

Juan Gastó



EIGHTH WORLD FORESTRY CONGRESS
HUITIEME CONGRES FORESTIER MONDIAL
OCTAVO CONGRESO FORESTAL MUNDIAL

Jakarta, 16-28 Oct. 1978

FFF/10-8

Original: ESPAÑOL

Area de discusión : LA CONTRIBUCION FORESTAL A LA ALIMENTACION

Tema 10 de la Orden del día : El papel que desempeñan los árboles y arbustos en el manejo de pastos naturales, con referencia particular a la producción de proteína

ARBUSTOS Y ARBOLES COMO FUENTES IMPORTANTES DE ALIMENTOS, ESPECIALMENTE PROTEICOS, PARA LA MAYORIA DE LAS ESPECIES ANIMALES, INCLUYENDO AL HOMBRE

por

Juan Gastó
Profesor de Ecología
Facultad de Agronomía
Pontificia Universidad Católica de Chile
Casilla 114-D
Santiago
Chile

Jueves 19 Octubre

16.30-18.00 horas

Contribución Especial

INDICE DE MATERIAS

	<u>Página</u>
RESUMEN	ii
INTRODUCCION	1
ARQUITECTURA	2
INTERFERENCIA INTERESTRATA	4
ESTABILIDAD ECOSISTEMICA	6
COMPONENTES ANATOMICOS	8
DENSIDAD POBLACIONAL	9
VARIACIONES ESTACIONALES	9
COMPARACION DE ARQUITECTURAS	13
EXTRACTOS PROTEICOS	14
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	16

RESUMEN

El hombre tradicionalmente ha modificado la arquitectura de los ecosistemas, tanto de su ecotopo como de la fitocenosis o zococenosis, al eliminar algunas especies e introducir otras. En el caso de las praderas, generalmente el objetivo ha sido desarrollar ecosistemas donde la fitocenosis está compuesta íntegramente por especies herbáceas anuales o perennes, erradicando a las especies leñosas. Durante los últimos años, este objetivo general se ha ido modificando pretendiéndose, a menudo, desarrollar fitocenosis donde los árboles y arbustos constituyan un elemento estructural destacado dentro del contexto de productividad de alimento para el hombre y el ganado y le den estabilidad al sistema.

Algunas especies de árboles y arbustos producen tejido con alto contenido de proteína y energía digestible, utilizable por herbívoros de consumo humano o directamente por el hombre. La presencia de estratas arbóreas y arbustivas sobrepuestas a las estratas herbáceas inferiores, que tradicionalmente han servido de alimento para el ganado, afecta su productividad y composición. La productividad total del ecosistema, puede ser mayor cuando se agregan las estratas superiores. La estabilidad del sistema, especialmente cuando se desarrolla en ambientes inestables debido a condiciones adversas del medio, puede ser aumentada introduciéndole una mayor diversidad originada en la presencia de estos grupos de plantas.

Los atributos del sistema pueden ser modificados regulando las estratas superiores, lo cual afecta su grado de interferencia interestrata, dándole mayores opciones de acuerdo al principio de uso múltiple. La densidad poblacional de las estratas superiores es uno de los mecanismos principales en la regulación de su productividad y de sus componentes, especialmente del tejido foliar, de sostén y de frutos. También se discuten en el trabajo las variaciones estacionales de la productividad y de su composición nutritiva. Se hace, además, una comparación entre arquitecturas prateras herbáceas con otras arbustivas y arbóreas. El sólo cambio de la arquitectura de la fitocenosis puede significar aumentos de producción superiores a los que se originan con una mayor tasa de adición de fertilizantes.

Finalmente, se discute la posibilidad de emplear arbustos como materia prima para la extracción química de proteína de consumo humano, especialmente de los aminoácidos más valiosos.

INTRODUCCION

El ecosistema es un arreglo de componentes bióticos y abióticos o un conjunto o colección de elementos que están conectados o relacionados de manera que actúan o constituyen una unidad o un todo. Conexión y relación en cualquier sistema dinámico significa transporte de materia, energía e información (Becht, 1974; Di Stefano et al., 1967; Odum, 1972; Gastó, Nava y Armijo, 1976).

El ecosistema está compuesto por diversas unidades que pueden ser agrupadas en categorías homogéneas de arreglos topológicos, tales como: tejidos, horizontes, especies, sinusias, fitocenosis, etc. El conjunto topológico de todas estas unidades, que puede ser descrito físicamente, constituye la arquitectura del ecosistema. En su expresión más obvia, su fisionomía puede corresponder a una pradera dominada por formas vitales hemicriptófitas, de terófitos o de alguna otra correspondiente a formas herbáceas. Las fisionomías pratenses corresponden, a menudo, a otras formas vitales tales como de matorral (McKell et al., 1972; Gastó y Contreras, 1972; Le Hoërou, 1972; Plumzer et al., 1968), forestal (Allesch, 1966; Osandón, 1967; FAO-BID, 1970; Sudzuki, 1969; Lamagdelaine, 1974) agropastoral (Stienna, 1977) silvopastoral (Reynolds y Tshirley, 1963; Pace, 1958; Jameson, 1967) o agrosilvícola (Smith, 1929).

Los arbustos y árboles constituyen fuentes importantes de alimentos, especialmente proteicos, para la mayoría de las especies animales, incluyendo al hombre, especialmente durante las épocas desfavorables en que las plantas herbáceas no crecen (Dietz, 1972; Hirsh et al., 1976). La diferencia fundamental de los árboles y arbustos con los cultivos y pastos reside principalmente en su fitomasa en pie y en los componentes de la productividad. Los rangos de fitomasa en pie y de productividad varían entre extremos muy marcados para las diversas especies (Art y Marks, 1971). En los ambientes más severos, las formas arbustivas tienden a dominar sobre las arbóreas y pratenses (Slatyer, 1973).

Arquitectura es el arreglo topológico de los componentes del ecosistema. Se entiende por componente de un ecosistema a las categorías topológicas de ordenamiento de materia y energía en cierto nivel de información o entropía. La arquitectura representa las diversas modalidades que puede tomar una estructura. La integración de los diversos elementos estructurales en magnitudes y ordenamientos definidos constituye la arquitectura de un ecosistema. El comportamiento del ecosistema es la función que representa la reacción de un estímulo al interactuar con su arreglo topológico. Debe hacerse resaltar la naturaleza abstracta del comportamiento, lo cual corresponde a un homomorfismo del proceso real (Nava, Armijo y Gastó, 1976).

La estabilidad y productividad del ecosistema están íntimamente relacionadas con su organización, en cuanto a arquitectura, comportamiento y estímulos. Los factores organizativos se pueden agrupar en tres categorías dentro de la biocenosis (Watt, 1968). En primer lugar se tiene la organización de la cadena trófica donde, en este caso, se considera a la fitocenosis y a la zoocenosis herbívora. En segundo lugar se tiene a la distribución espacial de los elementos que componen la arquitectura. Por último, debe considerarse la organización del sistema en unidades filogenéticas supraspecíficas.

La materia seca por unidad de superficie del ecosistema, multiplicado por el contenido proteico de la materia producida permite calcular la productividad primaria de proteína. Esta productividad puede ser consumida directamente por el hombre o bien por herbívoros de consumo humano. En algunos ecosistemas la proteína producida por los vegetales se extrae por métodos químicos para que luego de ser purificada sea consumida directamente por el hombre.

ARQUITECTURA

Es difícil, determinar con exactitud la arquitectura que debe tener el ecosistema optimizado (Cuadro 1). No es posible diseñarlo a base de simples comparaciones empíricas o analogías de ejemplos de ensayos de terreno. Los diseños de arquitectura que se comparen deben ser el fruto de alocubraciones científicas que conduzcan al diseño de modelos que contengan las estructuras específicas que serán comparadas.

Cuadro 1. Fitomasa en pie seca de cuatro ecosistemas de fisionomías diferentes (Ovington, Heitkamp y Lawrence, 1963).

