

Supplementary Material

Phenotypic variation of Kikuyu grass (*Cenchrus clandestinus*) across livestock production farms in Colombian highlands is explained by management and environment rather than genetic diversity

Javier Castillo Sierra^{A,}, Ivania Cerón-Souza^A, Yesid Avellaneda Avellaneda^A, Edgar Augusto Mancipe Muñoz^A, and Juan de Jesús Vargas Martínez^A*

^ACorporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), C.I. Tibaitatá, Km 14 Vía Bogotá-Mosquera, Cundinamarca, Colombia.

*Correspondence to: Javier Castillo Sierra Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), C.I. Tibaitatá, Km 14 Vía Bogotá-Mosquera, Cundinamarca, Colombia Email: jcastillos@agrosavia.co

Table S1. Sampling collection of Kikuyu grass by six departments and three high-altitude range. The total suitable area for Kikuyu grass corresponds to 100%. Thus, the sampling distribution was proportional to the relative Kikuyu grass area within each department.

Department	Total department area (ha)	Suitable land area for Kikuyu grass (ha)	Altitude range (m a.s.l.)									Total samples by department
			1700 – 2300			2301 – 2700			2701 – 3200			
			Predicted area (ha)	Area (%)	Number of samples collected	Predicted area (ha)	Area (%)	Number of samples collected	Predicted area (ha)	Area (%)	Number of samples collected	
Antioquia	6,291,503	1,439,070	845,922	16	10	467,964	9	19	125,184	2	5	34
Boyacá	2,314,978	1,059,549	351,063	6	8	387,693	7	12	320,793	6	8	28
Cundinamarca	2,398,386	970,268	262,096	5	6	416,657	8	15	291,515	5	6	27
Nariño	3,097,916	680,284	310,844	6	9	187,071	3	6	182,369	3	7	22
Santander	3,055,841	738,146	446,993	8	9	191,740	4	8	99,413	2	3	20
Tolima	2,414,874	553,352	270,500	5	5	169,537	3	7	113,316	2	3	15
Total	19,573,498	5,440,669	2,487,418	46	47	1,820,662	33	67	1,132,589	21	32	146

Table S2. Pasture/productive system management questions for farmers. Nine of the questions were qualitative and had multiple choice with a single selection. The other four questions were quantitative with open responses.

Type of variable	Variable	Question	Possible responses with a single choice (Acronym in parenthesis used in Figure 3)
Qualitative and categorical	Productive system	What is the farm's productive system?	Dairy (DPS), dual-purpose: milk and beef (UPS), and Beef cattle (BPS)
	Kikuyu grass conditions	What is the condition of Kikuyu grass area during the last 45 days based on the color and height?	Bad, yellow color and height < 20 cm (BKC), Good, green color and height > 30 cm (GKC), Moderate, lemon-green color and height between 20 to 30 cm (MKC).
	Grazing system	What type of grazing system do you use?	Continuous stocking, when the animals graze for a prolonged period in a unique area (CGS), Constrained, when the animals are threatened, and grazing is limited (i.e., some smallholders keep their animals in a tethering system. The animal is tied or tethered to a peg, to control grazing) (LGS). Rotational stocking, when the animals graze according to the growth of the pasture in an area of the farm that is divided into paddocks (RGS).
	Frost damage on Kikuyu grass	Does the presence of frost affect Kikuyu grass in your farm?	No frost damage (NFD), frost damage (YFD).
	Pasture Renewal	Do you renovate the Kikuyu grass in your farm?	No pasture renewal (NPR), pasture renewal (YPR).
	Fertilization	Do you fertilize the Kikuyu grass in your farm?	No fertilization (NFE), fertilization (YFE).
	Weed and pest control	Do you control pest and weed in your Kikuyu grass area?	No control of weed and pest (NWP), control of weed and pest (CWP).
	Other Forage crop	Do you plant forage crops?	No planting of forage crops (NFC), planting of forage crops (PFC).
	Supplementation	Besides Kikuyu grass, do you supplement the cattle herd with other kind of feed?	No supplementation (NSP), Supplementation (YSP).
Quantitative and continuous	Grazing area	What is the effective grazing area on the farm?	Hectares.
	Rest period	What is the average regrowth period of Kikuyu grass on the farm?	days (d).
	Milk production	What is the average daily milk production per cow?	liters (L) per day per cow.
	Stocking rate	how many animals per hectare graze Kikuyu grass during each rotation?	Animals per hectare.

Table S3. Descriptive statistics including mean, standard error, standard deviation, coefficient of variation, minimum value, and maximum value of 18 phenotypic measurements (11 morphological, forage mass, and six nutritional) measured in 146 Kikuyu grass samples distributed in 146 highland livestock farms from Colombia (one sample per farm). Each phenotypic variable name has an acronym and the scale in parenthesis.

Phenotypic measurements	Mean	Standard Error	Standard deviation	Coefficient of variation	Minimum value	Maximum value
Number of tillers - NT	9.17	0.54	6.57	0.72	1.00	29.00
Number of laminae - NL	50.29	2.73	33.00	0.66	7.00	177.00
Plant height – PH (cm)	33.27	0.75	9.03	0.27	15.00	62.00
Runner width - RW (cm)	0.43	0.01	0.16	0.38	0.10	0.90
Lamina width - LW (cm)	0.49	0.01	0.13	0.27	0.20	0.99
Sheath width - SW (cm)	0.43	0.01	0.16	0.37	0.13	0.87
Lamina length - LL (cm)	15.68	0.57	6.87	0.44	2.10	40.3
Sheath length – SL (cm)	1.46	0.06	0.75	0.51	0.30	3.80
Runner length – RL (cm)	53.82	2.51	30.28	0.56	8.00	195.00
Internode length – IL (cm)	2.70	0.09	1.11	0.41	0.50	6.70
Node width – NW (cm)	0.36	0.01	0.09	0.26	0.02	0.67
Forage mass – FM (kg/ha of dry matter)	2,482.20	89.93	1,086.62	0.44	686.70	5,085.00
Neutral detergent fibre - NDF (%)	57.02	0.39	4.73	0.08	44.55	67.41
Acid detergent fibre - ADF (%)	32.62	0.27	3.29	0.10	23.29	40.61
Crude protein - CP (%)	17.00	0.32	3.92	0.23	27.97	6.78
Net lactation energy - NEL (Mcal/kg)	1.29	0.01	0.091	0.07	1.05	1.52
Calcium - Ca (%)	0.39	0.01	0.13	0.34	0.04	0.99
Phosphorus - P (%)	0.31	0.01	0.07	0.23	0.14	0.58

Table S4. Descriptive statistics including mean, and standard error (SE) of 18 phenotypic measurements (11 morphological, forage mass, and six nutritional) distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in six departments (one sample per farm). We used the Johnson transformation (§) or square root (†) for no normal variables. **NT:** Number of tillers, **NL:** Number of laminae, **PH:** Plant height, **RW:** Runner width, **LW:** Lamina width, **SW:** Sheath width, **LL:** Lamina length, **SL:** Sheath length, **RL:** Runner length, **IL:** Internode length, **NW:** Node width, **FM:** Forage mass, **NDF:** Neutral detergent fibre, **ADF:** Acid detergent fibre, **CP:** Crude protein, **NE_L:** Net lactation energy, **Ca:** Calcium, **P:** Phosphorus.

Phenotypic measurements	Antioquia			Boyacá			Cundinamarca			Nariño			Santander			Tolima		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
NT [§]	8.99	1.18	a	9.54	1.47	a	9.34	1.07	a	9.95	1.52	a	7.95	1.38	a	9.00	1.32	a
NL [§]	45.20	5.33	a	51.76	7.04	a	57.00	7.41	a	48.86	7.01	a	51.1	6.75	a	48.33	6.09	a
PH (cm) [§]	33.04	1.19	ab	34.12	1.2	ab	30.58	1.58	ab	37.68	2.52	a	34.87	2.22	ab	28.2	2.68	b
RW (cm)	0.46	0.02	a	0.4	0.03	a	0.49	0.04	a	0.45	0.03	a	0.39	0.04	a	0.38	0.04	a
LW (cm) [§]	0.55	0.02	a	0.5	0.02	a	0.49	0.03	a	0.53	0.03	a	0.47	0.03	a	0.5	0.03	a
SW (cm) [§]	0.46	0.02	a	0.4	0.03	a	0.49	0.04	a	0.44	0.03	a	0.37	0.04	a	0.38	0.04	a
LL (cm) [§]	16.8	0.10	a	14.98	0.20	a	16.9	0.10	a	15.82	0.20	a	14.39	0.10	a	13.85	0.20	a
SL (cm) [§]	1.79	0.15	a	1.31	0.09	ab	1.25	0.17	b	1.69	0.17	ab	1.10	0.11	b	1.51	0.16	ab
RL (cm) [§]	51.68	6.57	a	57.65	4.44	a	52.22	7.06	a	53.97	5.87	a	62.83	6.06	a	41.79	2.98	a
IL (cm) [§]	2.96	0.24	a	2.55	0.14	a	2.74	0.25	a	2.62	0.23	a	2.51	0.18	a	2.68	0.28	a
NW (cm) [§]	0.35	0.01	a	0.39	0.02	a	0.37	0.01	a	0.31	0.03	a	0.34	0.02	a	0.36	0.02	a
FM (kg/ha of dry matter) [§]	3501.7	110.5	a	2118.0	162	bc	2293.8	198.4	bc	2735.6	277.7	ab	1625.8	140.6	c	1973.3	188	bc
NDF (%)	53.78	0.63	c	58.57	0.77	ab	57.53	0.97	b	55.21	0.9	bc	61.14	0.8	a	57.67	1.03	ab
ADF (%)	30.39	0.43	c	33.6	0.53	ab	32.7	0.73	b	31.6	0.56	bc	35.53	0.56	a	33.25	0.77	ab
CP (%)	18.45	0.42	a	16.36	0.73	ab	16.68	0.75	ab	19.23	0.93	a	14.14	0.75	b	16.05	1.07	ab
NE _L (Mcal/kg)	1.33	0.01	a	1.27	0.02	ab	1.28	0.02	ab	1.33	0.02	a	1.21	0.02	b	1.26	0.02	ab
Ca (%) [§]	0.49	0.02	a	0.35	0.01	b	0.38	0.04	b	0.31	0.02	b	0.34	0.02	b	0.41	0.02	ab
P (%) [†]	0.35	0.006	a	0.34	0.01	c	0.30	0.02	ab	0.29	0.01	bc	0.28	0.01	c	0.25	0.02	abc

Table S5. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of 18 phenotypic measurements (11 morphological, forage mass, and six nutritional) distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in six departments (one sample per farm). We used the Johnson transformation (§) or square root (†) for no normal variables.

Phenotypic measurements	High			Mid			Low		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
Number of tillers (NT) §	10.24	1.17	a	9.59	0.84	a	7.85	0.87	a
Number of laminae (NL) §	56.15	6.3	a	53.12	4.24	a	42.4	4.03	a
Plant height (PH) (cm) §	32.86	1.69	a	32.09	1.08	a	35.13	1.28	a
Runner width (RW) (cm)	0.43	0.03	a	0.45	0.02	a	0.42	0.02	a
Lamina width (LW) (cm) §	0.49	0.02	a	0.50	0.02	a	0.54	0.02	a
Sheath width (SW) (cm) §	0.42	0.03	a	0.44	0.02	a	0.43	0.02	a
Lamina length (LL) (cm) §	14.55	0.17	a	15.23	0.15	a	17.05	0.15	a
Sheath length (SL) (cm) §	1.50	0.13	a	1.56	0.11	a	1.37	0.01	a
Runner length (RL) (cm) §	61.25	5.18	a	52.62	3.75	a	50.94	4.12	a
Internode length (IL) (cm) §	2.86	0.17	a	2.61	0.15	a	2.71	0.15	a
Node width (NW) (cm) §	0.38	0.01	a	0.34	0.01	a	0.36	0.01	a
Forage mass (FM) (kg/ha of dry matter) §	2,128.56	149.37	a	2,336.87	160.78	ab	2,769.15	137.66	b
Neutral detergent fibre (NDF) (%)	57.09	0.85	a	57.68	0.7	a	56.5	0.56	a
Acid detergent fibre (ADF) (%)	32.79	0.56	a	32.95	0.52	a	32.29	0.38	a
Crude protein (CP) (%)	17.1	0.69	a	16.12	0.55	a	17.61	0.49	a
Net lactation energy (NEL) (Mcal/kg)	1.29	0.02	a	1.27	0.01	a	1.30	0.01	a
Calcium (Ca) (%) §	0.40	0.02	a	0.39	0.02	a	0.38	0.02	a
Phosphorous (P) (%) †	0.29	0.01	a	0.30	0.01	a	0.32	0.01	a

Table S6. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of 18 phenotypic measurements (11 morphological, forage mass, and six nutritional) distributed in 146 highland livestock farms from Colombia with two genetic clusters, one per farm. We used the Johnson transformation (§) or square root (†) for no normal variables.

