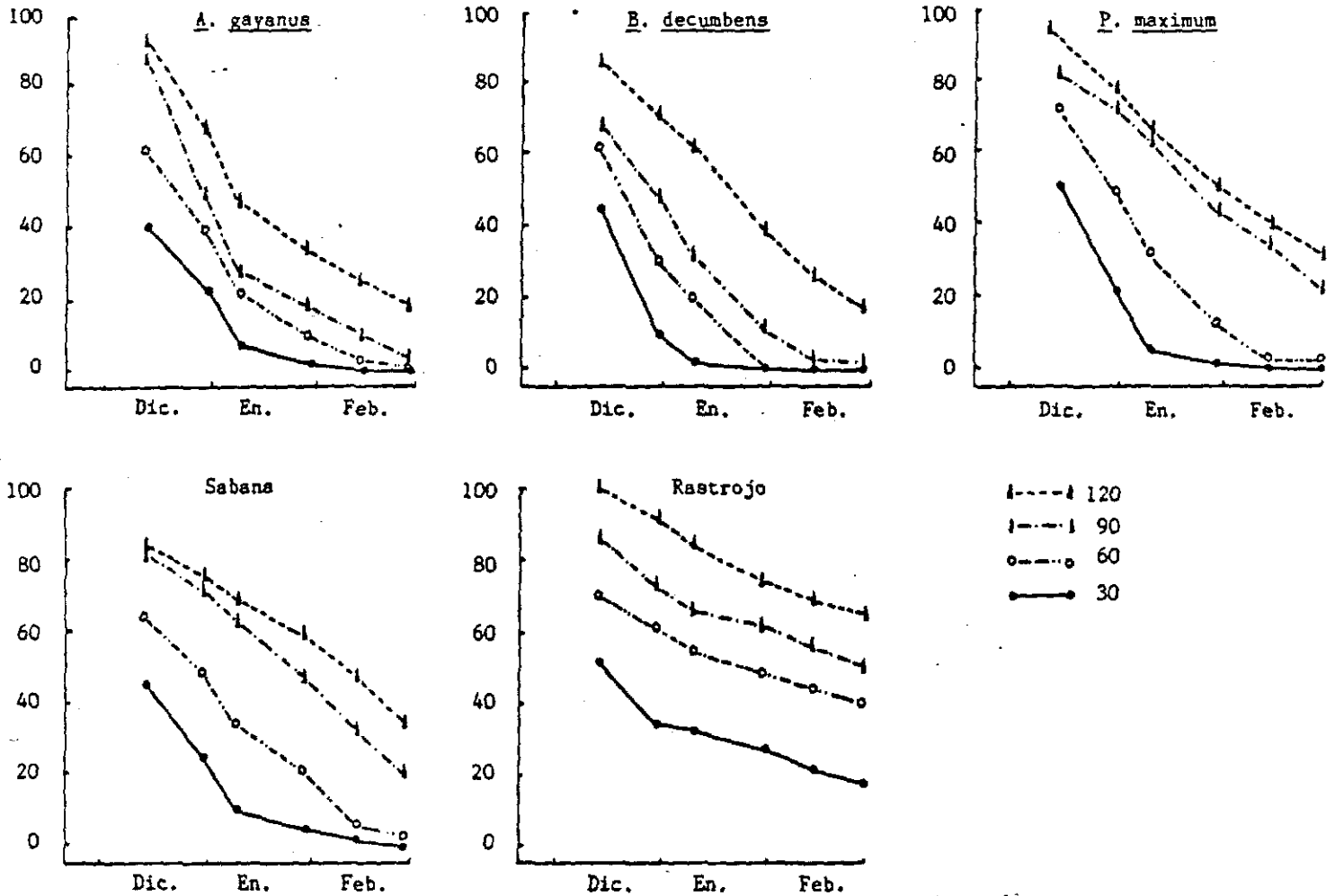


Figura 5. Conductividad eléctrica relativa del suelo a diferentes profundidades bajo *A. gayanus*, *B. decumbens*, *P. maximum*, sabana nativa y rastrojo (CIAT, 1978).

después del inicio del período seco. Por otro lado, al final del período seco, luego de un frecuente remojado, tanto el A. gayanus como el C. ciliare tuvieron rebrotes significativamente superiores al del testigo con humedad permanente. En contraste, el B. humidicola sólo produjo al nivel del rebrote con humedad permanente (Cuadro 2).

✓ Cuadro 2. Rebrote de 3 gramíneas 46 días después de un riego siguiendo 120 días secos y bajo humedad permanente.

Gramínea	Rebrote luego de:	
	Permanente humedad	Riego después de 120 días de sequía
----- kg MS/ha -----		
<u>A. gayanus</u> CIAT 621	2467	4027*
<u>C. ciliare</u> cv. Biloela	2928	4218*
<u>B. humidicola</u> CIAT 679	2658	2801NS

* Diferencias significativas $P < 0.05$

Fuente: Modificado de Moreno et al., 1983.

La superior producción de las parcelas sometidas a irrigación luego de haber sido sometidas a un largo período de sequía, indican un crecimiento compensatorio que podría explicarse por una muy rápida movilización de reservas acumuladas durante el período seco (Ludlow, 1976; Horts & Nelson, 1979) y una gran capacidad de A. gayanus y C. ciliare para mantener sus tejidos radiculares y meristemáticos activos y capaces de hacer un rápido uso de los recursos de agua y nutrientes mineralizados al inicio de las lluvias. Otra posible explicación podría ser una mayor eficiencia fotosintética de plantas sometidas a sequía (Ludlow y NG, 1974).

Se puede concluir que A. gayanus es una planta resistente a la sequía, capaz de extraer agua del perfil del suelo y mantener un metabolismo activo y fotosintetizar aún bajo condiciones climáticas desfavorables. Dada la profusión y profundidad de su sistema radicular, A. gayanus durante la sequía es una planta altamente competitiva por agua del suelo. Los resultados obtenidos por Moreno et al., 1983, sugieren que el A. gayanus es una planta capaz de acortar, en cuanto a disponibilidad de forraje, el efecto del período seco. Dada su mayor capacidad de mantenerse productivo luego de iniciado el período de sequía y su alta capacidad de rebrote al inicio de las lluvias.

6. TOLERANCIA A QUEMA

La única información sobre tolerancia a quema fue obtenida por Jones (CIAT, 1978). En evaluaciones hechas en Quilichao se encontró que A. gayanus 621 y P. maximum 604 y 622 fueron muy resistentes a la quema, reaccionando y produciendo aproximadamente 900 kg de MS/ha en 4 semanas de rebrote, mientras que en B. decumbens y B. humidicola el proceso de recuperación después de la quema es más lento produciendo sólo 600 kg de MS/ha en 4 semanas de rebrote (Figura 6). Igualmente se comparó el efecto de quema vs. corte, observándose que A. gayanus fue negativamente afectado por la quema hasta la cuarta semana (942 vs. 1290 kg MS/ha); sin embargo, a las 8 y 12 semanas la producción con quema o al corte fue similar (3761 vs. 3012 kg MS/ha a las 8 semanas y 5785 vs. 5650 kg MS/ha a las 12 semanas).