Estrata	Fisionomía			
	Pradera	Sabana	Bosque de encinos	Maiz
	kg/ha			
Arbórea	0	31.223	163.076	0
Arbustiva	10	41	512	0
Herbácea	449	770	88	5.536
Raíces y tallos subterráneos	4.524	11.789	14.997	550
Total vegetación	5.243	43.829	178.673	6.186
Mantillo	2.788	9.625	36.735	0
Total materia vegetal muerta	2.788	13.650	58.572	0
Total materia vegetal	8.071	57.479	237.245	6.186

La resultante del proceso de diseño fisionómico permite delimitar los atributos fundamentales de la arquitectura de la fitocenosis y que son:

Tejidos y otros componentes activos: fotosintetizador, absorción subterránea y aérea de agua y nutrientes minerales, síntesis de energía y materia.

Tejidos y otros componentes pasivos: vascular, sostén, anclaje, protección y defensa.

Tejidos y otros componentes de cambio de estado: almacenamiento, meristemático.

La eficiencia y éxito de la fitocenosis, considerada desde un punto de vista fisionómico, depende en un alto grado de la organización del mecanismo fotosintetizador. La productividad de la fitocenosis se relaciona con el tamaño y eficiencia del sistema fotosintetizador y con la ubicación de éste respecto al suministro de recursos, especialmente de energía luminosa.

La diferencia en la proporción tallo-hoja es la responsable en un alto grado de las diferencias químicas que se detectan entre ejemplares de árboles y arbustos que se desarrollan en ambientes favorables y desfavorables ya que las hojas contienen una mayor proporción de extracto etéreo, proteína, cenizas, calcio, fósforo y extracto libre de nitrógeno mientras que los tallos contienen mayor proporción de lignina, fibra cruda y celulosa (Cook, 1972).

Los arbustos no son considerados como una buena fuente de energía luego de alcanzar el estado fenológico del fruto. De allí en adelante, en general no logran alcanzar los requerimientos energéticos para los animales en gestación (Cook, 1972).

Los carbohidratos mas simples, al ser translocados a las regiones meristemáticas

tales como los extremos de los tallos en crecimiento se convierten, por medio de un proceso de asimilación, en celulosa, compuestos pécticos y lignina en las nuevas paredes celulares (Kramer y Koslowski, 1960). La proporción de sus componentes le da palatabilidades diferentes a las especies, etapa de desarrollo fenológico y tejido (Slamrouni y Sarson, 1975; Pisano, 1966; Marco, 1973).

La concentración de lignina aumenta a medida que el arbusto madura. Esta porción no digestible está negativamente correlacionada con la digestibilidad de la materia seca y proteína. Aparentemente actúa como una barrera contra los microorganismos que intentan atacar la celulosa en la pared celular y los diversos nutrientes intracelulares (Dietz, 1972).

Las hojas contienen una alta proporción del nitrógeno total de la planta, aunque el floema de los tallos es alto en este elemento. Una alta proporción del nitrógeno en las hojas de los árboles y arbustos se transloca a los tallos durante el otoño previamente a la caída de las hojas. A medida que maduran las hojas, aumenta la proporción de pared celular, lo cual tiende a modificar el contenido aparente de nitrógeno, de manera que la relación entre la edad del tejido y la estación se confunde (Kramer y Koslowski, 1960; Dietz, 1972).

Los horizontes foliáceos superiores se hallan en condiciones de captar una alta proporción de la luz incidente, dejando para los situados en planos inferiores cantidades de energía luminosa cada vez menor, de acuerdo a la ecuación de extinción de la luz definida por la ley de Bouguer (Reifsnnyder y Lull, 1965) que establece que $I_x = I_0 e^{-kx}$ donde k es el coeficiente de absorción, I es el flujo de radiación sobre la vegetación I_0 , e I_x bajo un determinado índice de área foliar I_x . Simultáneamente con fotosintetizar, cada unidad foliar realiza el proceso opuesto de respiración donde se combustiona la energía almacenada.

Los organismos más exitosos son, a menudo, aquellos capaces de localizar su área foliar en los horizontes superiores, donde la intensidad luminosa es mayor. Ello, sin embargo, significa un mayor costo ecológico, pues deben construir una estructura de tejido de sostén y vascular compatible con el peso que deben soportar y con el brazo de palanca originado por este peso al aplicarle fuerzas laterales tales como el viento. El tejido de anclaje y de absorción radical y aérea se halla también relacionado con la fisionomía de los horizontes aéreos. Es por ello que un mayor tamaño de éste ocasiona, también, un mayor costo metabólico con lo cual la productividad neta disminuye (McCree, 1970).

Actualmente, es posible modelar ecosistemas de fisionomías muy diversas y dedicarlos a la producción de alimentos para el ganado o para el hombre o bien a la producción de frutos, tallos, hojas, raíces, corteza, savia u otros productos de consumo humano, además de los otros usos que pueda dársele al sistema de acuerdo al principio de uso múltiple de la tierra (Cliff, 1960; Easman, 1968; McArdle, 1960; Gastó y Gastó, 1970).

La tendencia general silvoagropecuaria se ha dirigido hacia la producción de cultivos, especialmente de especies anuales pioneras. Se ha ignorado, casi completamente, la utilización de bosques y matorrales en la producción de cosechas utilizables como alimento para el hombre o el ganado. Smith (1929), a pesar de la fecha de publicación de su trabajo, realiza un interesante análisis de las posibilidades de producir alimentos para el hombre con cultivos forestales y arbustivos. Además, considera las posibilidades de hacer ganadería bajo tales circunstancias. Llega a la conclusión que en ambientes inestables la producción de cosechas para el hombre debe provenir de fisionomías arbóreas o arbustivas.

INTERFERENCIA INTERESTRATA

Las especies leñosas de las estratas superiores afectan el crecimiento de las herbáceas que crecen bajo ellas. La reducción en la densidad incrementa la productividad de las herbáceas y ello se debe a la reducción de la competencia por agua, luz, nutrientes y posiblemente efectos antagónicos de exudados (Jameson, 1967; Woods, 1961; Perry et al., 1967).

La competencia entre dos estratas superpuestas puede ser analizada siguiéndose el modelo de Grosenbaugh (1965), de acuerdo a lo planteado por Jameson (1967). Aunque el autor sólo se refiere a un caso particular de dos estratas específicas, una arbórea y una herbácea inferior, al hacerle los ajustes pertinentes su planteamiento sería válido para cualquier estructura fitocenótica, donde se presenten dos o más estratas superpuestas, una de las cuales sea dominante y la otra dominada.

Diversos autores han estudiado la competencia interestratas, ajustándose los resultados a funciones matemáticas de naturaleza muy variada (Figura 1). La ecuación más general es probablemente la propuesta por Grosenbaugh (1965), que en términos silvoagropecuarios corresponde a lo siguiente: $y = h - a(1 - e^{-bx})^m$, donde y es la productividad de la estrata herbácea o dominada; x es la cubierta arbórea o arbustiva; h es la asíntota superior de la curva y representa la producción de forraje de la fitocenosis en el ecosistema desprovisto de árboles o arbustos, es decir, en ausencia de la estrata dominante superior; a es igual a $H - A$, donde A es la asíntota inferior; b es una constante que determina la pendiente de la curva y m es el punto de inflexión de la curva sigmoidea descrita por la ecuación (Jameson, 1967).

La capacidad sustentadora se reduce a medida que la densidad del arbusto aumenta. La mínima capacidad sustentadora de la estrata praterense ocurre con la máxima densidad de especies leñosas, circunstancias en que la productividad de la estrata dominada se aproxima a cero. El alimento proveniente de la estrata superior aumenta a medida que su productividad se incrementa. Este aumento no es compensatorio, pues la disminución de la productividad de alimento de la estrata herbácea es superior al aumento de la productividad de forraje de la estrata arbórea o arbustiva. Aunque todas las sinusias dominadas por el árbol disminuyen al aumentar la cubierta de la copa, las gramíneas son más afectadas que las hierbas y arbustos (Pase, 1956).