Phenotypic measurements	Genetic group - A			Genetic group - B		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
Number of tillers (NT) §	9.32	0.59	a	7.78	1.24	a
Number of laminae (NL) §	51.20	2.91	a	41.70	7.40	a
Plant height (PH) (cm) §	33.58	0.77	a	30.31	2.72	a
Runner width (RW) (cm) §	0.44	0.01	a	0.39	0.3	a
Lamina width (LW) (cm) §	0.51	0.01	a	0.50	0.04	a
Sheath width (SW) (cm) §	0.43	0.01	a	0.40	0.03	a
Lamina length (LL) (cm) §	15.63	0.57	a	16.05	2.52	a
Sheath length (SL) (cm) §	1.45	0.06	a	1.53	0.31	a
Runner length (RL) (cm) §	54.91	2.68	a	43.59	6.42	a
Internode length (IL) (cm) §	2.70	0.09	a	2.65	0.35	a
Node width (NW) (cm) §	0.36	0.01	a	0.35	0.02	a
Forage mass (FM) (kg/ha of dry matter) §	2,444.93	92.47	a	2,834.03	33.15	a
Neutral detergent fibre (NDF) (%)	57.17	0.41	a	55.66	1.34	a
Acid detergent fibre (ADF) (%)	32.72	0.28	a	31.60	0.91	a
Crude protein (CP) (%)	16.95	0.34	a	17.42	0.94	a
Net lactation energy (NEL) (Mcal/kg)	1.29	0.01	a	1.3	0.02	a
Calcium (Ca) (%) §	0.38	0.01	a	0.44	0.04	a
Phosphorous (P) (%) †	0.30	0.01	a	0.34	0.02	a

Table S7. Results about nine qualitative variables associated with pasture/ productive system management of Kikuyu grass across 146 farms in six departments and three high-altitude range of Colombian, according to Table S2. **High altitude:** 2700 – 3200 m a.s.l., **Low altitude:** 1700 – 2300 m a.s.l, **medium altitude:** 2301 – 2700 m a.s.l.

Department	Altitude	Productive System			Kikuyu conditions			Grazing Systems			Frost		Pasture Renewal		Fertilization		Weed and pest control		Other Forages crops		Supplementation	
		Beef (BPS)	Double Purpose (UPS)	Dairy (DPS)	Bad (BKC)	Good (GKC)	Moderate (MKC)	Continuous stocking (CGS)	Forage Constran (LGS)	Rotational stocking (RGS)	No Damage (NDA)	Damage (YDA)	No (NPR)	Yes (YPR)	No (NFE)	Yes (YFE)	No (NWP)	Yes (CWP)	No (NFC)	Yes (PFC)	No (NSP)	Yes (YSP)
Antioquia	High	1	-	4	-	5	-	-	5	2	3	4	1	-	5	2	3	5	-	1	4	
	Low	-	-	10	-	10	-	-	-	8	2	9	1	-	10	2	8	10	-	-	10	
	Mid	-	-	19	-	18	1	-	19	19	-	14	5	-	19	3	16	17	2	-	19	
Boyacá	High	1	2	5	2	3	3	-	3	2	6	6	2	4	4	5	3	7	1	5	3	
	Low	6	2	-	1	2	5	4	1	5	3	8	-	7	1	6	2	6	2	7	1	
	Mid	2	2	9	3	7	3	1	4	3	10	6	7	6	7	8	5	9	4	6	7	
Cundinamarca	High	-	1	4	1	1	3	2	-	3	3	2	4	1	1	2	4	1	2	3		
	Low	-	3	3	2	1	3	4	-	2	6	-	6	-	5	1	3	3	3	4	2	
	Mid	1	1	13	3	5	7	2	12	1	3	12	7	8	4	11	10	5	9	6	3	12
Nariño	High	-	-	7	-	6	1	-	1	6	-	7	3	4	3	4	4	3	4	3	3	4
	Low	1	2	6	-	3	6	1	-	8	4	5	7	2	6	3	8	1	8	1	6	3
	Mid	-	-	6	1	2	3	-	3	3	-	6	5	1	2	4	4	2	3	3	1	5
Santander	High	-	2	3	1	2	2	1	1	3	2	3	2	3	2	1	4	5	-	1	4	
	Low	4	3	3	3	-	7	5	1	4	9	1	10	-	10	-	7	3	9	1	8	2
	Mid	-	2	3	-	1	4	1	1	3	5	0	5	-	5	-	2	3	5	-	3	2
Tolima	High	-	-	3	-	2	1	-	-	3	3	-	1	2	1	2	1	2	2	1	1	2
	Low	4	-	1	2	1	2	4	-	1	5	-	5	-	4	1	4	1	4	1	4	1
	Mid	2	-	5	2	2	3	3	-	4	6	1	5	2	4	3	5	2	5	2	4	3
%		15.1	13.7	71.2	14.4	48.6	37.0	19.2	18.5	62.3	58.2	41.8	74.0	26.0	46.6	53.4	53.4	46.6	78.8	21.2	40.4	59.6

Table S8. Descriptive statistics, including mean and standard error (SE) of four pasture/ productive system management-quantitative distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in six departments (one sample per farm). We used the Johnson transformation (§) for no normal variables.

Soils Characteristics	Antioquia			Boyacá			Cundinamarca			Nariño			Santander			Tolima		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
Milk production (l/day/cow)	15.44	0.39	a	8.04	1.14	bc	10.76	0.59	b	8.45	0.58	b	3.46	0.54	d	4.93	0.39	cd
Stockingrate (Animals/ha) §	2.13	0.21	a	1.60	0.18	ab	1.56	0.18	ab	1.35	0.16	abc	1.10	0.13	bc	0.77	0.10	c
Rest period (d) §	35.78	1.29	c	53.96	2.62	ab	55.15	2.74	ab	50.77	4.47	b	63.45	2.38	a	67.33	2.46	a
Grazing area (ha)	36.85	7.84	a	8.80	2.26	b	18.69	3.35	ab	8.70	2.16	b	12.87	4.83	b	42.97	9.10	a

Table S9. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of four pasture/ productive system management-quantitative distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in three high-altitude range (one sample per farm). We used the Johnson transformation (§) for no normal variables. **High altitude:** 2700 – 3200 m a.s.l., **Low altitude:** 1700 – 2300 m a.s.l., **medium altitude:** 2301 – 2700 m a.s.l.

pasture management	High			Middle			Low		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
Milk production l/day/cow)	9.48	0.74	ab	10.56	0.63	a	7.66	0.86	b
Stocking rate (Animals/ha) §	1.47	0.16	a	1.67	0,13	a	1.36	0.14	a
Rest period (d) §	52.24	2.87	a	51.28	2.04	a	53.21	2.52	a
Grazing area (ha)	22.48	5.07	a	24.11	4.22	a	15.93	3.63	a

Table S10. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of pasture/ productive system management-quantitative across 146 highland livestock farms, one per farm, separated into two genetic clusters. We used the Johnson transformation (§) for no normal variables.

pasture management	Genetic group A			Genetic group B		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
Milk production (l/day/cow)	9.17	0.46	a	11.21	1.44	a
Stocking rate (Animals/ha) §	1.55	0.09	a	1.29	0.21	a
Rest period (d) §	51.92	1.44	a	54.11	5.06	a
Grazing area (ha)	21.39	2.74	a	17.86	4.28	a

Table S11. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of 17 soil measurements distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in six departments (one sample per farm). We used Johnson transformation (§) or square root (†) for no normal variables. **EC:** Electric conductivity, **OM:** Organic matter, **P:** phosphorus, **S:** sulphur, **CEC:** Cation exchange capacity, **B:** boron, **Al:** exchangeable aluminium, **Acid:** exchangeable acidity, **Ca:** calcium, **Mg:** magnesium, **K:** potassium, **Na:** sodium, **Fe:** iron, **Cu:** copper, **Mn:** manganese, **Zn:** zinc. **High altitude:** 2700 – 3200 m a.s.l., **Low altitude:** 1700 – 2300 m a.s.l., **medium altitude:** 2301 – 2700 m a.s.l.

Soils Characteristics	Antioquia			Boyacá			Cundinamarca			Nariño			Santander			Tolima		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
pH [§]	5.22	0.08	b	5.81	0.12	a	5.57	0.12	ab	5.75	0.11	a	5.60	0.12	ab	5.77	0.13	a
EC (dS/m) [§]	1.07	0.17	a	0.71	0.09	a	1.07	0.24	a	0.74	0.46	a	0.66	0.84	a	0.65	0.54	a
OM (%) [§]	15.65	1.46	a	8.78	0.74	bc	9.48	5.20	b	5.49	0.62	c	8.68	3.84	bc	8.45	1.49	bc
P (mg/kg) [§]	116.75	24.63	a	39.97	8.20	ab	63.90	68.10	b	53.03	14.81	b	24.60	5.08	b	21.08	4.66	b
S (mg/kg) [§]	25.25	3.49	a	27.51	7.10	ab	42.90	16.82	ab	9.66	1.24	b	17.30	4.80	ab	10.39	1.99	b
CEC (cmol/kg) [§]	11.08	1.62	b	13.75	1.38	a	15.19	2.02	a	11.46	1.03	ab	12.32	1.44	ab	9.34	1.23	b
B (mg/kg) [§]	0.26	0.03	b	0.50	0.08	a	0.47	0.06	a	0.34	0.05	ab	0.33	0.03	ab	0.25	0.04	b
Al (cmol/kg)	0.94	0.17	a	0.26	0.09	b	0.68	0.26	ab	0.22	0.09	b	0.45	0.17	ab	0.28	0.22	ab
Acid (cmol/kg)	0.86	0.19	a	0.34	0.12	a	0.80	0.31	a	0.29	0.12	a	0.59	0.22	a	0.34	0.24	a
Ca (cmol/kg) [§]	7.14	1.54	a	9.40	1.34	a	9.07	1.13	a	7.04	0.59	a	9.02	1.46	a	6.55	0.88	a
Mg (cmol/kg) [§]	2.17	0.31	b	2.40	0.16	ab	3.42	0.49	a	2.76	0.39	ab	1.55	0.19	b	1.86	0.29	ab
K (cmol/kg) [§]	0.90	0.18	b	1.33	0.20	a	1.95	0.52	a	1.50	0.25	a	0.81	0.15	ab	0.80	0.15	ab
Na (cmol/kg)	0.16	0.01	a	0.20	0.02	a	0.24	0.05	a	0.16	0.01	a	0.25	0.01	a	0.16	0.01	a
Fe (mg/kg) [†]	967.95	110.17	a	626.46	61.31	ab	1030.64	131.4	a	525.56	96.81	b	705.31	68.53	ab	492.67	89.17	b
Cu (mg/kg)	7.13	1.08	a	2.93	0.28	ab	4.60	0.89	b	3.63	0.60	b	2.67	0.58	b	2.41	0.36	b
Mn (mg/kg) [§]	14.60	2.20	a	12.63	1.46	a	16.74	2.55	a	9.98	1.40	a	10.60	1.78	a	13.43	3.12	a
Zn (mg/kg) [§]	28.44	5.00	a	10.81	2.40	b	18.27	3.40	ab	5.41	0.97	b	11.40	3.48	b	6.25	1.52	b

Table S12. Descriptive statistics including mean and standard error (SE) of 17 soil measurements distributed in 146 highland livestock farms from Colombia in six departments (one sample per farm). We used Johnson transformation (§) or square root (†) for no normal variables. **EC:** Electric conductivity, **OM:** Organic matter, **P:** phosphorus, **S:** sulphur, **CEC:** Cation exchange capacity, **B:** boron, **Al:** exchangeable aluminium, **Acid:** exchangeable acidity, **Ca:** calcium, **Mg:** magnesium, **K:** potassium, **Na:** sodium, **Fe:** iron, **Cu:** copper, **Mn:** manganese, **Zn:** zinc. **High altitude:** 2700 – 3200 m a.s.l. **medium altitude:** 2301 – 2700 m a.s.l. **Low altitude:** 1700 – 2300 m a.s.l.