Este comportamiento es consistente con el origen de la especie en las

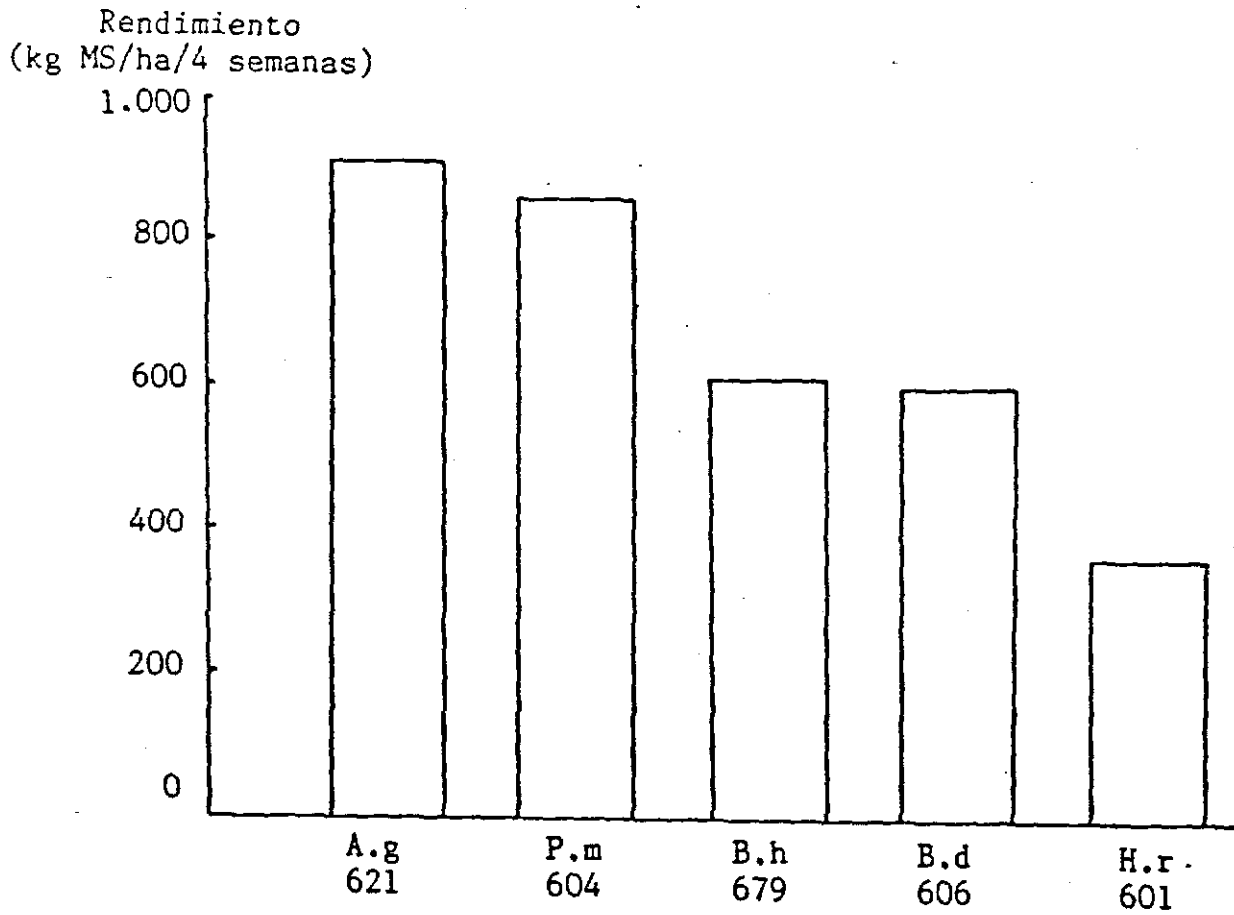


Figura 6. Rebrote de 5 gramíneas tropicales después de la quema.

sabanas del oeste de Africa, donde las quemas son parte del manejo común (Jones, 1979).

7. TOLERANCIA A SOMBRA

En un experimento en Palmira, Andropogon gayanus y otras 12 gramíneas fueron expuestas a 8 niveles de sombra (0; 28; 40; 42; 54; 61; 76 y 98 % de intercepción de la radiación) producidos por jaulas de 1 m x 1 m x 0.8 m cubiertas por mallas plásticas negras de diferente densidad. Todas tuvieron la misma forma permitiendo circulación de aire (Foto 2) para disminuir el efecto de sombra sobre la temperatura del aire que se mantuvo entre 30 y 32°C a medio día. Las plantas fueron sembradas sexualmente en macetas de 2.5 kg de suelo. Antes de aplicar los tratamientos, crecieron por 8 semanas bajo 100% de luz. A las 8 semanas se dió un corte de uniformidad (a 5 cm de altura) y se aplicaron los tratamientos cubriendo las plantas con las jaulas respectivas.

Durante el período de 5 semanas de rebrote bajo irrigación diaria, se midió la altura y el número de hojas expandidas. Se observó para todos los tratamientos, un incremento en número de hojas lineal en el tratamiento sin sombra (Figura 7). A partir de la segunda semana, los tratamientos de 54% y 76% de intercepción de luz tendieron a disminuir su producción de hojas a partir del macollo. Las plantas sometidas al tratamiento de máxima sombra (98%) detuvieron su producción de hojas en la segunda semana de rebrote, luego de haber extenuado las reservas previamente acumuladas, finalmente se defoliaron y secaron. Por otro

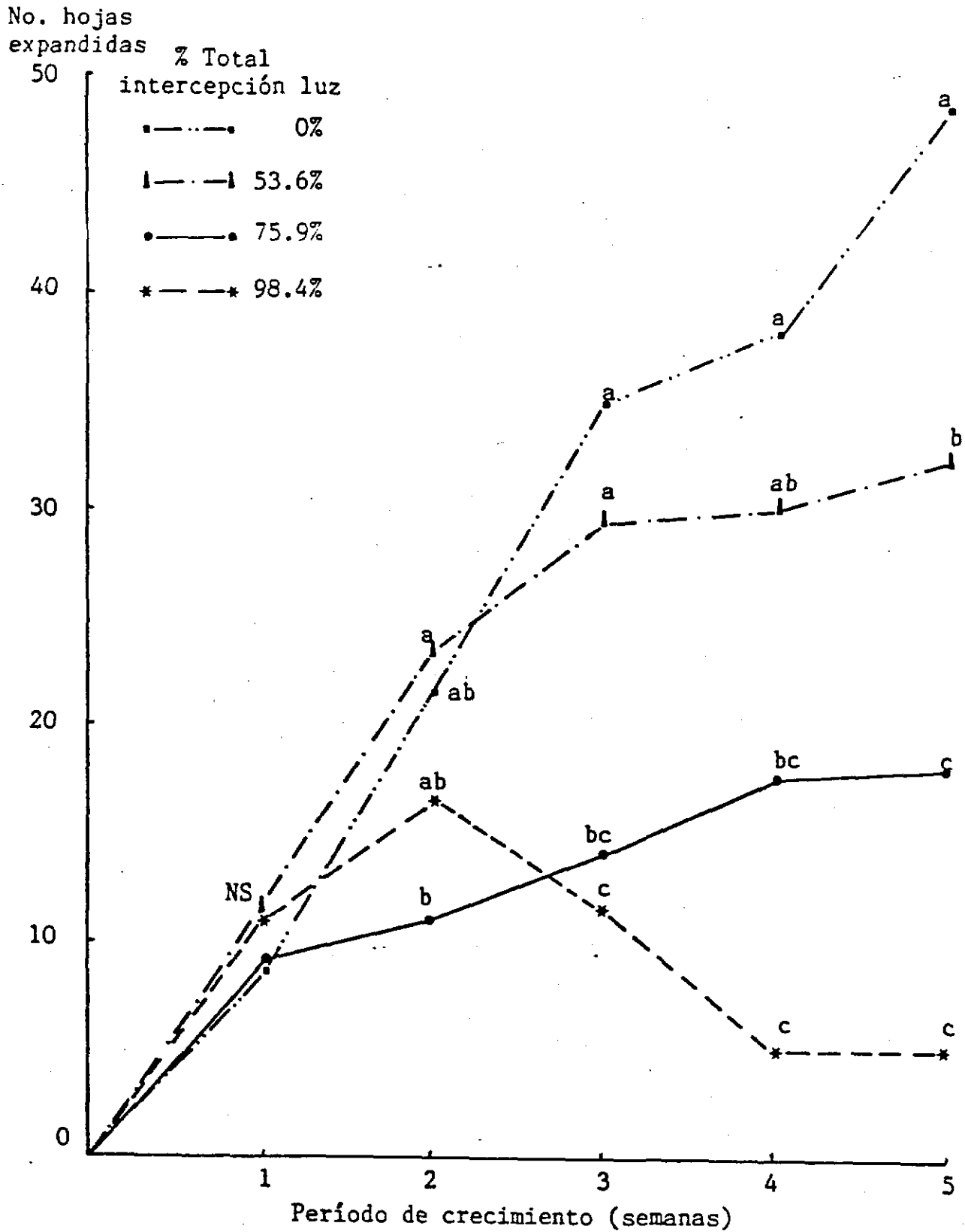


Figura 7. Respuesta del *A. gayanus* en número de hojas expandidas bajo diferentes niveles de intersección de luz.

lado, en la Figura 8 observamos que las plantas expuestas a mayor sombreadamiento (98 y 76%) se elongan más rápidamente durante las 2 primeras semanas. Luego el tratamiento de 98.4% de sombra muere, mientras que el de 76% sigue elongándose mostrando un claro efecto de hetiolación. Por el contrario, las plantas no sometidas a sombreadamiento y las sometidas a 54% de sombra luego de 2 semanas se estabilizan en altura incrementando su producción de hojas desde la base (Figuras 7 y 8).

La acumulación de biomasa total (parte aérea y radicular) luego de 5 semanas de rebrote fue mayor en los tratamientos entre 40 y 50% de sombreadamiento (Figura 9). Esto coincide con lo observado por Wong y Wilson (1980) para P. maximum var. trichoglume "green panic" y por Singh et al. (1974) para Panicum capillare. Al mismo tiempo, contrasta con lo observado por otros autores (Burton et al., 1959 y Ludlow, 1978) y el consenso general de que las tasas de crecimiento y fotosíntesis de una gramínea C_4 son linealmente reducidas por el sombreadamiento. Una posible explicación a lo observado, podría ser que estamos observando un fenómeno confundido del efecto de intercepción de la radiación solar sobre las tasas de fotosíntesis y transpiración sugiriéndose que se obtienen mayores eficiencias fotosintéticas a niveles más bajos de transpiración. Otra posible explicación puede ser la sugerida por Wong y Wilson (1980) quienes observaron que los niveles de N en el tejido de P. maximum incrementaron con baja sombra, implicando que el mayor contenido de N en el tejido tiene efectos importantes sobre la eficiencia del aparato fotosintético.