El contenido de fitomasa en pie está relacionado con la ubicación del tejido foliar, de la competencia interestrata y de la magnitud y ubicación de los órganos de reserva y de rebrote. Las poblaciones cuyos ejemplares alcanzan mayores estaturas pueden localizar su follaje en los horizontes superiores, los cuales reciben directamente la radiación luminosa. El costo ecológico de construcción y de mantención de estas estructuras de sostén es, a menudo, elevado dada la alta fitomasa que contiene, pero puede también ser utilizado como órganos de almacenamiento de la productividad neta. Ello redundaría en una concentración de la energía cosechada y por ende, de la densidad calórica de la cosecha, por lo cual la frecuencia de cosecha se reduce y el costo ecológico de cosecha disminuye, tal como ocurre con los árboles maderables. Para cada ecosistema debe calcularse la cantidad de fitomasa en pie y su distribución en las diversas estratas.

Las fitocenosis que se programan con el objeto de ser sometidas a una alta frecuencia de cosecha, tal como ocurre con los pastizales de plantas herbáceas no necesitan disponer de órganos desarrollados de almacenamiento de su productividad neta ya que a medida que se logra la productividad, es utilizada en la

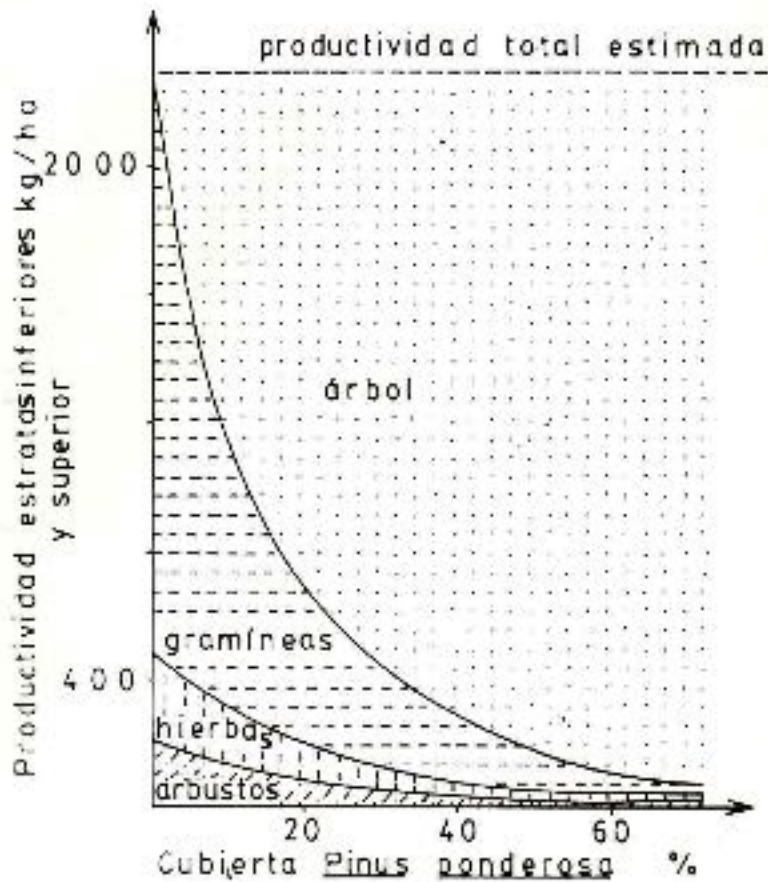
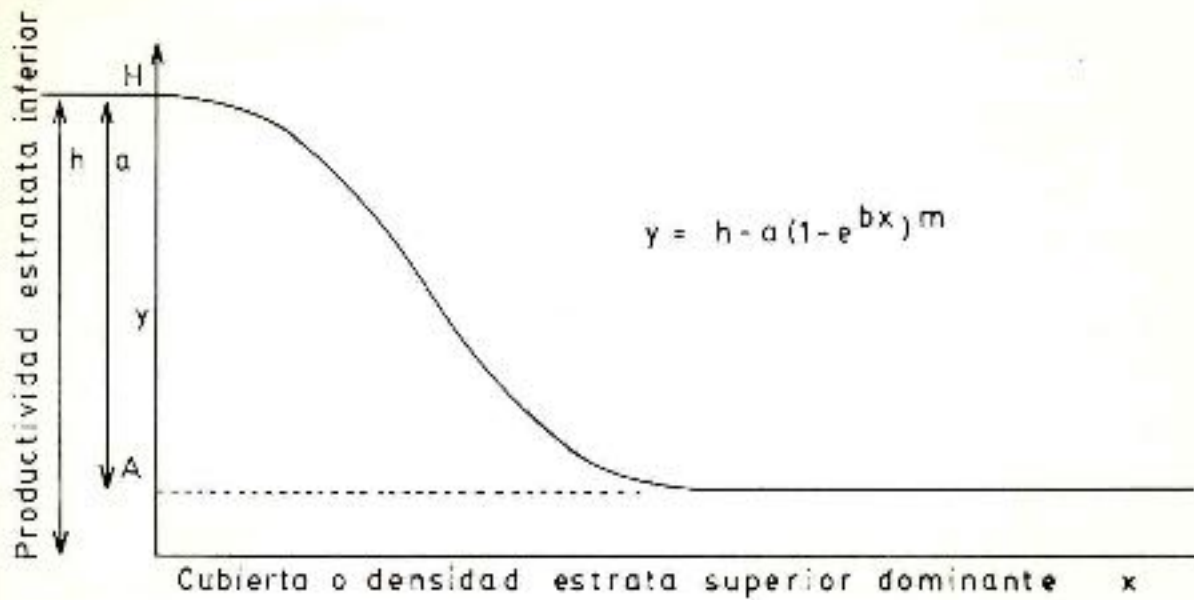


Figura 1. Relación general de interferencia interestrata entre la productividad del horizonte inferior o dominado (y) y la cubierta leñosa superior (x) según el modelo de Trosencaugh, 1965, (grafico superior). En el gráfico inferior se da un ejemplo aplicado de lo mismo según Pase (1958), modificado.

elaboración de nuevo tejido foliar, el cual es consumido en tasas similares a las de su productividad. En cultivos anuales, la productividad a menudo se almacena en el grano, por lo cual se trata de minimizar el tejido de sostén para canalizar así la productividad al grano. Cualquiera que sea la fisionomía que se diseñe, la particionalidad del tejido vegetal debe ser una consideración de primer orden.

Las características del sitio son importantes debido a que indirectamente afectan el valor nutritivo de la fanerofita (Cook y Harris, 1950). El sitio también afecta indirectamente la composición química de la planta y de sus partes a través del desarrollo efáxico y de la planta, escurrimiento de agua, intensidad de sombra y otros factores ambientales (Cook, 1972).

ESTABILIDAD ECOSISTEMICA

La noción de diversidad en ecología tiene sus raíces en la riqueza de especies y variedades de la biocenosis y depende de la capacidad de discriminar entre individuos, especies, genotipos, clases de DNA, sinusias y otras (Margalef, 1969). La diversidad de una comunidad es proporcional a la biomasa dividido por la productividad (Watt, 1973). Información ha sido definido en ecología como el cociente de las probabilidades.

La información y la diversidad de un ecosistema, al menos desde un punto de vista práctico deben ser consideradas como iguales. La inclusión de estratas arbóreas y arbustivas constituye una fuente importante de aumento de la diversidad del sistema. El grado de diversidad del sistema está íntimamente relacionado con su estabilidad y productividad. La ley de Elton establece que la estabilidad del sistema aumenta al incrementarse su diversidad (Elton, 1958). La productividad en cambio, disminuye (Margalef, 1969).

Las comunidades naturales presentan una marcada tendencia hacia la heterogeneidad de especies y estratas. Aún cuando el ambiente original tenga cierto grado de homogeneidad, la incorporación de organismos lo diversifica en cuanto a variedad de microhabitats y nichos. La acción de los organismos sobre el medio es una de las causas principales de la generación de heterogeneidad, lo cual crea nuevos habitats y nichos que pueden ser ocupados por organismos adaptados a ellos (Slater, 1973). La especialización de variedades y especies para ocupar habitats restringidos dentro de ciertos límites y a desempeñar funciones determinadas trae como consecuencia una diversificación de la comunidad. El equilibrio biocénico es posible debido a la división especializada del trabajo que permite que los organismos de diversas especies ocupen nichos y habitats diferentes no compitan entre sí (Elton, 1946).