Soil Characteristics	High			Middle			Low		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
pH [§]	5.45	0.08	a	5.62	0.65	a	5.64	0.08	a
EC (dS/m) [§]	0.68	0.06	a	0.94	0.11	a	0.84	0.15	a
OM (%) [§]	9.66	0.73	a	10.92	0.89	a	8.87	0.97	a
P (mg/kg) [§]	53.36	11.49	a	66.15	9.56	a	56.34	16.48	a
S (mg/kg) [§]	13.70	1.53	a	30.01	6.93	a	22.57	5.08	a
CEC (cmol/kg) [§]	10.40	0.86	a	12.91	1.05	a	13.06	1.29	a
B (mg/kg) [§]	0.38	0.04	a	0.40	0.04	a	0.31	0.04	a
Al (cmol/kg)	0.51	0.17	a	0.59	0.13	a	0.41	0.66	a
Acid (cmol/kg)	0.61	0.19	a	0.62	0.15	a	0.48	0.12	a
Ca (cmol/kg) [§]	6.69	0.71	a	8.12	0.74	a	9.09	1.22	a
Mg (cmol/kg) [§]	2.12	0.21	a	2.60	0.25	a	2.35	0.23	a
K (cmol/kg) [§]	1.08	0.19	a	1.44	0.23	a	1.08	0.14	a
Na (cmol/kg)	0.18	0.01	a	0.20	0.02	a	0.20	0.04	a
Fe (mg/kg) [†]	879.77	76.73	a	770.37	69.55	ab	663.05	80.57	b
Cu (mg/kg)	3.50	0.57	a	4.28	0.54	a	4.64	0.69	a
Mn (mg/kg) [§]	15.04	1.57	a	12.95	1.28	a	12.35	1.73	a
Zn (mg/kg) [§]	9.97	1.19	a	18.25	3.05	a	14.19	2.51	a

Table S13. Descriptive statistics, including mean and standard error (SE) of 17 Soil characteristics measurements distributed in 146 highland livestock farms from Colombia separated into two genetic clusters. We used Johnson transformation (§), or square root (†) for no normal variables. **EC:** Electric conductivity, **OM:** Organic matter, **P:** phosphorus, **S:** sulphur, **CEC:** Cation exchange capacity, **B:** boron, **Al:** exchangeable aluminium, **Acid:** exchangeable acidity, **Ca:** calcium, **Mg:** magnesium, **K:** potassium, **Na:** sodium, **Fe:** iron, **Cu:** copper, **Mn:** manganese, **Zn:** zinc. **High altitude:** 2700 – 3200 m a.s.l., **Low altitude:** 1700 – 2300 m a.s.l., **medium altitude:** 2301 – 2700 m a.s.l.

Soils Characteristics	Genetic group A			Genetic group B		
	Mean	SE	Tukey	Mean	SE	Tukey
pH [§]	5.59	0.05	a	5.59	0.13	a
EC (dS/m) [§]	0.84	0.07	a	0.98	0.22	a
OM (%) [§]	10.18	0.57	a	7.90	1.26	a
P (mg/kg) [§]	55.88	7.05	a	99.20	37.27	a
S (mg/kg) [§]	22.02	3.16	a	41.39	22.13	a
CEC (cmol/kg) [§]	12.45	0.71	a	11.82	1.77	a
B (mg/kg) [§]	0.37	0.02	a	0.32	0.07	a
Al (cmol/kg)	0.54	0.08	a	0.30	0.14	a
Acid (cmol/kg)	0.60	0.09	a	0.26	0.17	a
Ca (cmol/kg) [§]	8.13	0.59	a	7.92	1.14	a
Mg (cmol/kg) [§]	2.40	0.15	a	2.49	0.45	a
K (cmol/kg) [§]	1.26	0.13	a	1.06	0.26	a
Na (cmol/kg)	0.19	0.01	a	0.25	0.09	a
Fe (mg/kg) [†]	753.85	45.02	a	816.03	193.57	a
Cu (mg/kg)	3.94	0.32	a	6.89	2.04	a
Mn (mg/kg) [§]	13.22	0.90	a	13.33	3.61	a
Zn (mg/kg) [§]	14.70	1.72	a	18.31	5.23	a

Table S14. The first ten eigenvalues obtained for the Multiple Factor Analysis (MFA) show for each one the variance, the percentage of the variance, and cumulative variance (%), for soil characteristics (17 variables) and pasture and production system management-quantitative (four variables), and pasture and production system management-qualitative (nine variables) across 146 farmers distributed in six departments and three ranges in Colombian high altitudes.

	Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5	Dim.6	Dim.7	Dim.8	Dim.9	Dim.10
Variance	1.83	1.13	0.60	0.53	0.48	0.44	0.39	0.37	0.30	0.27
% of variation	21.19	13.04	7.01	6.13	5.56	5.50	4.56	4.34	3.53	3.09
Cumulative % of variance	21.19	34.24	41.25	47.38	52.94	58.06	62.61	66.96	70.49	73.58

Table S15. The Multiple Factor Analysis (MFA) analysis shows the contribution (ctr) and the cos2 for each one of the groups of variables analyzed for the first three dimensions. The 18 variables correspond to three groups. Nine for qualitative pasture and system production management. Four for quantitative pasture and system production management. And 17 for soil traits.

Group of variables	Dim1	ctr	Cos 2	Dim2	ctr	cos2	Dim3	ctr	cos2
Pasture management-qualitative (n=9)	0.78	42.58	0.38	0.12	10.83	0.00	0.17	28.61	0.02
Pasture management-quantitative (n=4)	0.78	42.64	0.42	0.07	6.64	0.00	0.33	54.42	0.08
Soils characteristics (n=17)	0.27	14.78	0.04	0.93	82.52	0.50	0.10	16.96	0.01

Table S16. Contribution of the quantitative variables and the cos2 across the first three dimensions in the Multiple Factor Analysis (MFA). The quantitative variables correspond to four for pasture and system production and 17 for soil characteristics measured across 146 farmers distributed in six departments and three ranges in Colombian high altitudes. **EC:** Electric conductivity, **OM:** Organic matter, **P:** phosphorus, **S:** sulphur, **CEC:** Cation exchange capacity, **B:** boron, **Al:** exchangeable aluminium, **Acid:** exchangeable acidity, **Ca:** calcium, **Mg:** magnesium, **K:** potassium, **Na:** sodium, **Fe:** iron, **Cu:** copper, **Mn:** manganese, **Zn:** zinc.

Groups of variables	Groups								
	Dim 1	ctr	Cos2	Dim 2	ctr	Cos2	Dim 3	ctr	Cos2
Liters per cow (day)	0.86	21.31	0.75	0.02	0.03	0.00	0.08	0.60	0.01
Carrying capacity	0.42	5.08	0.18	-0.36	6.06	0.12	0.19	3.23	0.03
Beef number	-0.42	5.13	1.80	0.01	0.01	0.00	0.64	35.20	0.41
Grazing_age (days)	-0.62	11.09	0.39	0.11	0.55	0.01	-0.42	15.39	0.18
pH	-0.32	1.05	0.10	0.72	8.73	0.52	0.03	0.04	0.00
Electric conductivity (dS/m)	0.38	1.53	0.14	0.48	3.94	0.23	0.07	0.18	0.01
Organic.matter (%)	0.52	2.78	0.27	0.01	0.00	0.00	0.26	2.13	0.06
P (mg/kg)	0.40	1.69	0.16	0.35	2.12	0.12	0.20	1.21	0.03
K (cmol/kg)	0.16	0.25	0.25	0.64	6.91	0.41	0.04	0.06	0.00
Ca (cmol/kg)	0.02	0.01	0.48	0.75	9.42	0.56	0.28	2.52	0.08
Mg (cmol/kg)	0.22	0.51	0.05	0.76	9.82	0.58	0.19	1.22	0.03
Na (cmol/kg)	0.14	0.21	0.02	0.35	2.03	0.12	-0.15	0.68	0.02
CEC (cmol/kg)	0.11	0.13	0.01	0.84	11.91	0.70	0.28	2.50	0.07
S (mg/kg)	0.22	0.49	0.05	0.26	1.15	0.07	0.09	0.28	0.01
B (mg/kg)	0.00	0.00	0.00	0.74	9.23	0.54	0.01	0.00	0.00
Exchange Al (cmol/kg)	0.24	0.60	0.06	-0.60	6.17	0.36	0.05	0.08	0.00
Exchange Acidity (cmol/kg)	0.18	0.32	0.03	-0.59	5.80	0.34	0.03	0.03	0.00
Fe (mg/kg)	0.28	0.84	0.08	-0.48	3.91	0.23	-0.16	0.83	0.02
Cu (mg/kg)	0.43	1.93	0.19	-0.06	0.05	0.00	0.17	0.99	0.03
Mn (mg/kg)	0.18	0.33	0.03	-0.22	0.82	0.05	-0.15	0.76	0.02
Zn (mg/kg)	0.44	2.07	0.19	0.17	0.48	0.03	0.33	3.44	0.11

Table S17. Contribution of the nine qualitative variables and the cos2 across the first three dimensions in the Multiple Factor Analysis (MFA) associated with the pasture and system production management measured across 146 farmers distributed in six departments and three ranges of altitude in Colombian high altitudes.

Pasture management-qualitative		Dim.1	ctr	Cos2	Dim.2	ctr	Cos2
Productive system	Beef – (BPS)	-1.80	4.04	0.70	-0.38	0.47	0.03
	Dairy – (DPS)	0.59	2.07	0.84	0.02	0.01	0.00
	Dual-Purpose (UPS)	-1.10	1.39	0.40	0.29	0.25	0.03
Kikuyu grass condition	Bad – (BKC)	-1.46	2.67	0.59	-0.04	0.01	0.00
	Good – (GKC)	0.82	2.76	0.80	0.06	0.04	0.00
	Moderate – (MKC)	-0.50	0.76	0.34	-0.06	0.03	0.01
Stocking method	Continuous stocking – (CGS)	-1.62	4.16	0.74	-0.43	0.78	0.05
	Forage Constrain – (LGS)	-1.08	1.06	0.29	0.79	1.48	0.15
	Rotational stocking – (RGS)	0.61	2.18	0.86	-0.01	0.00	0.00
Frost Damage on Kikuyu grass	NO – (NFD)	-0.17	0.14	0.09	-0.31	1.19	0.29
	YES – (YFD)	0.24	0.19	0.09	0.43	1.66	0.29
Pasture renewal	NO – (NPR)	-0.31	0.57	0.47	-0.14	0.31	0.09
	YES – (YPR)	0.87	1.64	0.47	0.39	0.87	0.09
Fertilization	NO – (NFE)	-1.15	5.04	0.94	-0.04	0.02	0.00
	YES – (YFE)	0.98	4.28	0.94	0.04	0.02	0.00
Weed and pest control	NO – (NWP)	-0.36	0.58	0.33	0.16	0.30	0.07
	YES – (YWP)	0.41	0.66	0.33	-0.18	0.35	0.07
Forages crop	NO – (NFC)	-0.05	0.02	0.02	-0.19	0.65	0.32
	YES – (PFC)	0.20	0.07	0.02	0.72	2.39	0.32
Supplementation	NO – (NSP)	-1.22	4.93	0.91	0.02	0.01	0.00
	YES – (YSP)	0.82	3.34	0.91	-0.02	0.00	0.00

Table S18. The first ten eigenvalues obtained for the principal components analysis (PCA), the percentage of variation and cumulative variation (%) for 18 phenotypic variables (i.e., 11 morphometric measurements and seven about nutritional values).

	Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5	Dim.6	Dim.7	Dim.8	Dim.9	Dim.10
Variance	4.84	3.36	2.04	1.37	1.14	0.95	0.81	0.73	0.64	0.58
% of variation	26.91	18.67	11.32	7.59	6.31	5.29	4.48	4.08	3.55	3.24
Cumulative % of var.	26.91	45.59	56.90	64.49	70.80	76.09	80.57	84.65	88.19	91.44

Table S19. Contribution and the cos2 for 18 phenotypic variables (i.e., 11 morphometric measurements and seven about nutritional values) for the first three dimensions in the principal component analysis (PCA).

Response variable	Dim 1	ctr	Cos2	Dim 2	ctr	Cos2	Dim 3	ctr	Cos2
Sheat large (cm)	0.12	0.28	0.01	0.58	10.13	0.34	-0.14	0.92	0.02
Tiller number	0.13	0.33	0.02	-0.39	4.60	0.15	0.70	23.83	0.48
Internode large (cm)	0.14	0.42	0.02	0.25	1.90	0.06	0.23	2.57	0.05
Lamina width (cm)	0.11	0.25	0.01	0.71	15.21	0.51	0.01	0.00	0.00
Lamina large (cm)	0.07	0.09	0.00	0.69	14.38	0.48	-0.06	0.16	0.00
Runner width (cm)	0.07	0.10	0.00	0.80	18.91	0.64	0.27	3.49	0.07
Runner large (cm)	-0.13	0.36	0.02	0.18	0.95	0.03	0.54	14.48	0.29
Sheath width (cm)	0.09	0.16	0.01	0.80	19.06	0.64	0.27	3.58	0.07
Node width (cm)	0.06	0.07	0.00	0.20	0.95	0.04	0.65	20.96	0.43
Number of laminae	0.08	0.12	0.01	-0.37	19.06	0.14	0.75	27.92	0.57
Plant height (cm)	-0.10	0.20	0.01	0.50	1.16	0.25	-0.10	0.54	0.01
Forage mass (kg/ha of dry matter)	0.61	7.66	0.37	0.14	4.07	0.02	-0.12	0.69	0.01
NDF (%)	-0.97	19.30	0.93	0.07	7.45	0.00	0.06	0.17	0.00
ADF (%)	-0.95	18.63	0.90	0.06	0.55	0.00	0.03	0.04	0.00
CP (%)	0.90	16.68	0.81	-0.13	0.14	0.02	-0.05	0.15	0.00
NEL (Mcal/kg)	0.94	18.41	0.90	-0.12	0.10	0.01	-0.05	0.12	0.00
Ca (%)	0.51	5.40	0.26	0.12	0.52	0.01	0.04	0.06	0.00
P (%)	0.75	11.51	0.56	-0.01	0.42	0.00	0.08	0.28	0.00

Table S20. Pairwise Pearson correlation analysis across the variables showed significant differences in the partial. Soil variables included **EC**: Electric conductivity, **OM**: Organic matter, **Soil P**: Phosphorus, **Soil Cu**: Copper, and **Soil Zn**: Zinc. Pasture/ productive system management included milk production and Rest period. Phenotypic variables included **NT**: number of tillers, **NL**: number of laminae, **PH**: plant height, **RW**: runner width, **LW**: lamina width, **SW**: sheath width, **LL**: lamina length, **SL**: sheath length, **RL**: runner length, **IL**: internode length, **NW**: node width, **FM**: Forage mass, **NDF**: neutral detergent fibre, **ADF**: acid detergent fibre, **CP**: crude protein, **NE_L**: net lactation energy, **Ca**: calcium, **P**: phosphorus.

Variable	EC	OM	Soil P	Soil Cu	Soil Zn	Milk Production	Rest Period	SL	NT	IL	LW	LL	RW	RL	SW	NW	NL	PH	FM	NDF	ADF	CP	NE _L	Ca
EC																								
OM	0.35**																							
Soil P	0.28**	0.29**																						
Soi Cu	0.15	0.32**	0.45**																					
Soil Zn	0.34**	0.53**	0.36**	0.52**																				
Milk Production	0.23**	0.42**	0.36**	0.35**	0.36**																			
Rest period	-0.11	-0.24**	-0.20**	-0.20*	-0.25**	-0.58**																		
SL	0.04	0.24**	0.24**	0.29**	0.20*	0.21*	-0.13																	
NT	-0.01	0.07	-0.1	-0.1	-0.05	0.16*	0.00	-0.1																
IL	0.19*	0.26**	0.36**	0.34**	0.27**	0.22**	0.01	0.30**	0.00															
LW	0.08	0.07	0.17*	0.04	0.25**	0.09	-0.09	0.44**	-0.17*	0.1														
LL	0.04	0.05	0.11	0.18*	0.20*	0.17*	0.00	0.50**	-0.20	0.12	0.42**													
RW	0.01	0.04	0.05	0.04	0.17*	0.08	-0.08	0.26**	-0.18*	0.06	0.51**	0.37**												
RL	-0.05	-0.1	0.03	0.1	-0.05	0.00	0.11	-0.04	0.10	0.24**	0.00	0.16	0.14											
SW	0.01	0.04	0.05	0.06	0.18*	0.10	-0.09	0.27**	-0.17*	0.06	0.52**	0.38**	0.99**	0.14										
NW	0.04	0.05	0.03	-0.01	0.02	0.12	0.08	-0.05	0.21**	0.21**	0.10	0.10	0.23**	0.35**	0.24**									
NL	0.01	0.13	-0.09	-0.1	0.02	0.11	-0.03	-0.20*	0.76**	0.01	-0.20	-0.30**	-0.05	0.14	-0.04	0.20*								
PH	-0.03	0.01	0.12	0.03	0.09	0.01	0.04	0.18*	-0.22**	0.16	0.29**	0.35**	0.22**	0.09	0.23**	0.00	-0.21*							
FM	0.34**	0.23**	0.37**	0.28**	0.24**	0.44**	-0.29**	0.25**	0.00	0.17*	0.10	0.15	0.07	-0.07	0.09	-0.00	-0.00	0.00						
NDF	-0.29**	-0.23**	-0.19*	-0.20*	-0.19*	-0.39**	0.32**	-0.07	-0.10	-0.10	-0.00	0.00	0.00	0.15	-0.02	-0.00	-0.00	0.09	-0.52**					
ADF	-0.32**	-0.23**	-0.22**	-0.22**	-0.20*	-0.42**	0.32**	-0.07	-0.10	-0.14	-0.10	-0.00	0.00	0.12	-0.01	-0.00	-0.00	0.08	-0.49**	0.94**				
CP	0.23**	0.11	0.13	0.05	0.08	0.27**	-0.21**	-0.01	0.10	0.04	0.00	-0.00	-0.03	-0.12	-0.02	-0.00	0.10	-0.12	0.49**	-0.90**	-0.82**			
NE _L	0.26**	0.14	0.16	0.1	0.11	0.32**	-0.25**	0.01	0.10	0.06	0.10	-0.00	-0.02	-0.12	-0.01	0.00	0.10	-0.11	0.51**	-0.94**	-0.90**	0.99**		
ca	0.21*	0.33**	0.23**	0.27**	0.33**	0.30**	-0.33**	0.08	-0.00	0.21*	0.10	0.05	0.11	-0.09	0.11	0.10	-0	0.02	0.22**	-0.48**	-0.47**	0.22**	0.30**	
P	0.21*	0.26**	0.12	0.13	0.21*	0.36**	-0.31**	0.00	0.10	-0.02	0.10	0.05	0.09	-0.07	0.11	0.10	0.1	-0.12	0.33**	-0.65**	-0.71**	0.54**	0.61**	0.47**

Supplementary File S1

La variación fenotípica del pasto Kikuyo (*Cenchrus clandestinus*) en fincas ganaderas del altiplano colombiano se explica por el manejo y el ambiente más que por la diversidad genética.

Javier Castillo Sierra^{1,2}, Ivania Cerón-Souza^{1,2}, Yesid Avellaneda Avellaneda¹, Edgar Augusto Mancipe Muñoz¹, Juan de Jesús Vargas Martínez¹.

¹Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA). C.I. Tibaitatá. Km 14 vía Bogotá-Mosquera, Cundinamarca, Colombia.

²Estos autores contribuyeron por igual a este trabajo.

Autor de correspondencia: jcastillos@agrosavia.co

Resumen

Contexto: El pasto Kikuyo es nativo de las tierras altas de África central y fue introducido intencionalmente en Colombia en 1928 para alimentar animales. A pesar de su baja diversidad genética y de clonalidad genética, esta especie ha mostrado una amplia variación fenotípica y se ha convertido en el principal recurso forrajero para los sistemas de producción ganadera en las tierras altas de Colombia. Sin embargo, aún falta determinar si la diversidad genética es importante en el diseño de programas de manejo. **Objetivos:** Determinar qué variables entre ubicación, altitud y estructura genética poblacional explican la variación fenotípica de muestras de pasto Kikuyo en fincas ganaderas de las altas altitudes. **Métodos:** Usamos el análisis de componentes principales, análisis de redundancia y análisis de redundancia parcial para entender la contribución de tres variables explicativas (tres altitudes, seis ubicaciones y dos o cinco grupos genéticos) y 30 covariables (el manejo de los pastos y los rasgos del suelo de cada finca) para explicar 18 variables fenotípicas de 146 muestras de pasto Kikuyo de fincas ganaderas de altas altitudes de Colombia. **Resultados:** Todas las variables explicativas y covariables explicaron el 39.1- 41.5% de la variación fenotípica del pasto Kikuyo en Colombia. Sin embargo, el efecto de la estructura genética basada en dos o cinco grupos fue insignificante. En comparación, la

localidad, la altitud y 13 covariables de manejo del sistema productivo y características de suelo fueron significativas. **Conclusiones clave:** La estructura genética poblacional fue insignificante para explicar la variación fenotípica del pasto Kikuyo en Colombia. **Implicaciones:** Investigaciones futuras sobre el pasto Kikuyo deben enfocarse en variables de manejo de la finca y análisis de las características del suelo.

Texto resumido para la tabla de contenido

El pasto Kikuyo es la principal fuente de alimentación para los sistemas productivos lecheros y bovinos en las alturas colombianas. Ha mostrado una amplia variación fenotípica, pero, aún falta conocer la importancia de la diversidad genética para explicar esta variación fenotípica y realizar planes de manejo adecuados. Encontramos que el efecto de la estructura genética es insignificante. En cambio, la ubicación, la altitud, 13 covariables de manejo de los pastos y características del suelo en fincas explican el 40% de la variación.

Palabras clave: fertilización, materia orgánica, estructura genética de la población, análisis de componentes principales, análisis de redundancia, periodo de descanso, salinidad, suelo.

1. Introducción

El pasto Kikuyo (*Cenchrus clandestinus*, syn. *Pennisetum clandestinum*) es una planta perenne C₄ tetraploide ($2n = 4x = 36$) de la familia Poaceae (Stapf 1921; Hrischi 1952; Chemisquy *et al.* 2010; Fraser *et al.* 2017). Es nativa de las tierras altas de África central y oriental (Mears 1970; Parsons 1972). La introducción intencionada del pasto Kikuyo en todo el mundo comenzó en 1920 para evitar la erosión del suelo y alimentar a los animales en las altas montañas (Mears 1970; Parson 1972). En el trópico alto colombiano, la introducción tuvo por objetivo encontrar pastos tolerantes para el pastoreo que se adaptara a las condiciones agroecológicas locales. La región de origen de esta introducción es una pregunta abierta, pero algunas publicaciones sugieren que fue Kenia. Además, los datos históricos apoyan una única introducción en 1928 y una dispersión progresiva mediada por los agricultores por medios vegetativos (Ochoa 1941; Paris Lozano 1946; El Tiempo 1951; Fals-Borda 1957; Mesa Bernal 1959; Patiño 1969).