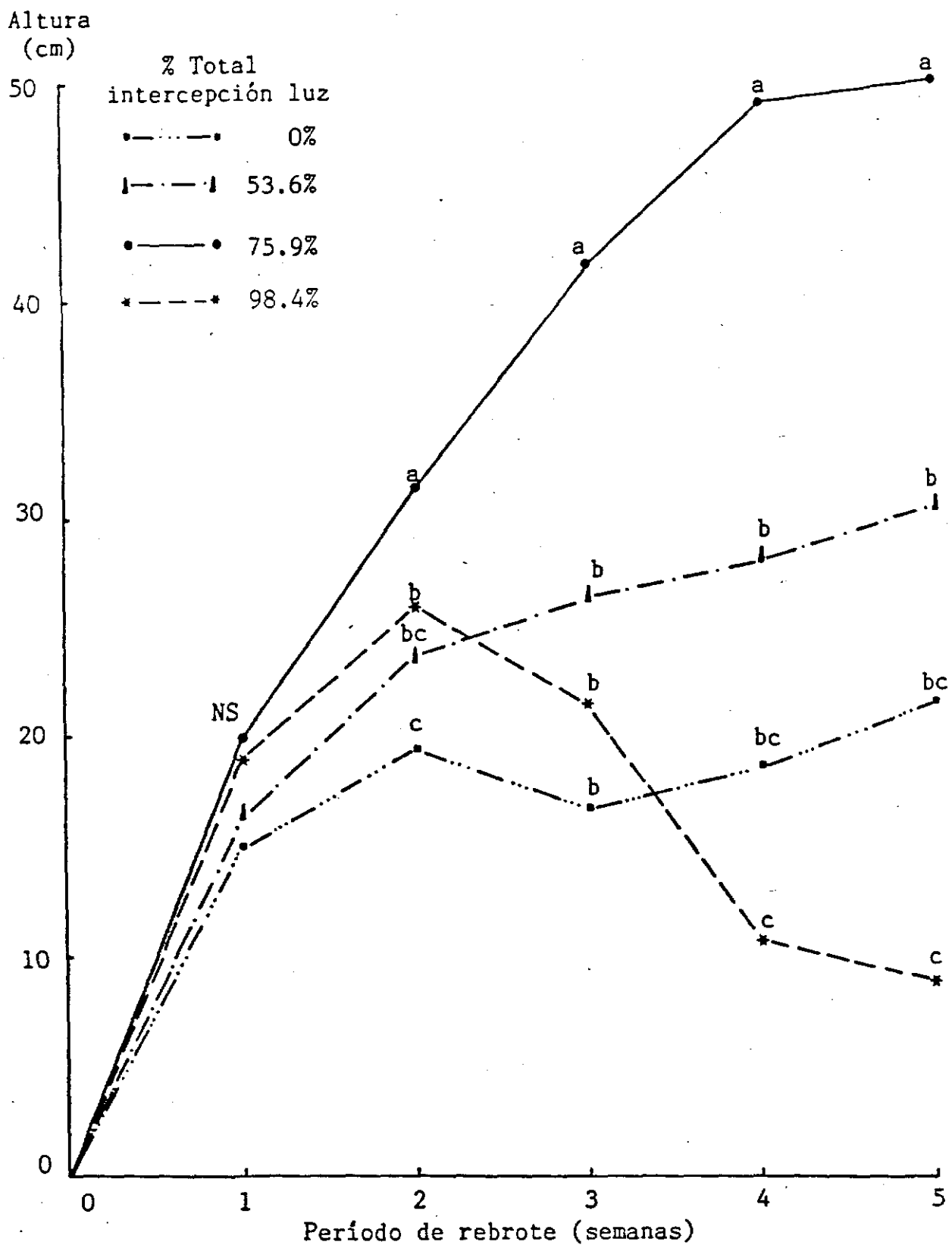


Figura 8. Altura de *A. gayanus* en respuesta a diferentes niveles de intersección de luz.

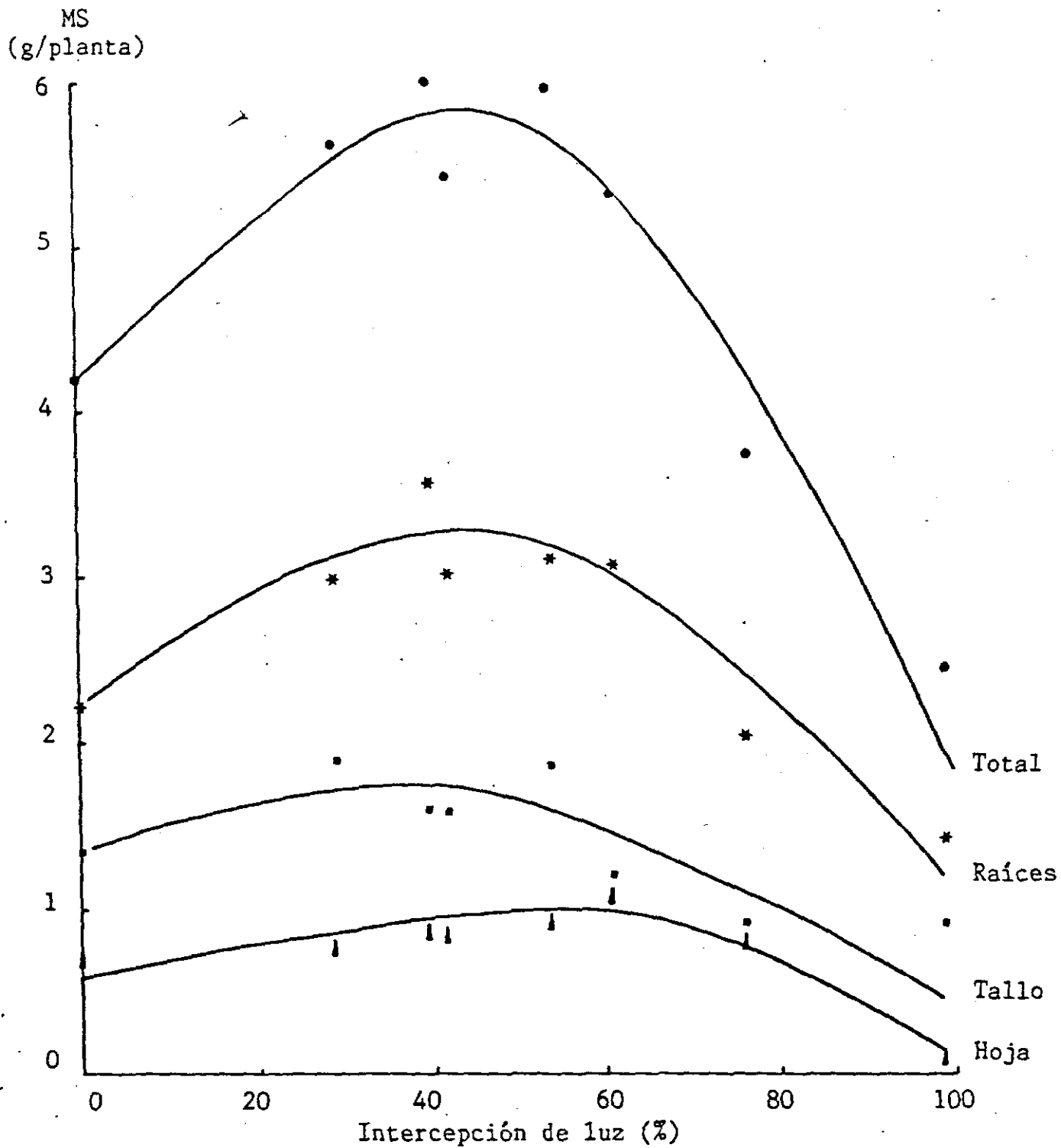


Figura 9. Acumulación de biomasa de *A. gayanus* en 5 semanas bajo diferentes niveles de intersección de luz.

En la Figura 9 es interesante notar cómo las plantas de A. gayanus incrementan su sistema radicular y aéreo estructural (tallos) hasta con un 40% de sombreamiento, mientras que siguen respondiendo en acumulación de biomasa fotosintética hasta un 60% de sombreamiento. Sin embargo, el número de hojas/planta decreció de 48 a plena luz a 33 con 60% de intercepción de luz, incrementándose el área/hoja de 1.4 cm^2 a plena luz a más de 3 cm^2 con 60% de intercepción de la luz, lo mismo que el área específica (espesor) de las hojas de $8.3 \text{ m}^2/\text{kg}$ a más de $12 \text{ m}^2/\text{kg}$ con 60% de intercepción de la luz, lo que indica una reacción de la planta a incrementos en sombreamiento con una expansión del área foliar a expensas de su espesor o masa total.

Se puede concluir que el A. gayanus es una planta que reacciona y es capaz de competir bajo condiciones de sombreamiento, elongándose e incrementando su área foliar total (Figura 10) a expensas de reducir el número (macollamiento) y espesor de sus hojas. Además, es capaz de incrementar su producción de biomasa total bajo 40% de sombreamiento hasta en un 13% sobre la obtenida bajo radiación total.