Los sistemas incoherentemente organizados o inestables se modifican o destruyen fácilmente; sólo perduran los coherentemente organizados o estables. La selección en favor de una organización coherente aporta información al sistema al nivel de desarrollo mas bien que genético (Wilson, 1968). En la naturaleza, los sistemas mas diversificados son a menudo mas estables (Margalef, 1969). La selección natural o el mecanismo de selección de orden desde el orden opera aumentando la cantidad de información hasta alcanzar un límite. La reunión de componentes diversos en un sistema puede tener variados significados, pues puede tratarse de comunidades bien organizadas, capaces de autopropetarse en el sistema ecológico o de una simple unión casual de organismos (Margalef, 1969).

La única fuente de estabilidad del sistema no radica en la diversidad. La fitomasa en pie afecta el balance hídrico y la resistencia de las partículas a ser

Cuadro 2. Biomasa, producción anual de mantillo y retorno de cenizas y nitrógeno en algunos de los principales tipos vegetacionales, según Rodin y Basilevich (1965) adaptado por Charley (1972).

Atributo	Tipo vegetacional							
	Tundra arbus- tiva	Bosques de pinos de la Taiga del SWR	Bosques de <u>Fagus</u>	Estepa vegosa	Desierto semiar- bustivo	Desierto de Solonstack	Comunidades de Algas Takyr Tropical	
Elementos minerales en la fitomasa (g/m ²)	90	188	420	118	18	14	0,65	1,108
Elementos minerales en el mantillo produ- cido (g/m ²)	11	5,8	35	68	5,9	8,4	0,65	154
Elementos minerales en el piso de la co- munidad (g/m ²)	420	173	100	80	---	---	---	18
Elementos minerales principales en el mantillo producido	N, (K, Mn)	N, Ca, K	Ca, N, Si (Al)	Si, Na, Ca (K)	N, Ca, K (Na, Cl)	Cl, Na, N (S, Mg)	N, Si, Cl (Ca)	Si, N, Ca (Al, Fe, S, Mn)
Concentración media de N en el mantillo (%)	2,1	0,3	0,9	1,2	1,5	2,8	1,4	1,0
N en la biomasa (g/m ²)	48	66	161	27	6,1	3,1	0,15	294
N retornado en el man- tillo producido (g/m ²)	5,1	1,6	8,2	16	1,8	1,4	0,15	26
N en el mantillo como % del N en la biomasa	11	2	5	60	30	45	100	9

arrastradas por el agua. Los ciclos biogeoquímicos, al aumentar la fitomasa en pie logran hacerse mas cerrados con lo cual la productividad tiende a aumentar. A medida que el mantillo se incrementa juega un papel mas importante en la regulación de la productividad, todo lo cual está estrechamente relacionado con los mecanismos cibernéticos del sistema (Cuadro 2). A menudo, la productividad de los ecosistemas práticos desprovistos de estratas de fanerófitas es considerablemente inferior a su potencial, en presencia de esas estratas (Olivares y Gastó, 1971; Contreras y Gastó, 1978).

Los árboles y arbustos juegan un papel importante en los ciclos biogeoquímicos. Charley (1972) presenta un modelo funcional donde relaciona la fitomasa, producción de mantillo, mineralización del nitrógeno y crecimiento en las fitocenosis dominadas por especies leñosas. La información por él presentada hace resaltar el hecho que las precipitaciones pequeñas mineralizan nitrógeno, el cual puede ser utilizado para el crecimiento cuando se presentan mejores condiciones ambientales en el medio edáfico. Además, la distribución espacial de los nutrientes también varía. El nivel de nitrógeno en el suelo es mas crítico para la productividad del arbusto que cualquier otro factor, excepto el agua (McKell, 1975).

COMPONENTES ANATÓMICOS

Según sea el objetivo de la fitocenosis debe ser el grado de desarrollo que tenga el tejido foliar, de sostén y de reproducción (Cuadro 3). Cuando el objetivo principal es la producción de madera, debe diseñarse arquitecturas donde se maximice el desarrollo del tejido de sostén, especialmente el tronco del árbol o arbusto. El tejido foliar en este caso, es sólo el productor de la materia orgánica que debe transformarse en tejido de sostén. El diseño de fitocenosis productoras de tejido de sostén pretende ubicar los horizontes foliares a una altura considerable, tratando de interceptar la totalidad de la luz en las copas elevadas. De esta manera se logra inhibir el desarrollo exagerado de las ramas laterales con lo que se mejora la calidad de la madera aserrable, simultáneamente con inhibir el desarrollo de las estratas inferiores de vegetación.

Cuadro 3. Características de la productividad por unidad de superficie, en ecosistemas de *Cupatia streptacantha* en comunidades que presentan una alta densidad de plantas en Peñón Blanco, Salinas, San Luis Potosí, México (Lopez et al., 1977).

Rubro	Cantidad
Tuna descortezada (kg/ha)	2,557
Semilla (kg/ha)	255
Aceite (kg/ha)	27,8
Queso de tuna (kg/ha)	232,5

En fitocenosis productoras de granos y frutos, en cambio, la función del follaje es fotosintetizar los carbohidratos que luego se almacenan y utilizan en los órganos correspondientes (Cuadro 4). El exeso de productividad neta se acumula en los frutos, en lugar de invertirse en la producción de nuevo follaje o de tejido de sostén. En fitocenosis cuyo objetivo principal es la producción de follaje, como por ejemplo en pastizales se minimiza el desarrollo del tejido de sostén y de producción de frutos. La mayor proporción de proteína y energía digestible se localiza en el follaje (Marco, 1973) y en ello reside su importancia en los sistemas productores de alimento. Al contrario de lo que ocurre con las fitocenosis productoras de tejido de sostén y de frutos, donde el costo de mantención de estos tejidos es relativamente bajo, el desarrollo exagerado del follaje afecta la productividad neta pues las pérdidas por respiración de este tejido en creci-

niento es mayor que en los casos anteriores. Las fitocenosis más evolucionadas y construídas con este objetivo pueden traspasar el índice de área foliar óptimo, produciéndose un exceso de follaje que puede ser contraproducente, en términos de productividad neta. Las hojas son siempre más nutritivas que los tallos, conteniendo mayor proporción de proteína, grasa, nutrientes digestibles, fósforo y menor de fibra siendo su valor comparable al de la alfalfa (Chatterton y Goodin, 1971). Es por ello, que en estos casos, es de primordial importancia la regulación del índice de área foliar.

Cuadro 4. Composición bromatológica de las diversas partes del tamarugo (*Prosopis tamarugo*) según Gonzalez y Haart (1966) y proporción de nutrientes digestibles según Lanino (1966).

Componente de la planta	Proteína		Fibra		Extracto etéreo		Extracto no nitrogenado		Cenizas
	cruda	digestible	cruda	digestible	total	digestible	total	digestible	
Fruto completo	13,3	6,1	30,2	16,2	1,4	0,8	60,8	35,7	6,4
Semillas	27,3	---	10,8	---	5,3	---	50,8	---	6,1
Hojas sin raquis	13,5	---	9,9	---	1,7	---	52,6	---	22,2
Raquis de hojas	11,3	---	16,0	---	1,8	---	50,7	---	20,3
Hoja completa	---	1,3	---	2,7	---	0,9	---	17,4	---

DENSIDAD POBLACIONAL

El perfil vegetacional y los componentes de la fitocenosis puede lograrse con las técnicas empleados por Monsi y Saeki (1953) Shinozaki et al., 1964 y Gastó y Olivares (1978). La densidad de plantas afecta la proporción de los diversos componentes de la productividad y de la productividad total (Bleasdale y Welder, 1968; Luncan, 1958; Alías y Ramirez, 1973; Farazdagi y Harris, 1968; Holliday, 1968; Kira, Ogawa y Shinozaki, 1953; Palablan, 1968; Alley y Heath, 1969). Este factor opera en cuanto al espacio disponible y al tiempo que debe transcurrir entre cosechas. Por esta razón, es indispensable determinar la densidad óptima de plantas (Figuras 2 y 3) y el momento más adecuado para utilizarlas.