Actualmente, el pasto Kikuyo en Colombia se encuentra en 19 de 32 divisiones geopolíticas (es decir, departamentos) que cubren rangos amplios de altitud entre 1000 y 3200 m s.n.m. a través de diferentes condiciones agroecológicas (Giraldo-Cañas 2013). A pesar de su condición de especie invasora, el pasto Kikuyo es vital para los sistemas ganaderos del trópico alto colombiano. Esta especie se adapta muy bien a las condiciones ambientales de las tierras de altura. Es tolerante a la salinidad y resiliente a condiciones ambientales adversas como la sequía y el inadecuado manejo de los pastos (Carulla *et al.* 2004; García *et al.* 2014; Fraser *et al.* 2017; Vargas Martínez *et al.* 2018). Sin embargo, diversos factores ambientales afectan la acumulación de materia seca (MS) y la calidad nutricional, impactando la producción lechera en altura (Vela Jimenez y Vargas Roncancio 2009). Estos factores incluyen suelos de baja fertilidad (Morrison 1966), baja disponibilidad de agua que conduce a un menor crecimiento en épocas críticas (Escobar Charry *et al.* 2020; Avellaneda Avellaneda *et al.* 2020), y susceptibilidad a insectos plaga, como *Collaria scenica* (Galindo *et al.* 2001; Garza Puentes y Barreto Triana 2011). Además, aunque el pasto Kikuyo se recupera rápidamente después de eventos de heladas, la producción de masa forrajera es estacional debido a eventos de heladas y sequías (Marais 2001).

Con base en estos problemas, una de las soluciones para mejorar la productividad ganadera en Colombia es combinar un programa de mejoramiento genético con el manejo de fincas en altas

altitudes (Vargas Martínez *et al.* 2018). Sin embargo, los estudios genéticos recientes han demostrado una baja diversidad en Colombia, Australia y Estados Unidos, lo que limita las opciones para iniciar un programa de mejoramiento genético (Pudzianowska *et al.* 2020; Arango *et al.* 2022). Aun así, todavía tenemos que estudiar qué tan crucial es la diversidad genética en comparación con factores ambientales para explicar toda la diversidad fenotípica observada en el pasto Kikuyo en Colombia y cómo diseñar programas de manejo de pastos/sistemas productivos en Colombia (Arango Gaviria *et al.* 2017).

Para llenar este vacío, diseñamos dos estudios paralelos. El primero fue analizar la diversidad genómica del pasto Kikuyo a través de 146 muestras recolectadas en 146 fincas (una por finca) a través de tres altitudes elevadas, y seis departamentos en Colombia. En resumen, el análisis mediante 514 polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) demostró la existencia de un clon generalizado en todas las fincas muestreadas, sin un patrón geográfico. Además, el grupo genético óptimo osciló entre $K=2$ y $K=5$, con una baja diferenciación genética entre los grupos. Estos hallazgos implican que los estolones introducidos en 1928 tenían baja diversidad genética y estaban ampliamente distribuidos entre los agricultores (Castillo 2020; Cerón-Souza I, Castillo-Sierra J, Reyes-Herrera PH, Berdugo-Cely, J, Parra-Salazar A, Lozano-Arce D, Duitama J, Avellaneda Y, & Vargas-Martínez JD, datos sin publicar).

Aquí se presenta el segundo estudio. Nuestro objetivo fue evaluar la importancia de la baja diversidad genómica encontrada en estas 146 fincas para explicar la diversidad fenotípica de las muestras genotipadas en comparación con otros factores, como la localidad y la altitud. También analizamos dos covariables: el manejo de los pastos/sistema productivo, y las características del suelo. Las covariables medidas en el mismo lugar se analizaron para 146 muestras genotipadas. Consideramos estas dos covariables debido a la variación en el manejo de los sistemas de producción ganadera y de los suelos observada en el altiplano colombiano, incluso cuando las fincas estaban cerca unas de otras. Nuestra hipótesis es que las variables ambientales son más significativas que la variación genética para explicar la variación fenotípica y productiva del pasto Kikuyo. Por lo tanto, serían más críticas para mejorar la productividad ganadera en las fincas del altiplano debido a la baja diversidad genética del pasto Kikuyo.

2. Materiales y métodos

El objetivo principal de este estudio fue encontrar qué variables entre localidad, altitud y diversidad genética explican la variación fenotípica de 146 muestras de pasto Kikuyo en fincas ganaderas de las altas altitudes. Colectamos cada muestra de pasto Kikuyo por finca en seis departamentos y tres rangos de alta altitud. Además, también tomamos datos sobre las características de los suelos y el manejo de los pastos Kikuyo como covariables para caracterizar cada finca individualmente. A continuación, Explicamos los detalles de las variables explicativas y las covariables consideradas, las mediciones de la variación fenotípica (variables respuesta), y cómo utilizamos toda esta información de forma conjunta estadísticamente.

2.1. Variables explicativas (Factores)

2.1.1. Localidad y altitud

Diseñamos el muestreo con base en modelos que predijeron la aptitud del terreno para soportar el crecimiento del pasto Kikuyo en Colombia, enfocándonos en seis departamentos de 19 donde este pasto habita en altitudes elevadas, adaptando metodologías propuestas por la UPRA (2013). Los departamentos seleccionados fueron Antioquia, Boyacá, Cundinamarca, Nariño, Santander y Tolima. Estos representan las zonas con mayor producción de leche en el trópico alto colombiano (Carulla y Ortega 2016). Así mismo, Cundinamarca, Boyacá y Tolima representan los departamentos que reportaron pasto Kikuyo por primera vez después de su introducción en 1928 (Ochoa 1941; Paris Lozano 1946; Fals-Borda 1957; Mesa Bernal 1959; Patiño 1969). El modelo mostró diferencias en la distribución de la aptitud en tres rangos de altas altitudes de cada departamento. En el rango bajo, entre 1.700 - 2.300 m s.n.m., el pasto con mayor cobertura fue el pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis* Vanderyst) comparado con el pasto Kikuyo. En el rango medio, 2301 y 2700 m s.n.m., el pasto Kikuyo es la especie dominante. Finalmente, en el rango más alto, 2701 y 3200 m s.n.m., la hierba dominante es la Falsapoa o pasto Saboya común (*Holcus lanatus*). Basándose en esta distribución desigual, el diseño del muestreo varió proporcionalmente a la superficie adecuada para el pasto Kikuyo por departamento y altitud. Asignando un 100% para el total de las superficies aptas (es decir, 5 440 669 ha) (Tabla S1). En cada departamento y altitud, seleccionamos al menos una única finca que tuviera un acuerdo

entre las asociaciones locales de agricultores y Agrosavia. En total, seleccionamos 146 fincas para el muestreo. (Figura 1, Tabla S1).

Colectamos una sola muestra de pasto Kikuyo por finca para poder asociar una sola muestra Kikuyo con una localidad específica, con las características del suelo y con el manejo de los pastos a escala nacional. Este diseño se ajustó a la biología reproductiva del pasto Kikuyo y a observaciones previas sobre el terreno. Primero, existe una alta probabilidad de que todo el pasto Kikuyo disponible para el muestreo dentro de cada finca pueda ser un clon genético. El pasto Kikuyo se reproduce principalmente por vía vegetativa, mediada por el hombre a grandes distancias, y la especie exhibe una baja diversidad entre individuos dentro y fuera de Colombia (Pudzianowska *et al.* 2020; Arango *et al.* 2022). Segundo, en campo, es difícil distinguir dónde comienza y dónde termina un estolón debido al sistema de raíces enmarañadas.

2.1.2. Diversidad genética

Extrajimos ADN de las hojas de 146 individuos de pasto Kikuyo recolectados en distintas fincas (Tabla 1). Preparamos una librería genómica de representación reducida (RRGL) para cada muestra utilizando la enzima de restricción ApeKI. Extrajimos la RRGL de acuerdo con los primers. Finalmente, secuenciamos las librerías en dos líneas separadas utilizando la plataforma HiSeqXten de Illumina a través de 150bp pair-end y finalmente demultiplexamos utilizando los servicios de Macrogen Inc., Corea. Realizamos la llamada de novo de SNP (Single Nucleotide Polymorphism) entre individuos utilizando el comando DeNovoGBS de la plataforma Next-Generation Sequencing Experience Platform (NGSEP) 4.0.2. (Parra-Salazar *et al.* 2021). Tras el proceso de filtrado de calidad, obtuvimos una matriz de datos de 514 SNP con un 9,86% de datos perdidos. Cada SNP tuvo cuatro alelos por locus, pero todos con variantes bialélicas generando 1.028 alelos y 67.645 genotipos. Utilizamos esta matriz de datos a través de 146 individuos para calcular la diversidad genómica, la identificación de clones y la estructura genética de la población bajo el software GenoDive 3.0 (Meirmans 2020) y el análisis de agrupamiento para encontrar el algoritmo óptimo y el número de clústeres utilizando el paquete optCluster en R (Sekula *et al.* 2017). Encontramos dos números óptimos de grupos, dependiendo del método. Bajo el K-means el número óptimo de agrupaciones genéticas fue K=2. Por el contrario, el análisis de agrupación demostró que el mejor algoritmo de agrupación era SOTA, y el nivel

óptimo de estructura era $K=5$ (Tabla 1). (Castillo 2020; Cerón-Souza I, Castillo-Sierra J, Reyes-Herrera PH, Berdugo-Cely, J, Parra-Salazar A, Lozano-Arce D, Duitama J, Avellaneda Y, & Vargas-Martínez JD, datos sin publicar).

2.2. Covariables

Todas nuestras observaciones previas mostraron la alta diversidad de agroecosistemas entre fincas dentro de Colombia. Esta variación incluyó el manejo y las características del suelo (Arango Gaviria *et al.* 2017; Acero Camelo *et al.* 2019; Escobar Charry *et al.* 2020, Loke *et al.* 2022). Por lo tanto, en este estudio, las tomamos como covariables. Correspondieron a 17 características del suelo que medimos dentro de cada finca y a una encuesta para los dueños de las fincas con 13 preguntas (nueve cualitativas y cuatro cuantitativas) para identificar el manejo de los pastos/sistema productivo, donde crece el pasto Kikuyo y se utiliza para alimentar animales en las tierras altas de Colombia.

2.2.1. Características del suelo de cada finca

pH, conductividad eléctrica (CE), materia orgánica (MO), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), sodio (Na), capacidad de intercambio catiónico (CIC), azufre (S), boro (B), aluminio intercambiable (Al^{3+}), acidez, hierro (Fe), manganeso (Mn), zinc (Zn) y cobre (Cu). Siguiendo la técnica de potenciometría, medimos el pH con un pH-metro (inoLab pH 720; Xylem Analytics, Weilheim, Alemania), y la CE con un conductímetro (HI 9835; Hanna Instruments, Smithfield, RI, EE.UU.). Se utilizó el método Walkey-Black para medir la MO, mezclando 0,1-.5 g de suelo (según el color del suelo) con 10 mL de $K_2Cr_2O_7$ y 5 mL de ácido sulfúrico (Graham 1948), con cuantificación en un espectrómetro UV-Vis (LAMBDA 25; PerkinElmer, Waltham, MA, EE.UU.). El P disponible se midió mediante la técnica de Bray II (Page 1983) y cuantificación en espectrómetro UV-Vis (LAMBDA 25). K, Ca, Mg, Na y CIC se determinaron mediante extracción con acetato de amonio (1 M, pH 7) (Icontec 2016). Para S y B del suelo, se utilizó un método turbidimétrico basado en fosfato cálcico monobásico (Icontec 2005), seguido de cuantificación por absorción atómica (280FS AA; Agilent, Santa Clara, CA, USA). Para las medidas de Al^{3+} intercambiable y acidez, se siguió el método Kell, con 2,5 g de suelo mezclado

con 25 mL de KCl (Icontec 2008). Las concentraciones de Fe, Mn, Zn y Cu se determinaron mediante el método de Olsen modificado (Pérez López 2013).