8. FACTORES AFECTANDO COMPATIBILIDAD CON LEGUMINOSAS

A. gayanus se reconoce como una gramínea de gran adaptación a suelos pobres y ácidos bajo condiciones climáticas sub-húmedas (Capítulos I, IV y VII). Dentro de su rango de adaptación, hemos visto que se trata de una planta que posee una serie de características fisiológicas que la hacen capaz de utilizar eficientemente recursos como radiación solar, agua y nutrientes del suelo y competir con otras plantas por

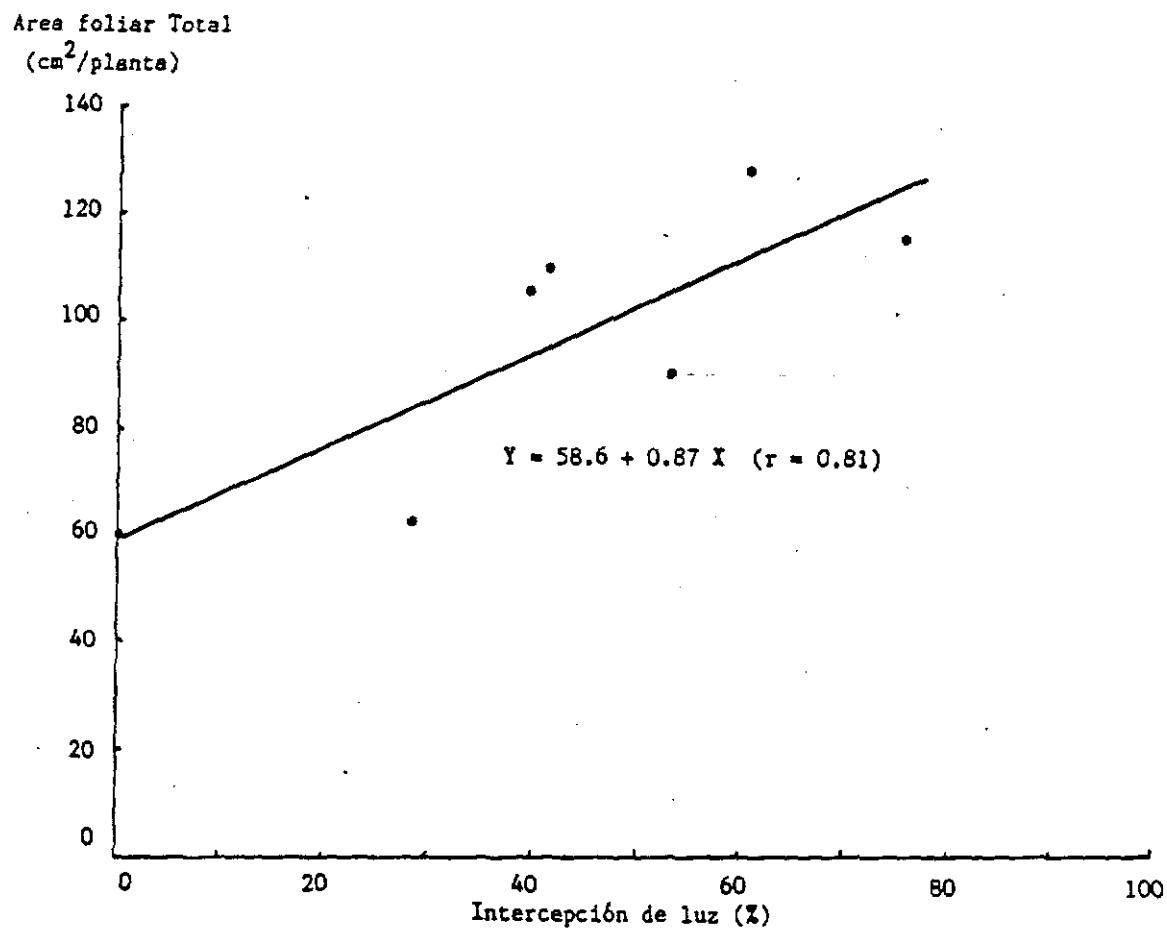


Figura 10. Area foliar total por planta de A. gayanus en respuesta a diferentes niveles de intersección de luz.

20

estos recursos. Por otro lado, se asume que por su hábito de crecimiento en macollas debe ser compatible con leguminosas.

Entre 1979 y 1982 se condujeron ensayos agronómicos en la Estación de Santander de Quilichao (CIAT, 1981; Cuesta, 1982) en los que se evaluaron las relaciones de compatibilidad aérea y radicular entre varias gramíneas y leguminosas tropicales.

La Figura 11 muestra la dinámica de la composición botánica de las asociaciones de A. gayanus (CIAT 621) y B. decumbens (CIAT 606) con C. pubescens (CIAT 438), D. ovalifolium (CIAT 350), Pueraria phaseoloides (CIAT 9900), S. guianensis (CIAT 184) y S. capitata (CIAT 1315). La información es presentada en la forma de índice de compatibilidad relativa

$$ICR = \frac{2 \text{ (MS aérea en asociación)}}{\text{MS aérea en monocultivo}}$$

en el que sobre la base de iguales distanciamientos a la siembra entre líneas de gramínea y leguminosa o entre leguminosas se asume poblaciones iguales totales de parcelas asociadas y en monocultivo. Por tal motivo, la producción de la leguminosa en asociación se multiplica por 2 para compensar por el doble de plantas en el monocultivo. Este ICR al ser relacionado con la producción de MS del monocultivo, permite una comparación mejor al compensar por la muerte y degradación natural de las parcelas no debida a la competencia con la gramínea.

Es interesante observar los más altos niveles de ICR de las diferentes leguminosas cuando asociadas con A. gayanus y los más bajos cuando

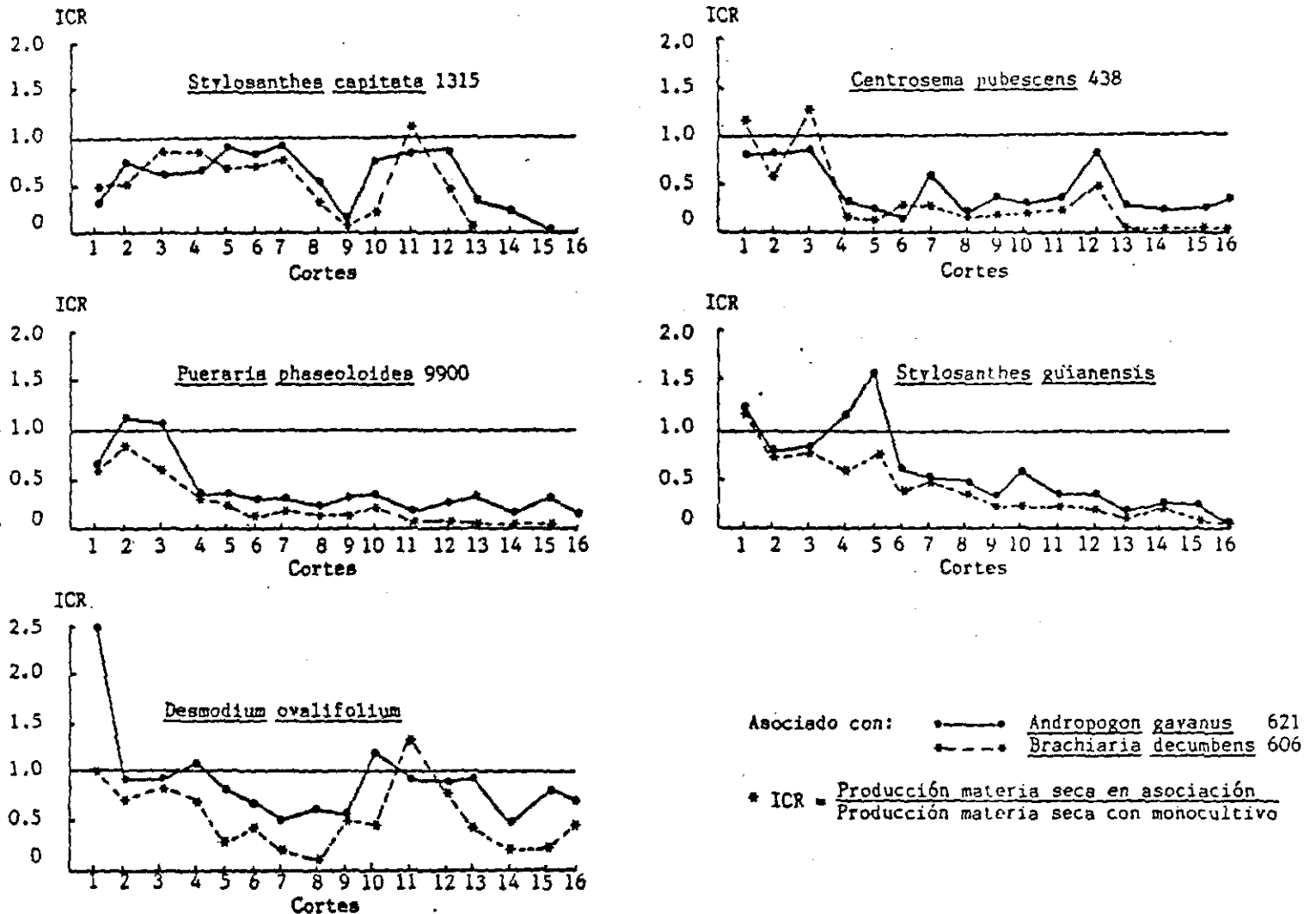


Figura 11. Dinámica en el Índice de Compatibilidad Relativa (ICR)* en cinco leguminosas asociadas con A. gayanus y B. decumbens (16 cortes en 2 años) (CIAT, 1981).

asociados con B. decumbens. Debe también notarse el fuerte efecto negativo de la asociación de estas 2 gramíneas sobre la producción de las leguminosas, luego del período de establecimiento. Resaltan el menor efecto observado sobre el D. ovalifolium que mantuvo niveles de ICR más cercanos a uno indicando el mayor nivel de agresividad de esta leguminosa. Igualmente, es de notar el S. capitata mantiene niveles de ICR altos pero fluctuantes tal vez debidos al reestablecimiento de nuevas generaciones, o a efectos de la reconocida pobre adaptación de S. capitata en Quilichao.