El problema de la determinación de la densidad óptima de plantas es de mayor importancia en comunidades biestratificadas, donde la estrata superior está constituida por especies arbóreas o arbustivas. Una vez determinada la densidad óptima de plantas en la estrata superior, es necesario lograr esa densidad ya sea, regulando la natalidad a través de siembra directa o manejando la población. Es posible, también, regular natural o artificialmente la mortalidad de plantas y manejarla de acuerdo a los objetivos y atributos que deba tener el ecosistema. Aun cuando el problema de la regulación de la densidad está lejos de ser resuelto, existe información que indica que se puede lograr una densidad óptima a través de la natalidad y mortalidad natural, al aplicar ciertas normas de manejo y utilización del pastizal.

VARIACIONES ESTACIONALES

Las variaciones estacionales del peso medio individual corresponden a las de una función sigmoidea. Las densidades intermedias crecen a través del año más rápido que las densidades más bajas o excesivamente altas. Las tasas de crecimiento varían en función de la densidad poblacional. En densidades elevadas, el crecimiento tiende a estabilizarse al aproximarse al verano, no ocurriendo lo mismo en densidades bajas, lo que supuestamente se debe a que en el primer caso los ejemplares completan su ciclo con mayor precocidad (Figura 4).

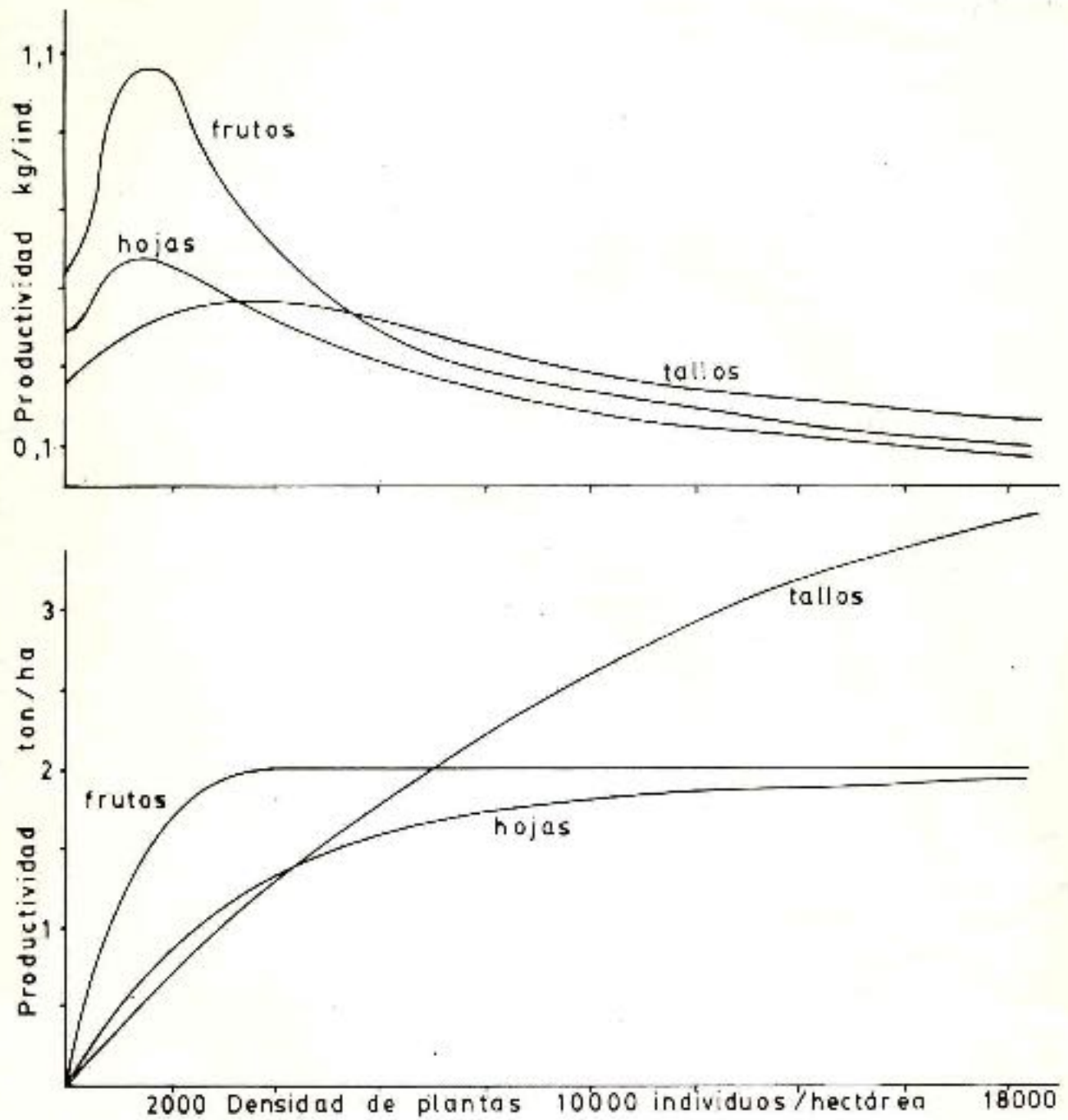


Figura 2. Componentes de la productividad individual y poblacional de *Atriplex repanda* de 18 meses de edad en la región de clima mediterráneo Chile central, con una precipitación promedio de 296 mm (Gastó y Contreras, 1976).