2.2.2. Manejo de los pastos/sistema productivo

La encuesta dirigida a los agricultores propietarios de cada una de las 146 explotaciones ganaderas de las tierras altas elegidas para la recogida de muestras de hierba Kikuyo se centró en la identificación de la gestión de los pastos/sistemas productivos en los lugares donde se midieron y recogieron muestras de pasto Kikuyo. Las nueve preguntas cualitativas tenían opciones múltiples con una única selección. Las cuatro preguntas cuantitativas requerían respuestas abiertas (Tabla S2).

2.3. Variables fenotípicas de respuesta

2.3.1. Características morfométricas

Dentro del área de 50x50 cm para cada una de las 146 fincas, seleccionamos al menos un estolón de 50 cm con hojas y lo georreferenciamos con un GPS (Magellan eXplorist 510; Digital, China). Lo extrajimos y medimos 11 variables in situ (Morris 2009; Arango Gaviria *et al.* 2017): ancho del estolón (utilizando un calibrador digital), ancho del nudo, ancho de la lámina, longitud de la lámina, ancho de la vaina, longitud de la vaina, longitud del estolón, longitud del entrenudo y altura de la planta (desde el suelo hasta la altura máxima de las plantas no perturbadas) (todo en centímetros); y número de tallos y láminas (contados directamente del estolón seleccionado).

2.3.2. Masa forrajera y valor nutritivo

Tras las mediciones morfológicas, se cortó toda la masa forrajera superior a 10 cm del interior del marco de 50 por 50 cm. Las muestras se pesaron in vivo y se secaron en un horno de aire forzado a 65°C durante 48 h para determinar el peso seco total del forraje. Se tomó una submuestra de hojas y tallos (100 g) para medir el valor nutritivo. Se utilizó espectroscopia de infrarrojo cercano para medir seis variables de rasgos nutritivos: porcentaje de proteína cruda (PC), fibra detergente neutra (FDN), fibra detergente ácida (FDA), Ca, P y una estimación de la energía neta de

lactación (EN_L, Mcal/kg). Cada muestra seca se depositó en una copa anular de 50 mm de diámetro y se escaneó con un espectrómetro Vis/NIR de barrido (NIRSystems modelo 6500; FOSS, Hillerød, Dinamarca), midiendo los espectros con WinISI 4.7.0 (FOSS), siguiendo protocolos estandarizados previos (Ariza-Nieto *et al.* 2018).

2.4. Análisis estadístico

2.4.1. Variación fenotípica del pasto Kikuyo según las variables explicativas

Se calcularon la media y la desviación estándar de las 146 muestras de pasto Kikuyo para cada una de las 18 medidas fenotípicas (11 características morfométricas, masa forrajera y seis nutricionales). A continuación, se realizó un ANOVA unidireccional para cada medida fenotípica, separando las muestras por variables explicativas como el departamento, la altitud o el grupo genético, utilizando Rstudio 4.1.2. (RStudio Team 2020). Las medidas fenotípicas se transformaron con una distribución no normal utilizando la raíz cuadrada o transformación de Johnson en el paquete R Johnson L4 (Santos Fernández 2015). Si el ANOVA era significativo ($P < 0.05$), utilizamos el método Tukey para realizar comparaciones múltiples por pares con el mismo valor P -value.

También utilizamos el análisis de componentes principales (ACP) sin restringir las variables que podían explicar la variación fenotípica (es decir, las 11 características morfométricas, la masa forrajera y los seis valores nutricionales) (Capblancq y Forester 2021). El ACP calcula los valores propios y explica la varianza de cada valor propio. Si una de estas variables explicara la diversidad fenotípica, cabría esperar cierta estructura en la distribución de los 146 puntos de datos en las dos o tres primeras dimensiones en función de la ubicación, la altitud o el grupo genético. El ACP se realizó con el paquete R factoextra ver. 1.0.7 (Kassambara y Mundt 2020) y devtools ver. 2.3.2. (Wickham *et al.* 2020)

2.4.2. Caracterización de las fincas ganaderas en función de los suelos y el manejo de los pastos/sistema productivo

Con el fin de visualizar la variación en los suelos de las explotaciones y la gestión de pastos/sistemas productivos a través de variables explicativas como departamentos, altitudes y grupos genéticos, construimos tablas de frecuencias para rasgos cualitativos de gestión de pastos/sistemas productivos, y medias y errores estándar para rasgos cuantitativos de gestión de pastos/sistemas productivos y calidad del suelo. También realizamos un análisis factorial múltiple para examinar la variación entre explotaciones en función de los suelos y la gestión de los pastos/sistemas productivos que integraba variables cuantitativas y cualitativas en los paquetes R FactoMineR 2.3 (Lê *et al.* 2008) y factoextra 1.0.7 para la visualización de los resultados. El MFA calculó los valores propios/varianzas retenidas por cada dimensión (eje), la contribución de cada grupo a las medidas y la correlación entre las variables cuantitativas y las dimensiones (Kassambara 2017). Así, las 30 variables se separaron en tres grupos. El primer grupo, gestión cualitativa de pastos/sistemas productivos, correspondía a nueve variables cualitativas y categóricas (es decir, sistema productivo, estado del pasto Kikuyo, sistema de pastoreo, incidencia de heladas en el pasto Kikuyo, renovación de pastos, fertilización, control de malas hierbas y plagas, otros cultivos forrajeros y suplementación). El segundo grupo, denominado gestión cuantitativa de los pastos/sistemas productivos, correspondía a cuatro variables cuantitativas y continuas (es decir, producción de leche por vaca y día, carga ganadera, número de reses y periodo de descanso). El tercer grupo, denominado rasgos del suelo, correspondía a las 17 variables cuantitativas y continuas utilizadas para describir el suelo de cada explotación.

2.4.3. Variación fenotípica del pasto Kikuyo por variables explicativas y covariables

Para complementar el ACP, realizamos análisis de redundancia (RDA) y RDA parcial (pRDA) en el paquete R vegan 2.6-2 (Oksanen *et al.* 2014) para buscar las mejores variables explicativas en función de la posibilidad de formar grupos por las variables explicativas y covariables consideradas en el análisis (Capblancq y Forester 2021). Las variables de respuesta fueron 18 mediciones fenotípicas a través de las 146 muestras de pasto Kikuyo (es decir, los 11 valores morfométricos, de masa forrajera y seis nutricionales). Las variables explicativas fueron la altitud ($n = 3$), la ubicación ($n = 6$) y el grupo genético ($n = 2$). Por último, fueron covariables el suelo de cada explotación ($n = 17$) y la gestión de los pastos/sistemas productivos ($n = 13$, nueve cualitativas y cuatro cuantitativas). Dado que se obtuvieron ambas estructuras genéticas

poblacionales óptimas, realizamos dos análisis RDA y pRDA, uno asumiendo dos conglomerados genéticos ($K = 2$) y el otro asumiendo cinco conglomerados genéticos ($K = 5$).

En primer lugar, utilizando la función R `decostand`, transformamos las variables de respuesta mediante la transformación de Hellinger para obtener la normalidad y ajustar la varianza. A continuación, utilizamos la función RDA en R para especificar los efectos de todas las variables explicativas y covariables sobre las variables de respuesta e identificar la inercia y la contribución de la varianza restringida y no restringida. Además, utilizamos la partición de la varianza con pRDA para identificar la contribución de las variables explicativas, suelo y gestión de pastos/sistemas productivos. Por último, utilizando la función `ordistep` de R, aplicamos 10 000 permutaciones para determinar la importancia relativa de cada mutación. El análisis de correlación de Pearson se realizó en RStudio 4.1.2. (RStudio Team 2020). Determinamos la significación de la correlación utilizando las covariables más críticas de los suelos de las explotaciones y los rasgos cuantitativos de gestión de pastos/sistemas productivos obtenidos en el análisis pRDA con las mediciones fenotípicas del pasto Kikuyo.

3. Resultados

3.1. Medidas fenotípicas

Las mediciones morfométricas de 146 muestras de pasto Kikuyo arrojaron las siguientes medias: número de macollos 9.17, número de láminas 50.29, altura de la planta 33.27 cm, ancho del nudo 0.36 cm, ancho del estolón 0.43 cm, ancho de la lámina 0.49 cm, ancho de la vaina 0.43 cm, longitud de la lámina 15.68, longitud de la vaina 1.46 cm, longitud del estolón 53.82 cm y longitud del entrenudo 2.70 cm (Tabla S3). La masa media de forraje fue de 2482 kg MS/ha. Las medias para el análisis del valor nutritivo fueron: FDN 57.02%, FDA 32.62%, PC 17.00%, NEL 1.29 Mcal/kg, Ca 0.39% y P 0.31% (Tabla S3).

El análisis de correlación de las variables fenotípicas mostró una correlación negativa significativa entre la masa de forraje y la FDN y la FDA. La masa forrajera, la PC, la NEL y los niveles de Ca y P se correlacionaron positivamente de forma significativa. La altura de la planta se correlacionó positivamente con la longitud de la vaina, la anchura y longitud de la lámina, la

anchura del estolón y la anchura de la vaina. Además, la longitud de la vaina se correlacionó positivamente con la longitud del entrenudo, la anchura y longitud de la lámina, la anchura del estolón y la anchura de la vaina. Asimismo, el número de tallos se correlacionó positivamente con la anchura del nudo y el número de láminas. Sin embargo, el número de tallos se correlacionó negativamente con el número de láminas y el ancho del estolón y la vaina. El ancho de la lámina se correlacionó positivamente con la longitud de la lámina y la anchura de la vaina. El ancho del estolón se correlacionó positivamente con la anchura de la vaina y la anchura del nudo. La longitud del estolón se correlacionó positivamente con el ancho del nudo, y el ancho del nudo se correlacionó positivamente con el ancho de la vaina (Tabla S20).

Cuando analizamos las medidas fenotípicas por departamentos, 10 variables no mostraron diferencias. Estas fueron el número de tallos, el número de láminas, el ancho del estolón, el ancho de la lámina, la anchura de la vaina, la longitud de la lámina, la longitud del estolón, la longitud del entrenudo, la anchura del nudo y el Ca. Se encontraron diferencias significativas para las ocho medidas fenotípicas restantes (ANOVA de una vía, $P < 0.05$). La altura de la planta fue mayor en Nariño (37.68 cm) y menor en Tolima (28.2 cm). La longitud de la vaina fue mayor en Antioquia (1.79 cm) y menor en Santander (1.51 cm), mientras que los demás departamentos presentaron valores intermedios. Las variables asociadas al valor nutritivo del pasto Kikuyo mostraron siempre a Antioquia y Santander como los departamentos más contrastantes. Boyacá, Cundinamarca, Nariño y Tolima tuvieron valores estadísticamente iguales o intermedios entre ellos. Antioquia tuvo la mayor masa forrajera (3501.7 kg MS/ha) y concentración de P (0.35%) de todos los departamentos, incluyendo a Santander, con los valores más bajos (es decir, 1625.8 kg MS/ha y 0.25%). Además, Antioquia y Nariño tuvieron los valores más altos de PC (18.45% y 19.23%) y NE_L (1.33 y 1.33 Mcal/kg), y Santander tuvo los valores más bajos para ambas variables (14.14% PC y 1.21 Mcal/kg para NE_L). Por otro lado, Santander tuvo la mayor FDN (61,14%) y FDA (35.53%), y Antioquia la menor (53.78% FDN y 30.39% FDA) (Tabla S4).

En el caso de la altitud, ninguna de las 18 variables mostró diferencias significativas, excepto la masa forrajera, que disminuyó con la altitud así: 2769.15 kg/ha para el rango más bajo, 2336.87 kg/ha para el rango medio y 2128.56 kg/ha para el rango más alto (Tabla S5).

El ANOVA de una vía no fue significativo ($P > 0.05$) para los dos grupos genéticos (A y B) en las 18 variables fenotípicas (Tabla S6).