Veamos qué sucedió bajo la superficie del suelo. Cilindros de suelo de 10 cm de diámetro fueron extraídos de los 40 cm superficiales del suelo en la interfase (50 cm) entre plantas de gramínea y leguminosa. Se separó suelo de raíces, separándose raíces de gramíneas y leguminosas usando el método descrito por Cuesta, 1982. En base a los valores de MS de raíces en cada sitio (0-10; 10-20; 20-30; 30-40 y 40-50 cm de la leguminosa o a la inversa de la gramínea), se calculó un índice de agresividad radicular

$$\text{IAR} = \frac{\text{MS raíces L}}{\text{MS raíces G}}$$

que representa la proporción de raíces de cada asociante por sitio. Comparando los índices de agresividad radicular (IAR) calculados para toda la interfase (volumen de 20 dm³ de suelo, 10 cm de ancho y 50 cm de largo x 40 cm de profundidad) entre las leguminosas y A. gayanus o B. decumbens (Figura 12) observamos que la última ejerce una mayor agresividad radicular (inhibición del desarrollo radicular de las leguminosas) que el A. gayanus. Estos resultados sugieren una clara y

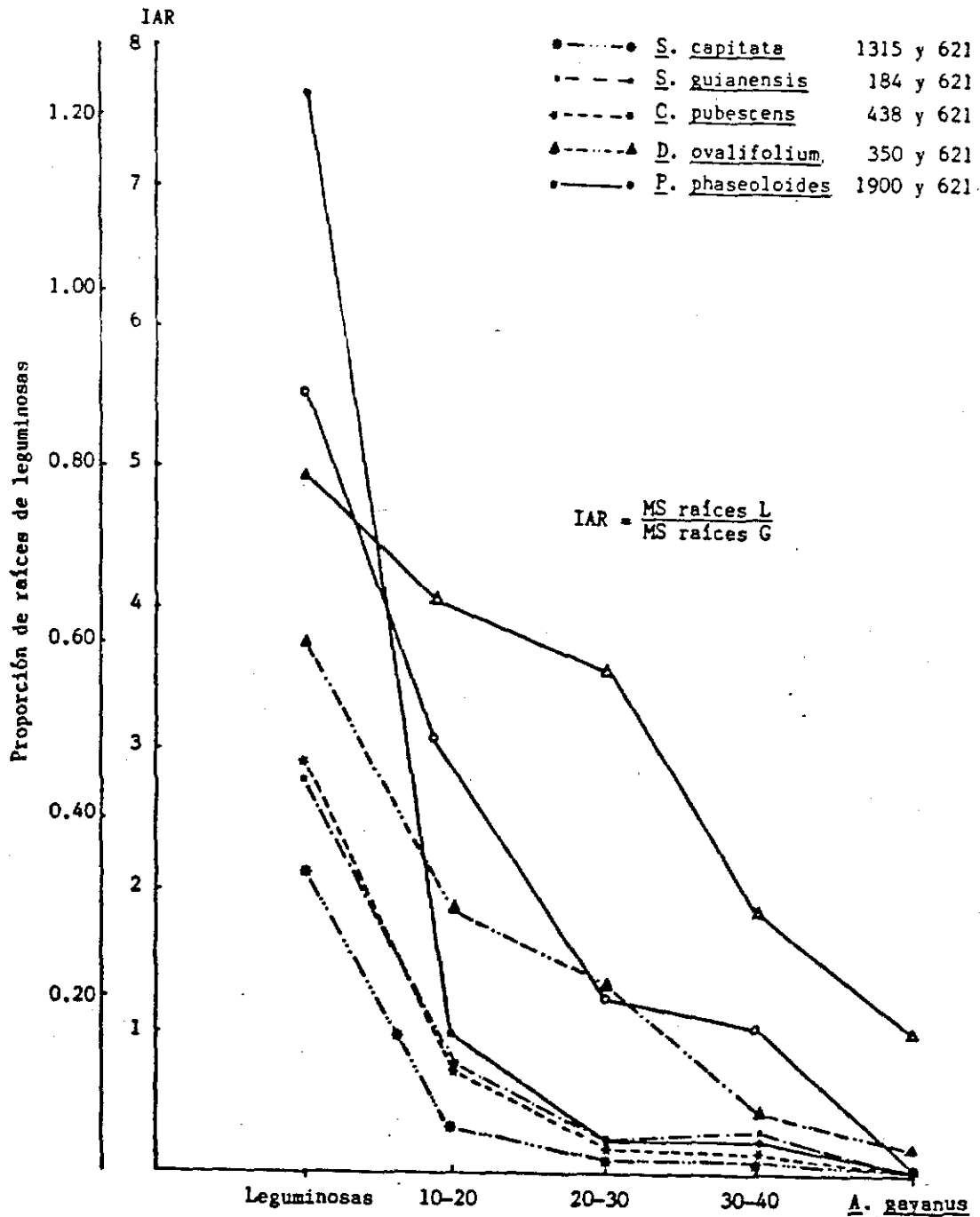


Figura 12. Indices de Agresividad Radicular (IAR) en la interfase de 50 (10 ancho x 40 cm de profundidad) entre plantas de A. gayanus o B. decumbens con varias leguminosas.

menor agresividad potencial de A. gayanus en comparación con B. decumbens.

Otro factor de competencia entre plantas es la sombra que una planta pueda ejercer sobre la otra interceptando la radiación solar. En el caso de sombreamiento de leguminosas C_3 en asociación con una gramínea de porte alto como A. gayanus, éste podría ser de carácter benéfico. En la estación de Santander de Quilichao, se condujo un ensayo para evaluar el efecto de sombreamiento por diferentes niveles de biomasa acumulada de A. gayanus sobre varias leguminosas (CIAT, 1980). Con la finalidad de uniformizar el efecto de sombreamiento, las parcelas de campo fueron orientadas norte-sur usándose material vegetativo de un clon hojoso de A. gayanus. Además, el manejo del ensayo entre el establecimiento y por los siguientes 10 meses se realizó uniformemente el corte cada 6 semanas, para uniformizar el desarrollo radicular de todas las parcelas. Al inicio de un período de lluvias, se secuenciaron cortes a fin de generar 5 biomásas de A. gayanus diferentes antes de hacer un corte de uniformación de las leguminosas asociantes y evaluar su rebrote por 5 semanas.

Los resultados se muestran en la Figura 13, observándose que los niveles de intercepción de la radiación producidos por las plantas de A. gayanus, sólo alcanzaron en un máximo de 28%. Sin embargo, dentro de este estrecho rango se observaron reacciones contrastantes entre las leguminosas asociantes estudiadas. Mientras que Stylosanthes guianensis (CIAT 184) y S. capitata (CIAT 1315) decrecieron, Centrosema pubescens (CIAT 438) y Pueraria phaseoloides (CIAT 9900)

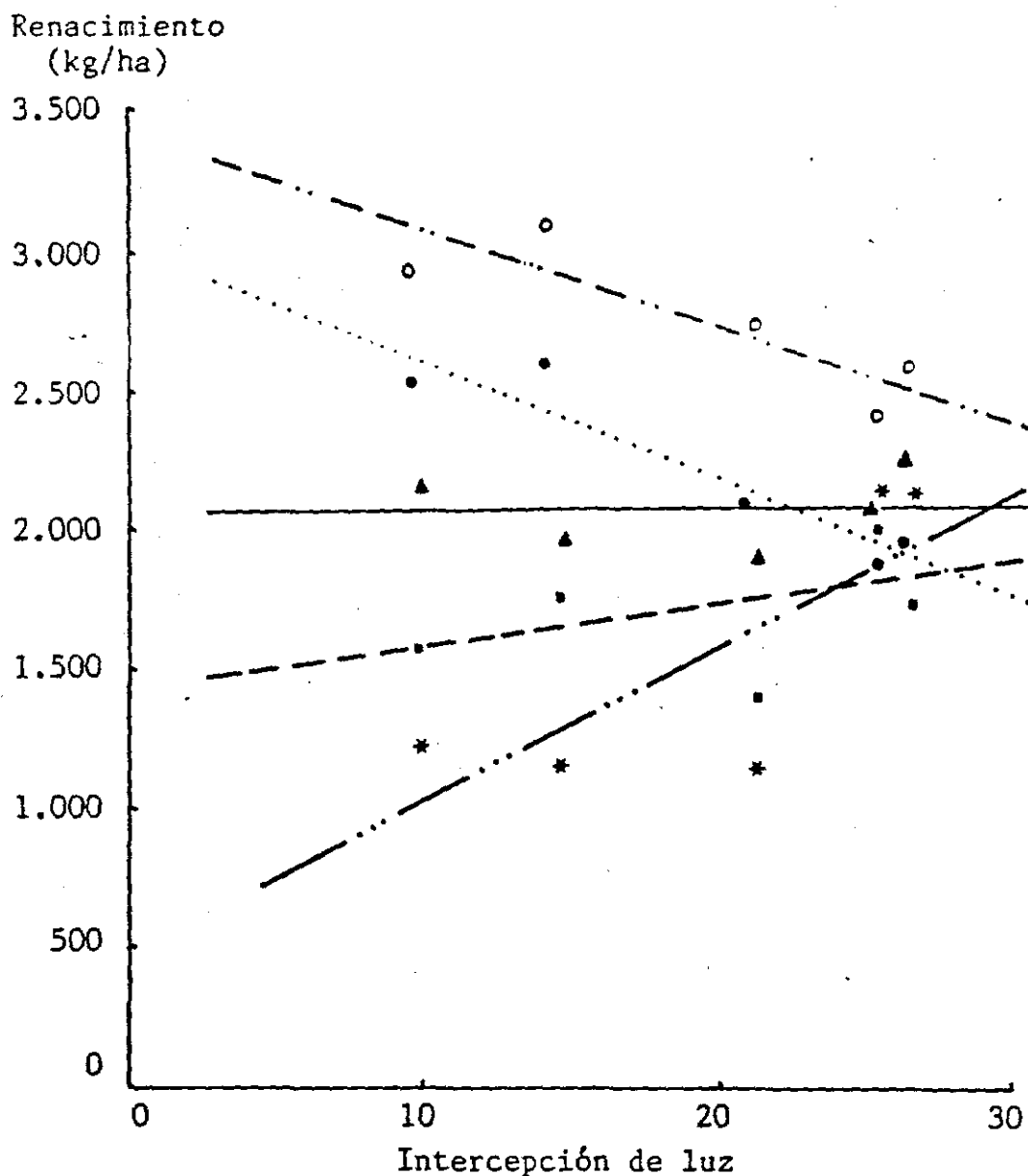


Figura 13. Reacción de varias leguminosas al sombreado por A. gayanus:

.....	<u>S. capitata</u> ($Y = 3035 - 42.8X$; $r = 0.95$)
-.-.-.-	<u>S. guianensis</u> ($Y = 3394 - 34X$; $r = 0.88$)
_____	<u>D. ovalifolium</u> ($Y = 2035 - 2.7X$; $r = 0.15$)
-----	<u>P. phaseoloides</u> ($Y = 1439 + 14.7X$; $r = 0.45$)
-.-.-.-	<u>C. pubescens</u> ($Y = 490 + 54X$; $r = 0.79$)

incrementaron su producción con niveles crecientes de sombreamiento. Por otro lado, el Desmodium ovalifolium CIAT 350 se mantuvo indiferente dentro del rango de sombreamiento generado bajo los diferentes tratamientos de biomasa de A. gayanus.

Las relaciones entre plantas son fuertemente afectadas por el manejo del pastoreo. Entre 1980 y 1983 (Toledo et al., 1983; Giraldo y Toledo, 1985), se condujo en Quilichao un experimento de pastoreo en pequeñas parcelas para evaluar la compatibilidad bajo pastoreo de 5 asociaciones promisorias. Entre ellas se incluyeron asociaciones de A. gayanus (CIAT 621) y P. maximum (CIAT 604) con C. pubescens (CIAT 438). Los tratamientos de manejo del pastoreo fueron aplicados en rotación cada 6 semanas en períodos lluviosos y cada 8 en períodos secos con 3 niveles de presión de pastoreo en base a la oferta de MS verde disponible antes de iniciar el pastoreo. Los niveles aplicados fueron de 2, 4 y 6 kg MSv^{*}/100 kg p.v. correspondiendo a presiones alta, media y baja, respectivamente. Las presiones de pastoreo que determinaron cargas aplicadas inicialmente diferentes, rápidamente generaron diferencias en la arquitectura de la biomasa en las diferentes pasturas (Figura 14). Obsérvese cómo la biomasa total en oferta se hacen claramente contrastantes luego del 5o. pastoreo; sin embargo, las cargas aplicadas tendieron a uniformizarse en el tiempo. Esto indica que las tasas de crecimiento de las pasturas bajo las diferentes arquitecturas compensaron proporcionalmente y en forma relativamente estable los requerimientos de biomasa verde en oferta asignados para

* Materia seca verde; proveniente de material fotosintético al momento del corte.

cada presión de pastoreo manteniendo de esta forma una carga similar. Esto es particularmente interesante pues está mostrando la importancia del efecto residual de manejo sobre la arquitectura de la pastura cuando se aplican presiones de pastoreo constantes; además, que bajo determinadas presiones de pastoreo las cargas resultantes pueden ser similares. Se espera sin embargo que estas cargas similares aplicadas sobre pasturas con diferentes niveles de oferta de forraje (MSv), afecten el consumo y las ganancias de peso vivo por animal. Lamentablemente, dados los objetivos del ensayo y el limitado tamaño de las parcelas (1200 m²) no fue posible evaluar ganancias de peso.

Las presiones de pastoreo aplicadas, además de cambios en la biomasa total, produjeron diferencias en la composición botánica. En la Figura 15 se observa que mientras que la proporción de C. pubescens a partir del 50. pastoreo en los diferentes manejos se mantuvo entre 2 y 20% con A. gayanus; ésta fue sólo de 1 a 5% con P. maximum. Nótese para el caso de C. pubescens con A. gayanus cómo la proporción de leguminosa se estabiliza alrededor de 15% bajo las presiones baja y media y alrededor de 3% bajo la presión alta. En el Cuadro 3 se observa la diferente biomasa en oferta total después de un rebrote de 6 semanas al final del experimento (después de 17 pastoreos en 2 años). Nótese que la proporción de MS muerta fue similar para ambas pasturas. Sin embargo, la MS verde y la MS de malezas varió. En el A. gayanus bajo presión alta, la proporción de MS verde fue superior, siendo menor el porcentaje de maleza. En contraste, con P. maximum el porcentaje de malezas fue superior en la presión alta. En el Cuadro 4 se observa las cantidades de MS verde totales y su composición en cuanto a gramínea y

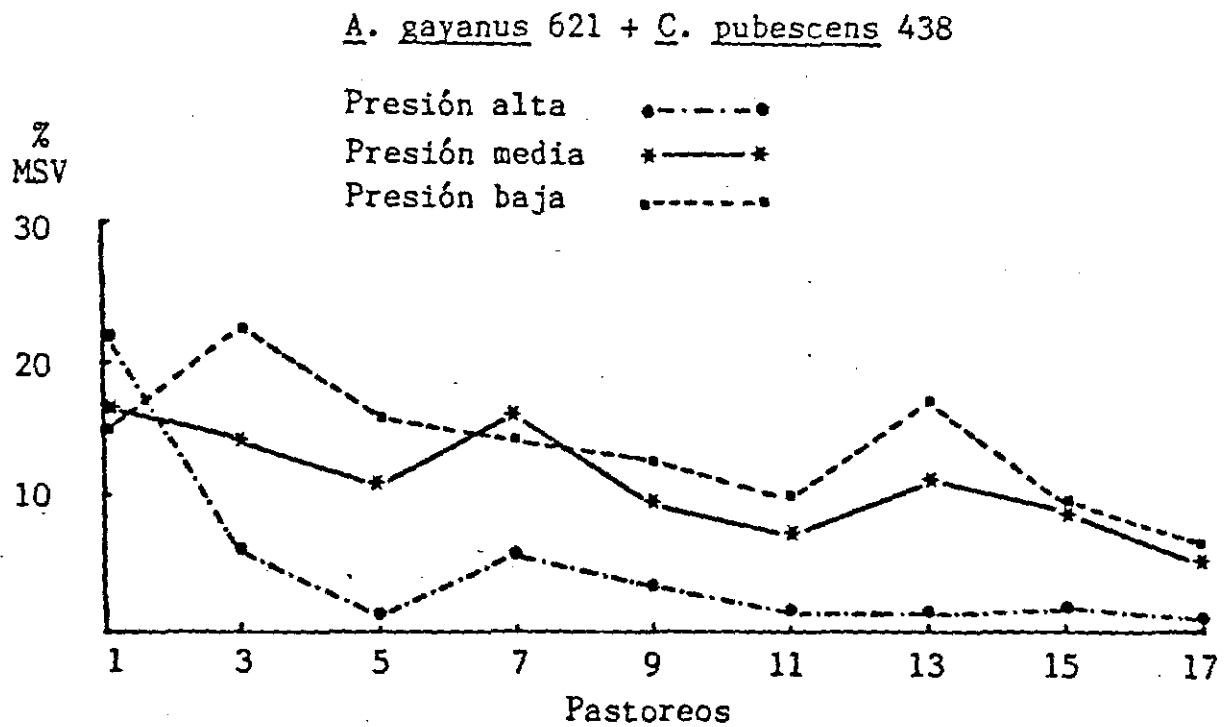
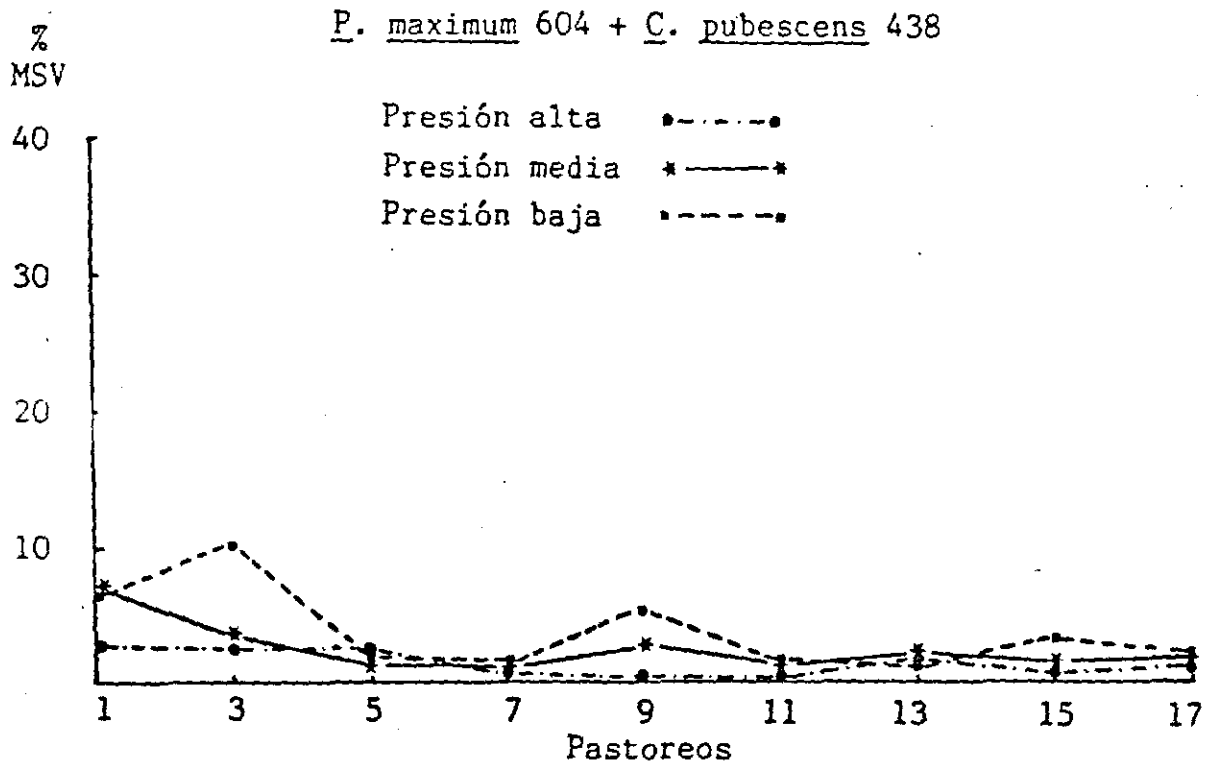