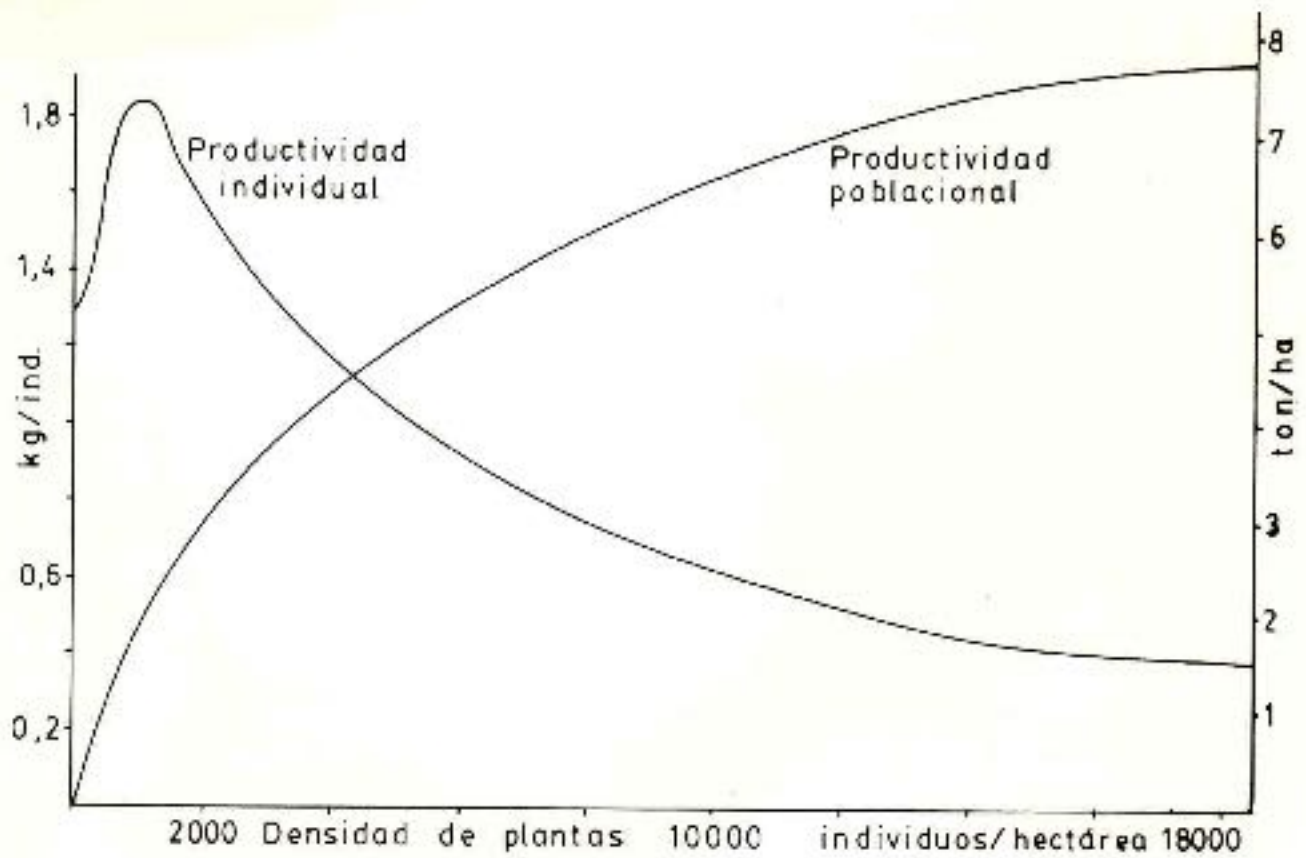


Figura 3. Relación entre la densidad poblacional de *Atriplex repanda* y su productividad individual y poblacional en una pradera de 13 meses de edad, en la región de clima mediterráneo de Chile central, con una precipitación media de 296 mm (Gastó y Contreras, 1977).

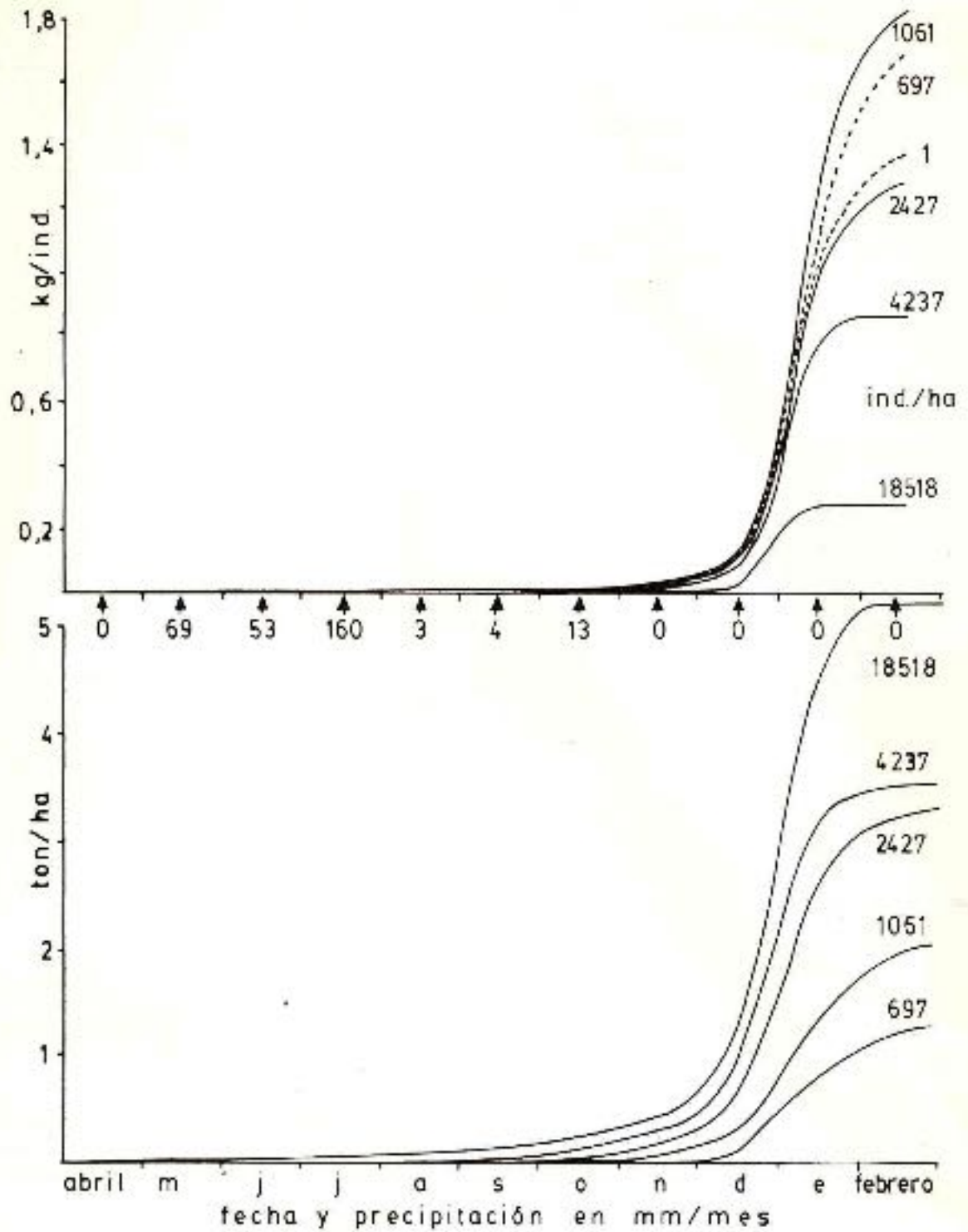


Figura 7. Variación estacional de la fitomasa en pie de acuerdo a la densidad de plantas en una pradera de *Atriplex repanda* en la región de clima mediterráneo de Chile central con una precipitación media de 295 mm (Zañiga, 1972). Se indica la precipitación mensual registrada durante la temporada.

Los cambios fenológicos del tejido afectan la digestibilidad de las especies leñosas a través del año, debido a que el tejido recientemente formado es más digestible que los maduros. Los factores metabólicos, genéticos y ambientales influyen su contenido de nutrientes y la estructura de la pared celular. Al reducir el contenido de nutrientes o cuando los componentes de la pared celular aumentan la digestibilidad aparente del tejido se reduce (Short, Blair y Burkart, 1972).

La tasa de crecimiento relativo individual se mantiene casi constante en el período invernal comenzando a crecer moderadamente hacia fines de primavera, siendo mayor su crecimiento a comienzos de verano, para luego estabilizarse. La tasa de crecimiento de los componentes de productividad de la planta (Zuñiga, 1973), y su composición química, especialmente su contenido proteico (Chatterton y Godin, 1971), varía a través del año. En las densidades altas tiende a decrecer más rápido durante el verano que en las intermedias y bajas. La calidad nutritiva de los brotes y frutos de arbustos varía con su estado de crecimiento (Blair y Halls, 1966).

Los arbustos constituyen buenas fuentes de proteína digestible durante la mayor parte del período de crecimiento activo e incluso luego de alcanzar su madurez total continúan satisfaciendo los requerimientos de gestación (Cook, 1972).

La tasa de asimilación neta de las plantas es baja cuando se trata de densidades poblacionales elevadas, pero aumenta a medida que la densidad de plantas disminuye. Los valores mayores corresponden a densidades intermedias y se alcanzan a fines de primavera y comienzos de verano. A pesar que los índices de área foliar son mayores en densidades altas, los valores calculados de la tasa de asimilación neta en estas densidades son más bajos, lo cual se debe a la mayor productividad de los ejemplares establecidos en densidades intermedias.

La digestibilidad de la proteína puede variar desde 70 % al inicio de la estación de crecimiento a cifras tan bajas como 10 ó 15 % en los estados quiescentes. Por lo tanto, parece más lógico evaluar la dieta de los animales de pastoreo sobre una base de la proteína digestible más bien que de su proteína total, a menos que los estándares consideren la alta variabilidad en la digestibilidad de la proteína al madurar la planta (Cook, 1972).