3.2. Caracterización de las fincas ganaderas en función del manejo de los pastos/sistema productivo y de los suelos

En las 146 fincas, el sistema productivo más común era el lechero (71%), seguido del sistema de carne (15%) y el de doble propósito (14%). El 49% de las explotaciones tenía buenas condiciones de pasto Kikuyo, el 37% condiciones moderadas y el 14% condiciones perjudiciales. El método de pastoreo más popular en las explotaciones era la rotación (62%), seguida del pastoreo continuo (19%) y, en último lugar, la restricción forrajera mediante el amarre de los animales con estaca (18%). Las heladas afectan al pasto Kikuyo en el 58% de las explotaciones, mientras que el 42% no las afecta. Sólo el 26% de los agricultores han renovado las praderas de Kikuyo, y el 53% realizan fertilización del pasto Kikuyo, y el 47% de las explotaciones no fertilizan.

Antioquia fue el departamento con mayor producción significativa de leche por vaca (15.44 L por día), seguido de Cundinamarca (10.76 L por día) y Nariño (8.45 L por día). La producción mínima de leche por vaca fue en Santander (3.46 L por día). Los demás departamentos, como Boyacá y Tolima, mostraron una producción de leche intermedia. Asimismo, Antioquia mostró la mayor capacidad de carga (2.13 animales/ha), y Tolima tuvo la menor capacidad de carga (0.77 animales/ha). Los demás departamentos mostraron una capacidad de carga intermedia. Asimismo, Antioquia y Tolima tuvieron la mayor área de pastoreo (36.85 y 42.97 ha, respectivamente). Nariño, Boyacá y Santander tuvieron la menor área de pastoreo (8.70, 8.80 y 12.87 ha en promedio, respectivamente), mostrando Cundinamarca un valor intermedio entre ellos. Finalmente, el periodo de pastoreo más rápido fue en Antioquia (35.78 días), seguida por Nariño (50.77 días). El mayor periodo de pastoreo se evidenció en Tolima y Santander (67.33 y 63.45 días), con Boyacá y Cundinamarca mostrando valores intermedios (Tabla S8).

Cuando se comparó la variación de estas cuatro variables cuantitativas del pasto por altitud, se encontró que sólo la producción de leche tuvo diferencias significativas. La menor producción de leche se presenta en altitudes bajas (1700 – 2.300 m s.n.m.) con 7.66 L/día/vaca. En comparación, la altitud media (2301 – 2700 m s.n.m.) tiene la mayor producción con 10.56

L/día/vaca y la altitud alta (2700 – 3200 m s.n.m.) la producción de leche intermedia 9.48 L/día/vaca (Tabla S9).

Las variables cuantitativas del manejo de los pastos/sistemas productivos no fueron significativamente diferentes entre los dos grupos genéticos (Tabla S10).

El análisis de correlación para las variables edáficas reveló correlaciones positivas entre CE, MO, P, Cu y Zn, excepto entre CE y Cu (Tabla S20). Las estadísticas descriptivas de los suelos de las fincas sugieren diferencias en la taxonomía de los suelos por departamento. Antioquia y Cundinamarca presentaron menores valores de pH y mayor CE. Antioquia mostró niveles significativamente más altos de MO, P, Al, Mg, Fe y Cu, y niveles más bajos de S y K, que los otros departamentos (Tabla S11). Cuando comparamos las 17 características del suelo por altitud, sólo el Fe mostró diferencias significativas, y un gradiente de mayor concentración de Fe con el aumento de la altitud (Tabla S12). Los rasgos del suelo no mostraron diferencias significativas entre los dos grupos genéticos (Tabla S13).

Para el MFA, separamos la información de la explotación en tres grupos: características del suelo (17 variables), y gestión de pastos/sistema productivo tanto cuantitativo (cuatro variables) como cualitativo (nueve variables). Las cinco primeras dimensiones del MFA explicaron el 52.95% de la variación entre explotaciones (es decir, el 21.19% en la primera dimensión, el 13.04% en la segunda dimensión, el 7.01% en la tercera dimensión, el 6.13% en la cuarta dimensión y el 5.56% en la quinta dimensión) (Tablas S14). Dentro de la primera dimensión, la gestión de los pastos/sistemas productivos tuvo la mayor contribución (42.64%), seguida de la gestión cualitativa de los pastos/sistemas productivos (42.58%) y los rasgos del suelo (14.78%). Dentro de la segunda dimensión, los rasgos del suelo explicaron el 82.55% de la variación, mientras que el manejo cualitativo y cuantitativo de los pastos/sistemas productivos contribuyeron con el 10.83% y el 6.64% de la variación, respectivamente (Cuadros S15).

Centrándonos en el grupo de variables cuantitativas (es decir, el manejo cuantitativo de los pastos/sistemas productivos y los rasgos del suelo), las dos variables con mayor contribución en la primera dimensión fueron la producción de leche (es decir, litros por vaca por día) (21.3%) y el periodo de descanso (11.09%). Además, en esta primera dimensión, la producción lechera y la

carga ganadera se correlacionaron positivamente con la MO, el Zn y el Cu del suelo. Estas variables se correlacionaron negativamente con el periodo de descanso, el número de cabezas de ganado y el pH del suelo. En la segunda dimensión, las variables con mayor contribución fueron la CIC del suelo (11.91%) y la concentración de Mg (9.82%) (Fig. 2, Tabla S16).

El MFA para las variables cualitativas de gestión de pastos/sistema productivo mostró asociaciones entre las variables medidas. Por ejemplo, las explotaciones con un sistema productivo exclusivamente lechero, con buenas condiciones del pasto Kikuyo (es decir, color verde y altura >30 cm), efecto de las heladas sobre el pasto Kikuyo, pasto Kikuyo fertilizado, rotación de la carga ganadera y renovación de los pastos se encuentran en los cuadrantes de la derecha (Fig. 2). En comparación, las explotaciones del cuadrante izquierdo tienen como sistema productivo doble propósito (es decir, leche y carne) o exclusivamente el de carne. Estas explotaciones no informaron de daños por heladas en el pasto Kikuyo, y estaba en mal estado (es decir, color amarillo y altura <20 cm) o en estado moderado (es decir, color verde limón y altura 20-30 cm). Estas fincas también aplicaban prácticas deficientes de manejo del pasto, incluido el método de pastoreo, ya fuera continuo (es decir, cuando los animales pastan durante un periodo prolongado en una única zona) o pastoreo restringido (es decir, cuando los animales están atados o amarrados a una estaca) para controlar el pastoreo. Además, no hubo renovación de praderas, fertilización, control de arvenses y plagas, plantación de cultivos forrajeros, ni suplementación del hato ganadero (Fig. 3, Tabla S17).

3.3. Variación fenotípica del pasto Kikuyo basada en el análisis de componentes principales

El ACP mostró asociación entre las 18 variables fenotípicas del pasto Kikuyo. La anchura de la vaina, la anchura del estolón, la anchura de la lámina, la longitud de la lámina y la longitud de la vaina se correlacionaron en los ejes superiores derechos, pero se correlacionaron negativamente con el número de láminas y el número de tallos. La EN_L y la PC se correlacionaron en los ejes inferior derecho y negativamente con la FDN y la FDA. Por último, la masa de forraje y los niveles de Ca se correlacionaron en los ejes superior derecho (Fig. 4a).

Las dos primeras dimensiones del ACP explicaron el 45.59% de la variación (26.91% para la primera dimensión y 18.67% para la segunda) (Tabla S18). En la primera dimensión, las variables con mayor contribución a la varianza fueron la FDN (19.30%), la FDA (18.63%) y la ENL (18.41%). Para la segunda dimensión, las variables con mayor contribución fueron las morfométricas, como el número de láminas (19.06%), la anchura de la vaina (19.06%) y la anchura del estolón (18.91%) (Tabla S19). Después del cálculo de los centroides, los puntos de pasto Kikuyo mostraron separación espacial por localidad para Antioquia y Santander, mientras que los otros departamentos se traslaparon (Fig. 4a). Los centroides para altitud y las dos estructuras genéticas óptimas ($K = 2$ o $K = 5$) no mostraron diferenciación entre las categorías (Fig. 4b, c).

3.4. Variación fenotípica del pasto Kikuyo basada en RDA y pRDA

El RDA mostró que las variables explicativas y las covariables explicaban el 39.09% y el 41.53% de la variación de las variables de respuesta, suponiendo una estructura genética de la población de $K = 2$ y $K = 5$, respectivamente, correspondiendo el 60.91% y el 58.47% a la varianza no explicada (Tabla 2). El pRDA corroboró este patrón y mostró que el 17% de la varianza explicada correspondía a las variables explicativas. En cuanto a las variables explicativas, el departamento y la altitud explicaron significativamente la varianza fenotípica ($P < 0.05$), siendo el departamento más significativo que la altitud según el valor del criterio de información de Akaike (AIC) y el valor P . En cambio, el grupo genético no tuvo ningún efecto con ninguna de las dos estructuras genéticas poblacionales óptimas (Tablas 2 y 3).

En el caso de las covarianzas, los resultados fueron idénticos para las dos estructuras genéticas óptimas. Los pastos y el sistema productivo explicaron el 13,83% de la varianza. De ellas ocho variables resultaron significativas ($P < 0.05$). Corresponden a fertilización, producción de leche, condición del pasto Kikuyo, suplementación, período de descanso, sistema de pastoreo, sistema productivo y control de malezas y plagas, ordenadas de menor a mayor AIC. En comparación, las características del suelo explicaron el 9,00% de la varianza. Cinco características del suelo fueron significativamente diferentes ($P < 0.05$), como la conductividad eléctrica, el fósforo, el zinc, el cobre y la materia orgánica, clasificadas de menor a mayor AIC (Tabla 2 y Tabla 3).

Finalmente, encontramos correlaciones significativas por pares entre la variación de las variables fenotípicas con las covariables. En el suelo, cuando la conductividad eléctrica aumenta la masa forrajera, la proteína bruta, la energía neta de lactancia, el calcio y el fósforo son mayores en el pasto Kikuyo. Por el contrario, a mayor conductividad eléctrica en los suelos, menor detergente neutro y fibra detergente ácida en el pasto Kikuyo. La materia orgánica de los suelos también presenta una correlación positiva con el calcio y el fósforo, pero negativa con el contenido de fibra en el pasto Kikuyo. Finalmente, cuando el fósforo, el cobre y el zinc aumentaron en los suelos, la En el caso de la covarianza, los resultados fueron idénticos para ambas estructuras genéticas óptimas. Los pastos/sistema productivo explicaron el 13.83% de la varianza, y ocho variables resultaron significativas ($P < 0.05$): fertilización, producción lechera, estado del pasto Kikuyo, suplementación, período de descanso, capacidad de carga, sistema productivo y control de arvenses y plagas (ordenadas de menor a mayor AIC). En comparación, los rasgos del suelo explicaron el 9.00% de la varianza. Cinco rasgos del suelo fueron significativos ($P < 0.05$): CE, P, Zn, Cu y MO (ordenados de menor a mayor AIC) (Tablas 2 y 3).

Encontramos correlaciones por pares significativas entre la variación de la variable fenotípica (respuesta) y las covariables. Cuando la CE aumentó en el suelo, la masa forrajera, PC, EN_L, Ca y P fueron mayores en el pasto Kikuyo. Por el contrario, la CE del suelo se correlacionó negativamente con la FDN y la FDA en el pasto Kikuyo. La MO del suelo también se correlacionó positivamente con el Ca y el P en el pasto Kikuyo, pero negativamente con el contenido de FDN y FDA.

Cuando el P, el Cu y el Zn aumentaron en los suelos, la masa forrajera, el Ca y el P aumentaron en el pasto Kikuyo, pero la FDN y la FDA disminuyeron (Tabla S20).

El periodo de descanso mostró una correlación negativa con la producción de leche, y con la MO, Zn, Cu y P en el suelo. Además, la producción de leche se correlacionó positivamente con la longitud de la lámina, longitud de la vaina, número de macollos, masa forrajera, PC, EN_L, Ca y P en el pasto Kikuyo (Tabla S20).