Figura 15. Dinámica de la proporción de leguminosas en base a MS verde, bajo 3 presiones de pastoreo.

Cuadro 3. Composición de las pasturas después de 17 pastoreos en 2 años bajo 3 presiones de pastoreo en Quilichao 1981-1983.

Pastura	Fracción de la pastura	Presión de Pastoreo*		
		Alta	Media	Baja
		----- kg MS/ha (%) -----		
<u>A. gayanus</u> CIAT 621	MS total	1.827	3.350	4.890
+	MS muerta	(53)	(59)	(59)
<u>C. pubescens</u> CIAT 438	MS verde	(44)	(36)	(34)
	MS otros	(3)	(5)	(7)
<u>P. maximum</u> CIAT 604	MS total	704	2.997	5.327
+	MS muerta	(48)	(50)	(48)
<u>C. pubescens</u> CIAT 438	MS verde	(46)	(48)	(51)
	MS otros	(6)	(2)	(1)

* Presiones de pastoreo: Alta = 2 kg MSv/100 kg pv
 Media = 4 kg MSv/100 kg pv
 Baja = 6 kg MSv/100 kg pv

Cuadro 4. Composición de la MS verde total de las pasturas después de 17 pastoreos en 2 años bajo 3 presiones de pastoreo en Quilichao 1981-1983.

Pastura	Fracción de la pastura	Presión de Pastoreo*		
		Alta	Media	Baja
		----- kg MSv/ha (%) -----		
<u>A. gayanus</u> CIAT 621	MS verde total	806	1.223	1.667
+	MS verde gramínea	(99)	(94)	(93)
<u>C. pubescens</u> CIAT 438	MS verde legum.	(1)	(6)	(7)
<u>P. maximum</u> CIAT 604	MS verde total	324	1.475	2.732
+	MS verde gramínea	(99)	(98)	(98)
<u>C. pubescens</u> CIAT 438	MS verde legum.	(1)	(2)	(2)

* Presiones de pastoreo: Alta = 2 kg MSv/100 kg pv
 Media = 4 kg MSv/100 kg pv
 Baja = 6 kg MSv/100 kg pv

leguminosa. Nótese cómo la proporción de C. pubescens con A. gayanus fue superior a la obtenida con P. maximum, particularmente bajo presiones de pastoreo media y baja.

Estos resultados sugieren que bajo las condiciones de Quilichao (Ultisol) el C. pubescens (CIAT 438) es compatible bajo pastoreo con A. gayanus. No así con P. maximum que resultó ser más competitivo para esta leguminosa. Entre las posibles explicaciones para la falta de compatibilidad entre P. maximum y C. pubescens en Quilichao podría considerarse la mayor competencia por nutrientes del suelo ejercida por el P. maximum. Por otro lado, diferencias entre el C. pubescens y las 2 gramíneas en preferencia relativa por los animales en pastoreo, podrían también afectar estas relaciones de compatibilidad.

La competencia por nutrientes del suelo es sin duda un factor importante de compatibilidad entre gramíneas y leguminosas en asociación. El caso específico de la asociación A. gayanus + S. capitata fue estudiado en Carimagua por Valencia et al. (1983). Los resultados obtenidos mostraron que la competencia por nutrientes del suelo es responsable de la disminución de leguminosas en la asociación. Las plántulas de la 2a. generación fueron incapaces de desarrollar bajo la competencia radicular establecida de plantas adultas de A. gayanus. Fue demostrado que además de la competencia radicular, las plántulas eran deficientes en K, especialmente cuando crecieron a distancias menores de 1 m de plantas adultas de A. gayanus. Se observó igualmente una lineal respuesta de plántulas de S. capitata a K hasta 180 kg/ha, más de 3 veces el nivel recomendado para establecimiento en Carimagua.

Estos resultados contrastan con los de la literatura que indica que el P es el elemento de mayor importancia para favorecer el desarrollo de leguminosas en competencia con gramíneas. Debemos reconocer que tanto el A. gayanus como el S. capitata son plantas adaptadas a suelos ácidos, pobres, con una capacidad de respuesta a P sólo en niveles bajos. Es decir, se trata de una gramínea y una leguminosa capaces de producir con niveles bajos de P. Parece ser que cuando en asociación el nivel de P en el suelo bajo la pastura es suficiente para el desarrollo de ambas, y que adiciones de este elemento tienden a favorecer el desarrollo de la gramínea por su mayor capacidad de crecimiento y su más grande y profuso sistema radicular. Por el contrario, el nivel de cationes cambiabiles en el suelo favoreció el desarrollo de plántulas de S. capitata, especialmente el K que en dosis hasta de 20 kg de K/ha favorecieron el desarrollo de la leguminosa en un Oxisol de Carimagua (CIAT, 1984 y 1985).

Otro importante factor afectando el balance y relaciones de competencia entre los componentes de una asociación es el manejo de la defoliación y pastoreo. Lemus y Toledo (1986), estudiaron el efecto de competencia de A. gayanus sobre el desarrollo de plántulas de S. capitata se encontró que incrementos de biomasa total de la gramínea en la maceta (suelo de Carimagua), redujeron casi linealmente el rendimiento de las plántulas de la leguminosa (Figura 16). Por otro lado, los cortes (cada 4 semanas) de la gramínea, cambiaron totalmente esta relación haciéndola claramente cuadrática con un efecto positivo inicial sobre la productividad del S. capitata en respuesta a incrementos ligeros de A. gayanus y fuertemente negativos a niveles mayores de biomasa de la

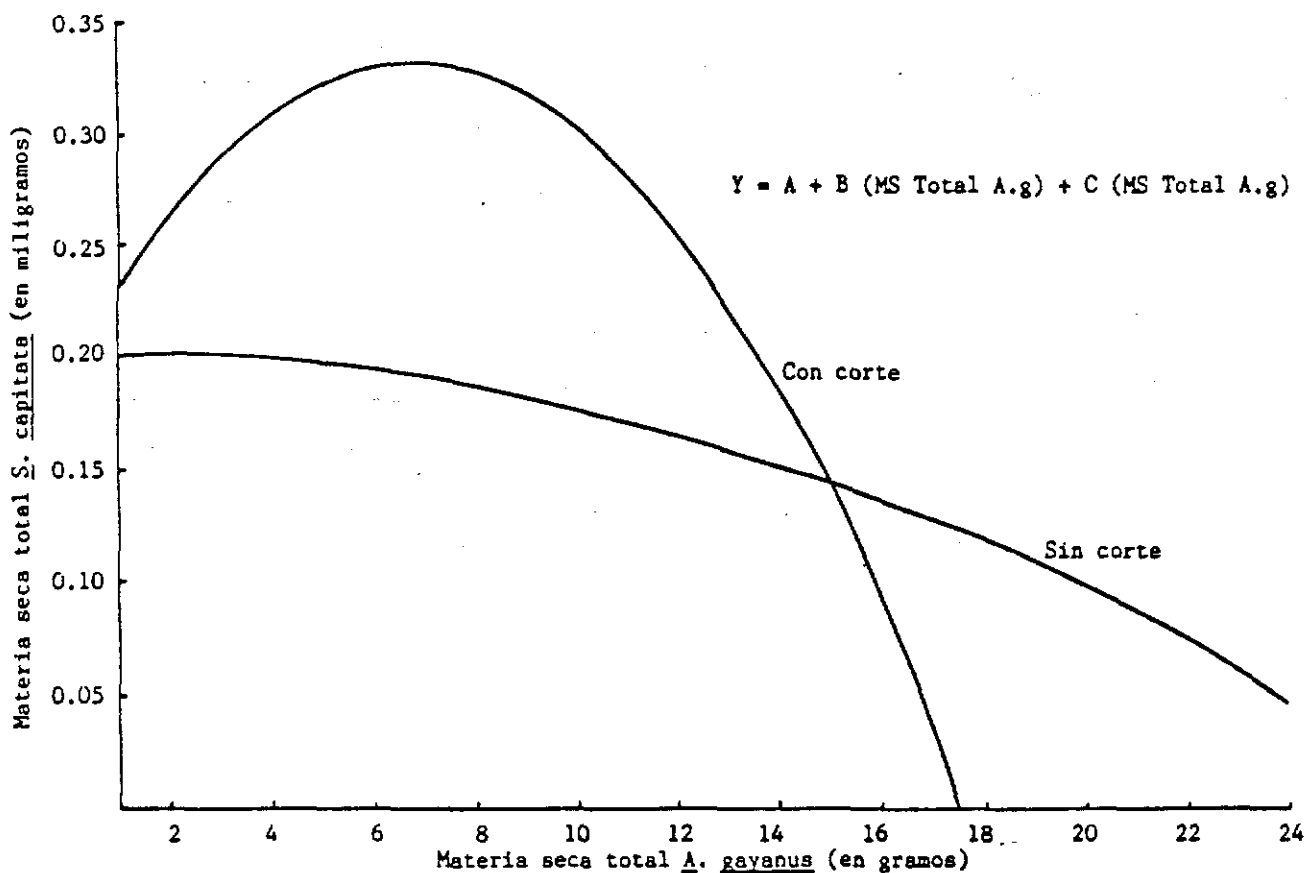


Figura 16. Relaciones entre las producciones totales de biomasa de *Stylosanthes capitata* CIAT 1315 y *Andropogon gayanus* CIAT 621 (Lemus y Toledo, 1986).