En el estudio Zuñiga (1973), la productividad poblacional fue siempre mayor en densidades altas y menor a medida que se redujeron las densidades, lo cual concuerda con la hipótesis de Holliday (1960). Al comparar el crecimiento inicial de las estratas superiores e inferiores en las diferentes densidades se prueba que es mayor en las más altas, lo cual se puede deber a la existencia de un hábitat más favorable para el desarrollo inicial, que el que existe en densidades bajas, especialmente en lo que se refiere a los ciclos biogeoquímicos (Charley, 1972).

COMPARACION DE ARQUITECTURAS

En ciertos ambientes, originalmente cubiertos de matorral denso o de bosques, la destrucción de la vegetación original y su reemplazo por praderas de plantas hemicriptófitas o terófitas, viene acompañado de una reducción de la productividad del sistema. La reducción de la fitomasa en pie, además de provocar una disminución de la estabilidad del sistema, hace que los ciclos biogeoquímicos, originalmente cerrados, se transformen en abiertos (Margalef, 1974 y Odum, 1969) con lo cual el balance de nutrientes inorgánicos del sistema disminuye su eficiencia (Godin y Basilevich, 1965). Las especies herbáceas, además, son de

período de crecimiento más reducido, lo cual contribuye también a una baja en la productividad del sistema.

El aumento de la fitomasa en pie tiene, sin embargo, un efecto negativo, cual es que su costo metabólico de mantención se eleva en proporción a la fitomasa (McCree, 1970; Slatyer, 1973). Desde este punto de vista sería preferible desarrollar fitocenosis de baja fitomasa en pie que proporcionalmente son más productivas, pues su gasto por concepto de respiración total del sistema es menor. En medios abióticos estables es factible desarrollar ecosistemas cuya fitomasa sea reducida, sin incurrir en una desestabilización del sistema. En ambientes abióticos inestables, tal como ocurre en suelos con pendientes elevadas o en medios áridos en general, es necesario contar con fitomasas elevadas, que aunque incrementan los requerimientos metabólicos de mantención de la fitocenosis mejoran la estabilidad y los ciclos biogeoquímicos, dando como consecuencia un balance neto más positivo (Charley, 1972; Arts y Marks, 1971).

Por las razones expuestas en los párrafos anteriores se desprende que, en los ecosistemas naturales que se desarrollan en ambientes característicos de bosques y matorrales, la fisionomía de pradera herbácea no logra aumentar su productividad sobre ciertos límites, al elevar el suministro de nutrientes minerales y la precipitación (Slatyer, 1973). El incremento de la fitomasa en pie, al transformar la fisionomía herbácea en una de matorral, boscosa o de sabana viene acompañado de aumentos en la productividad que sobrepasan los que se logran al mejorar el funcionamiento del ecosistema al elevar el nivel de aporte de estímulos. El mejoramiento de la fitocenosis alcanzado con un incremento de su fitomasa es, bajo tales circunstancias, uno de los mecanismos que mayor incidencia tiene en relación al incremento de la productividad. En el estudio de Contreras y Gastó (1978) se vió que la productividad de la pradera anual residente o la resemebrada, elevan su productividad bajo la acción del fertilizante, pero su incremento es menor que cuando se eleva su fitomasa a través de la inclusión de una estrata arbustiva (Cuadro 5). En las praderas no fertilizadas, la productividad de la estrata de terófitas es levemente superior en la pradera biestratificada que en la monoestratificada. La fertilización nitrogenada y fosforada de la pradera magnifica aún más esta diferencia.

Cuadro 5. Productividad media de diversas arquitecturas de pradera en la región mediterránea de Chile central, con una precipitación promedio a 296 mm y sometida a dos regímenes de fertilización (Contreras y Gastó, 1978).

Arquitectura fitocenosis	Fertilización	
	K_2O	N_5, P_{100}
	----- kg/ha -----	
Pradera anual residente	1268	1776
Pradera anual resemebrada	1746	2497
Pradera arbustiva biestratificada	3546	4285
Estrata arbustiva	2036	2267
Estrata terófitas residentes	1508	2018

EXTRACTOS PROTEICOS

Las técnicas de obtención de concentrados proteicos de hojas han sido estudiados intensamente durante las últimas décadas (Morrison et al., 1961; Pirie, 1966 y 1975 y Chayen et al., 1961). La extracción de proteínas de árboles y arbustos depende de diferentes factores entre los que sobresalen la especie, variedad, edad de la planta, estado fenológico, capacidad de recuperación al corte, por-

centaje de hojas, tallos y frutos y del proceso químico de extracción.

Los extractos de proteína soluble de hojas de Atriplex nummularia y A. repanda corresponden, según los estudios de Silva y Pereira (1976) respectivamente a 26,6 % y 19,6 % del total de proteína presente en las hojas. Los análisis de aminoácidos de las fracciones proteicas obtenidas, muestran una composición aminoacídica equilibrada con excepción de metionina que se encuentra en el límite inferior. El contenido de Lys y Met depende del estado fenológico de la planta (Ferrer et al., 1977). Los concentrados proteicos se presentan como suplementos valiosos para otros alimentos pobres en Lys o en otros aminoácidos esenciales (Silva y Pereira, 1976).

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Allesch L., R. Algunos resultados de las experiencias agrícolas y ganadero-forestales realizadas en el norte árido chileno, Pampa del Tamarugal. Tesis. Univ. Católica de Valparaíso, Chile.
1966
- Art, H.W. y P.L. Marks. A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. En: Forest biomass studies. XV IUFRO Congr. Univ. Florida, Gainesville, Florida.
1971
- Becht, G. Systems theory. The key to holism and reductionism. BioScience 24: 569-579.
1974
- Elair, R.M. y L.K. Halls. Growth and forage quality of four southern browse species. Southeastern Assoc. Game and Fish. Comm., 21th Annu. Conf. Proc. 1967: 57-62.
1968
- Bleasdale, J.K. y J.A. Nelder. Plant population and crop yield. Nature 188: 342.
1960
- Cliff, E.P. Multiple use management in the national forests of the United States. Proc. Fifth World Forestry Congress: 173-181.
1960
- Contreras T., D. y J. Gastó C. Alternativas fisionómicas y sucesionales de la fitocenosis mediterránea (En prensa).
1978
- Cook, C.W. Comparative nutritive values of forbs, grasses and shrubs. En: McKell, C.M. et al., (ed.) Wildland shrubs. Their biology and utilization. Intermountain Forest and Range Exper. Sta. USDA Forest Service. General Tech. Report INT-1.
1972
- Cook, C.W. y L.E. Harris. The nutritive value of range forage as affected by vegetation type, site and stage of maturity. Utah Agr. Exper. Sta. Bull. 344. 45p.
1950
- Charley, J.L. The role of shrubs in nutrient cycling. En: McKell, C.M. et al., (eds.) Wildland shrubs. Their biology and utilization. USDA Forest Service. General Technical Report INT-1. 182-203p.
1972
- Chatterton, M.J. y Goodin, J.R. Monthly variation in the chemical composition of desert saltbush seed. J. Range Manage. 20: 37-40.
1971
- Dasman, R.F. Environmental conservation. John Willey & Sons. N.Y. 375p.
1968
- Diets, D.R. Nutritive value of shrubs. En: McKell, C.M. et al., (eds.) Wildland shrubs. Their biology and utilization. USDA Forest Service General Technical Report INT-1. Ogden, Utah.
1972
- Distefano, J.J., A.R. Stebberud e I.J. Williams. Feedback and control systems. 1967
Sham Publishing Co. N.Y.
- Duncan, W.G. The relationship between corn population and yield. Agron. J. 50: 82-84.
1958
- Elhamrouni, A. y M. Sarson. Appétabilité de certains Atriplex spontanés introduits en Tunisie. Inst. Nat. Recherches Forestiers. Note de Recherche 8. Min. Agric. Tunisie. 10p.
1975

- Elías C., E. y J.M. Ramirez D. Influencia de diferentes densidades de plantación en el rendimiento de naranjo cultivar Valencia en Nuevo León. *Agric. Tec. México* 3:223-232. 1973
- Elton, C. 1946. Competition and structure of ecological communities. *J. Animal Ecol.* 15:54-68.
- Elton, C.A. The ecology of invasion by animals and plants. Methuen, London. 1958
- Etienne, M. Bases phyto-ecologique du développement des ressources pastorales en Corse. Tesis, Doctor Ing. en Ecología. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc. Acad. Montpellier. 210p. 1977
- FAC-BID. Informe sobre el proyecto de plantaciones de tamarugo y explotación ganadera en el Norte Grande. Informe I/70 Ch I b. 10 de Abril, 1970. 252p. 1970
- Varezdashi, H. y F.M. Harris. Plant competition and crop yield. *Nature* 217: 289-290. 1968
- Ferrer, I., E. Silva y R. Harriga. Evolución de la distribución proteica en una especie con mecanismo de fotosíntesis C⁴; *Atriplex repanda*, IX Jornadas Chilenas de Química. Soc. Chilena de Química y Univ. de Chile. Jahuel, Nov., 1977. 35p. 1977
- Gastó C., J. y J. Gastó C. Uso de la tierra. *El Campesino*. Abril; 3^a-50. 1970 Santiago, Chile.
- Gastó C., J. y A. Olivares E. Análisis cuantitativo de la arquitectura de *Atriplex repanda* (En prensa). 1978
- Gastó C., J. y D. Contreras T. Análisis del potencial pratense de fanerófitas y caméfitas en regiones mediterráneas de pluviometría limitada. Univ. Chile. *Est. Exp. Agron. Bol. Tec.* 33:30-61. Santiago. 1972
- Gastó C., J. y D. Contreras T. Interferencia intraespecífica de *Atriplex repanda* en el secano mediterráneo de Chile. Univ. Chile. *Fac. Agron. Bol. Tec.* 41:3-13. Santiago. 1976
- Gastó C., J., R. Nava T. y R. Armijo T. El ecosistema silvoagropecuario. Estructuración y atributos. Univ. Autón. Agraria Antonio Narro. Monog. Técnico-Científicas 2:120-249. Saltillo, México. 1976
- Gonzalez, N. y E. Haart. Informe interno. Univ. Chile. Esc. Medicina Veterinaria. 1966
- Grosenbaugh, L.R. Generalization and reparameterization of some sigmoid and other non linear functions. *Biometrics* 21:702-714. 1965
- Hirsh, P., R. Cañas, J. Escudrán y E. Lacher. Alimentos chilenos para uso pecuario. Contenido en nutrientes brutos digeribles y metabolizables para distintas especies. *Ciencia e Investigación Agraria* 3:3-26. Santiago. 1976
- Holliday, R. Plant population and crop yield. Part I. *Field Crop Abstracts* 13:159-167. 1960

- Holliday, R. Plant population and crop yield. Part II. Field Crop Abstracts 1960 13:247-254.
- Jameson, D.A. The relationship of tree overstory and herbaceous understory vegetation. J. Range Manage. 20:247-249.
- Kira T., H. Ogawa y N. Shinozaki. Intraspecific competition among higher plants. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D 4:1-16.
- Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski. Physiology of trees. 642p. McGraw-Hill. N.Y. 1960
- Lamagdelaine, L. Antecedentes sobre forestación y ganadería en la Pampa del Tamarugal y en el Altiplano de Tarapacá. Univ. Chile. Dto. Ciencias Sociales. Iquique, Chile.
- Lanino, I. Comparación de tres razas ovinas alimentadas con tamarugo. Tesis. 1966 Ing. Agrónomo. Univ. Chile, Fac. Agron. Santiago.
- Le Houerou, H.N. Africa. The mediterranean region. En: McKell, C.M. et al., (eds.) Wildland shrubs. Their biology and utilization. U.S.D.A. Forest Service. General Technical Report INT-1. 26-36p.
- López, J., J. Gastó C., R. Nava C. y J. Medina T. Ecosistema Opuntia streptacantha Lemaire. Monografía Técnico-Científica 3:29^a-3^a5. Univ. Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, México.
- Marco, O.E. di. Consumo y preferencia ovina estacional al aumentar la intensidad de pastoreo de un bioma biestratificado con Atriplex repanda. Tesis M.S. Univ. Chile, Fac. Agronomía. 69p.
- Margalef, R. Diversity and stability; a practical proposal and a model of interdependence. Brookhaven. Eump. Biol, 22:25-37.
- Margalef, R. Ecología. Omega. Barcelona. 95lp. 1974
- McArdle, R.E. El concepto de uso multiple de los bosques y tierras forestales. Su valor y limitaciones. Proc. Fifth World Forestry Congress:149-152. 1960
- McCree, K.J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. En: Prediction and measurements of photosynthetic productivity. Proc. IEP/PP. Tech. Meeting. Trebon. Sept. 1969;221-229.
- McKell, C.M. et al. (eds). Wildland shrubs. Their biology and utilization. 1972 USDA Forest Service General Tec. Rep. INT-1. Logan, Utah, EE. UU.
- McKell, C.M. Shrubs and forbs for improvement of rangelands. En: R.S. Campbell y C.H. Herbel. Improved range plants. Soc. Range Manage. Range Symposium Series 1:62-75. 1975
- Nava C., R., R. Armijo T. y J. Gastó C. Ecosistema. La unidad de la naturaleza y el hombre. Libro en prensa. 1978
- Odum, E.T. The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270. 1969

- Odua, E.P. Ecosystem theory in relation to man. En: J.A. Wiens (ed). Ecosystem structure and function. Oregon State Univ. Press:11-24.
1972
- Olivares E., A. y J. Gastó C. Comunidades de terófitas en subseres postaradura y en exclusión en la estepa de Acacia caven (Hol.) Hook et Arn. Fac. Agron. Univ. Chile. Bol. Tec. 3^a;3-24. Santiago.
1971
- Osandón E., O. Revaloración de la Pampa del Tamarugal. La asociación tamarugo-ganado ovino, Centro Experimental Canchones. Simposio Desiertos Costeros. IGU-UNESCO. Lima, Perú.
1967
- Ovington, J.D., D. Heitkamp y D.B. Lawrence. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in central Minnesota. Ecol. 44:52-63.
1963
- Palmbiad, I.G. Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. Ecol. 46:26-54.
1968
- Pase, C.P. Herbage production and composition under immature ponderosa pine stands in the Black Hills. J. Range Manage. 11:238-243.
1958
- Perry, C.A., C.M. McKell, J.R. Goodin y T.M. Little. Chemical control of an old stand of chaparral to increase range productivity. J. Range Manage. 20:166-169.
1967
- Pisano V., E. Palatabilidad de especies forrajeras nativas probadas con ovinos. Agric. Tec. Chile 26:6-16.
1966
- Plummer, A.P., D.R. Christensen y S.B. Monsen. Restoring big game range in Utah. Utah Div. Fish and Game Pub. 68-3. 183p.
1968
- Reifsnnyder, W.E. y H.W. Lull. Radiant energy in relation to forests. U.S. Dept. Agric. Forest Service. Tech. Bul. 1344. 111p.
1965
- Reynolds, H.G. y F.H. Tshirley. Mesquite control on southwestern rangelands. U.S. Dept. Agric. Leaf. 421. 8p.
1963
- Rodin, L.W. y N.I. Basilevich. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. G.E. Fogg (ed.) Scripta Technica Ltd. Trans. 288p. Oliver y Boyd. Londres.
1965
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi y T. Kira. A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. Japanese Jour. Ecol. 14:97-105.
1964
- Short, H.L., R.M. Blair y L. Burkart. Factors affecting nutritive values. En: C.M. McKell et al., (eds). Wildland shrubs. Their biology and utilization. Intermountain Forest and Range Exper. Sta. USDA Forest Service. Gen. Tech. Report INT-1.
1972
- Silva S., E. y C. Pereira Ch. Concentrados proteicos de hojas de Atriplex nummularia. Ciencia e Investigación Agraria 3:153-157. Santiago.
1976
- Silva S., E. y C. Pereira Ch. Aislación y composición de las proteínas de hojas de Atriplex nummularia y Atriplex repanda. Ciencia e Investigación Agraria 3:169-174. Santiago.
1976