gramínea. Este cambio de forma de las relaciones de competencia entre los asociantes es particularmente interesante, pues indica que la defoliación favorece el desarrollo de las plántulas cambiando la situación de competencia radicular a una más favorable. Esto podría explicarse por una disminución momentánea de la actividad o tamaño del sistema radicular de la gramínea, disminuyéndose de esta forma la competencia por agua y nutrientes como K, con el sistema radicular pequeño de las plántulas de la leguminosa. Esto coincide con lo observado en experimentos de fertilización y defoliación realizados en una finca (Alta Gracia) del Llano (CIAT, 1985), donde se observó que la defoliación del A. gayanus a 30 cm favoreció la recuperación de plántulas de S. capitata mostrando una respuesta a la aplicación de K pero de menor magnitud. Esto también se observó bajo pastoreo en un experimento de Carimagua donde la asociación de A. gayanus + S. capitata fue sometida a 3 cargas, observándose un efecto inicial de recuperación de plántulas de S. capitata bajo la carga más alta, observándose sólo mínimas respuestas al K entre 10 y 80 kg/ha (CIAT, 1985).

Todo esto sugiere la importancia del pastoreo y defoliación drástica e intermitente para disminuir la competencia radicular del A. gayanus favoreciendo su compatibilidad con leguminosas.

Muchos otros factores pueden también afectar las relaciones de competencia entre A. gayanus y leguminosas bajo pastoreo. Entre éstos podemos citar la palatabilidad relativa de la leguminosa con relación al A. gayanus. Observaciones de Quilichao y Carimagua (CIAT, 1980-85)

indican que leguminosas muy palatables o palatables todo el año como S. capitata y S. macrocephala tienden a tener desventaja para competir bajo pastoreo continuo debido a que el nivel de biomasa fotosintética es mantenida por debajo de la necesaria para rápido crecimiento (Toledo et al., 1987). Por el contrario, especies de baja palatabilidad y alta agresividad, especialmente bajo pastoreo continuo tienden a acumularse en el potrero y dominar a la gramínea. Las leguminosas de palatabilidad relativa media como Centrosema pubescens, C. acutifolium, C. macrocarpum, C. brasilianum parecen ser desde este punto de vista lo mismo que por otros factores de competencia descritos anteriormente, el tipo de leguminosa potencialmente más compatible con A. gayanus bajo diferentes opciones de manejo (Toledo et al., 1983; Giraldo y Toledo, 1985; CIAT, 1983, 1984 y 1985).

Otro factor importante a considerar es la adaptación de las especies asociadas a condiciones particulares de suelo (Capítulo IV). Tanto el grado de adaptación del A. gayanus como el de la leguminosa acompañante a las condiciones del suelo específicas de donde son sembradas pueden grandemente afectar las relaciones de compatibilidad. Este es el caso de comportamientos contrastantes en cuanto a la dominancia de A. gayanus y S. capitata en diferentes fincas del Llano (CIAT, 1983 y 1984), existiendo una tendencia marcada del A. gayanus a dominar en suelos de textura pesada a franca, contrastando con la tendencia a dominar del S. capitata en suelos con textura muy arenosa.

9. RESUMEN

A. gayanus es una gramínea tipo C_4 , estomáticamente insensible a déficits de humedad del aire, tolerante a la desecación de sus tejidos, capaz de explotar muy eficientemente el agua del perfil de suelo en períodos secos, manteniendo actividad fotosintética y metabólica aún bajo condiciones extremas de sequía, rebrotando rápidamente con el inicio de las lluvias. Es una planta resistente a la quema. Cuando es sometida a sombreadamiento, es capaz de reaccionar elongando sus tallos y movilizandó sus recursos de crecimiento a expandir su superficie fotosintética a expensas de su desarrollo de estructura y raíces. Es una gramínea de agresividad media en sus relaciones de competencia con leguminosas en asociación, siendo menos agresiva que Brachiaria decumbens y P. maximum. Parece ser claro que el manejo (defoliación y/o pastoreo) en mayor grado, disminuye su agresividad favoreciendo a la leguminosa. Las experiencias indican que especies de los géneros Centrosema y similares tienden a ser de mayor compatibilidad con esta gramínea.

REFERENCIAS

- Abaunza, J.A. 1982. Growth and quality of nine tropical grasses and twelve tropical legumes under dry and rainy season conditions. Thesis M.Sc. Las Cruces, New Mexico State University. 128 p.
- Burton, G.W.; Jackson, J.E. and Knox, F.E. 1959. The influence of light reduction upon the production, persistence and chemical composition of coastal bermuda grass (Cynodon dactylon). Agron. J. 51, 537-42.

- CIAT. 1978. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1980. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1981. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1982. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1983. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1984. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- CIAT. 1984. Annual report. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- Cuesta, P.A. 1982. Above-ground production and rooting patterns of six tropical grasses in association with two legumes or with or without nitrogen fertilization. Thesis M.Sc. Las Cruces, New Mexico State University. 144 p.
- El-Sharkawy, M.A.; Cock, J.H. and Held, A.A. 1984. Water use efficiency of cassava. II. Differing sensitivity of stomate to air humidity in cassava and other warm-climate species. Crop Science 24, 503-507.
- El-Sharkawy, M.A.; Cock, J.H. and Hernandez, A.P. 1985. Stomata response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm-climate species. Photosynthesis Research 6, 11 pp.

- Evans, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth.
University of California: Berkeley. 734 pp.
- Giraldo, H. y Toledo, J.M. 1985. Compatibilidad y persistencia de gramíneas y leguminosas bajo pastoreo en pequeñas parcelas. 5 pp.
- Jones, C.A. 1979. The potential of Andropogon gayanus Kunth in the Oxisol and Ultisol savannas of tropical America. *Herbage ABstracts* 49(1): 1-8.
- Jones, C.A.; Peña, D. and Carabaly, A. 1980. Effects of plant water potential, leaf diffusive resistance, rooting density and water use on the dry matter production of several tropical grasses during short periods of drought stress. *Trop. Agric.* 57(3): 211-219.
- Lemus, R.A. y Toledo, J.M. 1986. Competencia entre Andropogon gayanus y plántulas en desarrollo de Stylosanthes capitata. *Pasturas Tropicales. Boletín*, Vol. 8, No.3, pp. 9-13.
- Ludlow, M.M. and Wilson, G.L. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance history. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 1065-1075.
- Ludlow, M.M. and Ng, T.T. 1974. Water stress suspends leaf ageing. *Plant Science Letters.* 3: 235-240.
- Ludlow, M.M. 1976. Ecophysiology of C₄ grasses. In: Water and plant life - Problems and Modern Approaches. (eds. O.L. Lange, L. Kappen and E.D. Schultze.) *Ecological Studies* 19: 364-86. (Springer-Verlag: Berlin).
- Ludlow, M.M. and Ng, T.T. 1977. Leaf elongation rate in Panicum maximum var. trichoglume following removal of water stress. *Aust. J. Plant physiol.* 4: 263-74.

- Moreno, M.A.; Machado, R.C. and Souza, H.M. 1983. Producao de quatro gramineas forrageiras tropicais em condicoes de deficiencia hídrica. 12(2): 357-68.
- Singh, M.; Ogren, W.L. and Widholm, J.M. 1974. Photosynthetic characteristics of several C₃ and C₄ plant species grown under different light intensities. Crop. Sci. 14: 563-6.
- Toledo, J.M.; Lascano, C.; Giraldo, H. y Hoyos, P. 1983. Evaluación en pastoreo de asociaciones en pequeñas parcelas. ALPA, Resúmenes de IXa. Reunión. Santiago, Chile, Julio 25-29, 1983.
- Toledo, J.M.; Giraldo, H. y Spain, J.M. 1987. Persistencia de S. capitata en asociación con A. gayanus: Efecto de patrones de siembra y pastoreo continuo. Sometido a publicación a La Revista, Turrialba.
- Valencia, M.I. 1983. Root competition between A. gayanus and S. capitata in an Oxisol in Colombia. Ph.D. Thesis. Gainesville, University of Florida. 140 pp.