4. Discusión

El pasto Kikuyo se introdujo en Colombia en 1928 con el fin de proporcionar una mejor fuente nutricional para alimentar a los animales en altas altitudes (Mesa Bernal 1959; Patiño 1969). El pasto Kikuyo es la principal fuente de alimentación del ganado lechero en el trópico alto colombiano, región que produce el 42,5% de la leche consumida en el país (Carulla y Ortega 2016). A pesar de las ventajas del uso del pasto Kikuyo, se necesita un plan nacional para ayudar a los ganaderos a mejorar la productividad y resiliencia a la variabilidad climática en las altas altitudes.

Específicamente, es esencial determinar si el pasto Kikuyo en Colombia responde de manera diferente a las condiciones ambientales debido a diferencias en el genotipo. Hasta donde sabemos, este es el primer estudio que aborda esta cuestión. Aquí, analizamos la diversidad fenotípica del pasto Kikuyo usando muestras con un perfil de diversidad genética junto con otras variables incluyendo ubicación, altitud y características de la finca tales como las características del suelo y manejo de pastos/sistemas productivos en Colombia.

De acuerdo con nuestra hipótesis, el estudio demostró que la diversidad genética es insignificante a la hora de explicar la diversidad fenotípica observada en muestras de pasto Kikuyo procedentes de explotaciones ganaderas situadas en altas altitudes en Colombia. Nuestro estudio genético paralelo estableció previamente la existencia de un clon generalizado en todo el país, y entre dos y cinco grupos genéticos en las explotaciones, con escasas diferencias genéticas entre ellos que no presentan ningún patrón geográfico. Aquí, ampliamos el análisis para demostrar que el ambiente, más que la estructura genética de la población es más crítica para explicar la diversidad fenotípica del pasto Kikuyo a través de fincas ganaderas de altura en Colombia. Este resultado confirma que a pesar de la baja diversidad genética entre las muestras, cada una, probablemente debido a su poliploidía, tenía suficiente variación genética en pie para responder de manera similar a las idénticas condiciones ambientales sin ninguna evidencia de adaptación local 95 años después de la primera introducción del pasto Kikuyo a Colombia (Castillo 2020; Cerón-Souza I, Castillo-Sierra J, Reyes-Herrera PH, Berdugo-Cely, J, Parra-Salazar A, Lozano-Arce D, Duitama J, Avellaneda Y, & Vargas-Martínez JD, datos sin publicar)

Una vez establecido la no significancia ($P > 0.05$) de la estructura genética poblacional a partir del análisis, encontramos que los factores ambientales explican entre el 39-42% de la variación

fenotípica, sugiriendo que otras variables no incluidas en este estudio son esenciales. A continuación, analizamos las variables que explican esta variación y sugerimos trabajos futuros.

4.1. El efecto de la localidad

Las localidades (es decir, los departamentos) fueron muy significativas para explicar la variación del rasgo fenotípico, con un AIC más alto en los dos modelos, asumiendo una estructura de dos o cinco grupos genéticos, que los efectos de altitud y grupo genético. Las variaciones fenotípicas más contrastantes se encontraron en Antioquia y Santander. Además, los rasgos edáficos diferenciaron a Antioquia de otros departamentos. Los ganaderos antioqueños tienen una larga tradición en la aplicación de cal y fertilizantes nitrogenados y de P a los suelos. Estudios previos han demostrado que el pasto Kikuyo responde eficientemente a la fertilización del suelo, cambiando sus cualidades nutricionales (Mejía-Taborda *et al.* 2014; Ruiz Buitrago *et al.* 2014; Acero-Camelo *et al.* 2020; Mancipe-Muñoz *et al.* 2022; Wang *et al.* 2022; Awadelkareem *et al.* 2023). Así, aunque la taxonomía de los suelos y otras características ambientales pueden diferir en Antioquia de las de otros departamentos, planteamos la hipótesis de que el manejo de los pastos, más que la ubicación, modifica la morfología del pasto Kikuyo. En consecuencia, sugerimos que futuros estudios consideren tener diferentes niveles de manejo de pastos en el mismo departamento para entender si la localidad afecta la morfología del pasto Kikuyo.

El efecto de la altitud

La localidad y la altitud explicaron el 17% de la variación fenotípica observada en este estudio. Sin embargo, la altitud fue significativa ($P = 0.04$) sólo cuando utilizamos una estructura genética de $K = 5$, y la masa forrajera fue la única medida fenotípica con una diferencia significativa debida a la altitud.

Estudios previos determinaron que, a mayor altitud dentro de Colombia, menor es la masa forrajera del pasto Kikuyo debido a que la tasa de crecimiento y emergencia foliar a bajas temperaturas son bajas y afectan la morfología (Arango Gaviria *et al.* 2017; Escobar Charry *et al.* 2020). Además, las bajas temperaturas reducen la movilización de las reservas de carbohidratos y la actividad enzimática, reduciendo así la fotosíntesis en la planta y la acumulación de biomasa

de los pastos C4 (Marais y Figenschou 1990). A pesar de este patrón, hay que tener cuidado al interpretar los resultados, ya que realizamos una única medición de la masa forrajera. La masa forrajera depende del crecimiento del pasto, pero también se ve afectada por otros factores como el periodo de descanso (rebrote) en el momento de la recolección del forraje y la severidad del pastoreo antes de la colecta de los datos (Molina-Gerena 2018; Acero Camelo 2019; Escobar Charry *et al.* 2020). Por lo tanto, los futuros estudios que consideren los efectos de la altitud deberían incluir la masa de forraje muestreada en diferentes momentos en la misma explotación para permitir el cálculo de la acumulación de biomasa.

4.3. El efecto del manejo de los pastos/sistema productivo y de las características de los suelos.

Como se observó en nuestro análisis, el efecto de la gestión de los pastos/sistemas productivos y de las características del suelo en las explotaciones enmáscara el efecto de la localidad y la altitud. De hecho, estas dos covariables fueron más importantes de lo que habíamos considerado previamente durante el diseño del muestreo, explicando el 33% de la variación fenotípica. Concretamente, ocho variables de manejo de los pastos/sistemas productivos fueron cruciales para explicar la variación fenotípica del pasto Kikuyo, entre ellas la fertilización, la producción lechera, las condiciones del pasto Kikuyo, la suplementación, el periodo de descanso, capacidad de carga, el sistema productivo y el control de arvenses. Por lo tanto, el cambio de estas variables de manejo también significa una modificación de la morfología y el valor nutricional del pasto Kikuyo en el trópico alto de Colombia.

Las bajas temperaturas y la baja disponibilidad de P en el suelo están asociadas con las altas altitudes en Colombia y el crecimiento limitado de las plantas (Hofstede 1995). La fertilización en las fincas ganaderas es crucial porque agrega nutrientes a los suelos, como P y nitrógeno, que promueven el crecimiento y la variación en los fenotipos del pasto Kikuyo (Morrison 1966). Así, confirmamos que la fertilización aumenta el rendimiento de biomasa (Mejía-Taborda *et al.* 2014; Ruiz Buitrago *et al.* 2014; Acero-Camelo *et al.* 2020). Del mismo modo, el periodo de descanso es esencial para la gestión de los pastos/sistemas productivos. La calidad del forraje antes del pastoreo disminuye con la edad de la planta (Avellaneda *et al.* 2020), y con el aumento de altura y biomasa. Los forrajes maduros tienen mayores concentraciones de compuestos indigeribles,

porque la lignina limita el alcance de la digestión (Moore y Jung 2001). Por lo tanto, para un mejor manejo de los pastos y de los sistemas productivos, los estudios futuros deben centrarse en la asociación entre la fertilización y los períodos de descanso, lo que resulta en una buena masa forrajera y valor nutritivo (Castañeda Colorado *et al.* 2008). La productividad bovina, los pastos, el manejo del sistema productivo y la calidad nutritiva del forraje están estrechamente relacionados en los sistemas pastoriles (Avondo *et al.* 2013; Shakhane *et al.* 2013). Se debe mantener una buena relación entre la producción de biomasa y la calidad de los pastos para aumentar la producción de leche. El indicador es el número de hojas. Para el pasto Kikuyo en altitudes de 2552 m s.n.m., el número máximo de hojas es cinco, y para altitudes de 2914 m s.n.m., el número máximo de hojas es siete (Escobar Charry *et al.* 2020). Por encima de estos valores, el contenido de FDN puede restringir el consumo de alimento y limitar la producción de leche (ver Tabla S20), obligando a suplementar con recursos alimenticios altamente solubles (Fulkerson *et al.* 2010; García *et al.* 2014). Además, la productividad y el consumo de pasto Kikuyo están estrechamente relacionados. La producción de leche varía en función del manejo de los pastos y de la superficie de prado disponible (Correa *et al.* 2008; Avellaneda-Avellaneda *et al.* 2022).

Las arvenses en los pastos afectan a la productividad, persistencia y calidad nutricional del forraje (Tozer *et al.* 2011; Lavarello Herbin *et al.* 2020). En las gramíneas, el área foliar específica, el aumento de la pared celular y la reducción de los componentes nitrogenados están asociados al efecto sombra de las arvenses (Meziane y Shipley 1999), y los efectos citados reducen el valor nutritivo del pasto. Además, las pérdidas de productividad de los pastos debidas a la competencia de las arvenses pueden explicarse por una disminución del tamaño del tallo. La reducción de la productividad se debe a la competencia de recursos entre los pastos y las arvenses.

Simultáneamente, la reducción de la persistencia está relacionada con una baja densidad de tallos en el espacio horizontal (Hume 1991; Nurjaya y Tow 2001; Tozer *et al.* 2011).

Este estudio también demostró cinco variables significativas que explican la variación fenotípica del pasto Kikuyo respecto a las características del suelo: CE, P, Zn, Cu, and MO. El contenido de agua, la textura, y los iones intercambiables en el suelo influyen en la CE, la cual es un índice de salinidad. Alta salinidad en los suelos usualmente causa problemas porque limita la productividad agrícola (Rozema y Flowers 2008). Una CE elevada genera estrés hídrico por sequía fisiológica y

estrés químico debido a la acumulación de iones nocivos (Na^+ y Cl^-) en concentraciones tóxicas (Munns 2011). Los pastos que crecen a niveles de salinidad del suelo >10 dS/m son tolerantes a la salinidad (Harivandi *et al.* 1992), y observamos que el pasto Kikuyo es tolerante a la salinidad porque, a mayor CE del suelo, encontramos mayor masa forrajera, CP, EN_L , Ca y P, y menos fibra, en el pasto Kikuyo (Russell 1976; Muscolo *et al.* 2013; Fraser *et al.* 2017). Sin embargo, otros estudios han indicado que, a mayores niveles de salinidad, la masa forrajera disminuye (Mills *et al.* 2004; Robinson *et al.* 2004; Radhakrishnan *et al.* 2006; Muscolo *et al.* 2013; Fraser *et al.* 2017). La masa forrajera acumulada en pasto Kikuyo a un nivel de salinidad de 25 dS/m presenta una reducción del 11% en comparación con un nivel de salinidad de 15 dS/m (Robinson *et al.* 2004). Es probable que la salinidad en las granjas donde se colectó el pasto sea manejable y promueva el efecto positivo que observamos. Además, la correlación positiva de la salinidad con la productividad del pasto Kikuyo puede estar asociada a la aplicación de fertilizantes, lo que demuestra que el uso de urea aumenta la salinidad del suelo (Han *et al.* 2015). Futuros estudios deberían centrarse en el umbral de salinidad de los suelos y en qué concentraciones se ve afectada la absorción de nutrientes esenciales, lo que repercute en la producción de biomasa y en las características morfológicas del pasto Kikuyo.

La MO del suelo presentó una correlación positiva con el Ca y el P en el pasto Kikuyo, y una correlación negativa con el contenido de fibra. Este patrón sugiere que las explotaciones integran las prácticas de fertilización para mejorar el suelo y aumentar la MO, lo que tiende a incrementar la retención de agua en el suelo, la disponibilidad de nutrientes, la biomasa y la producción de calidad. El efecto podría diferir entre localidades porque el clima, el paisaje y las perturbaciones también afectan a los niveles de MO (Dick y Gregorich 2004). En el presente estudio, la fertilización aumentó claramente la acumulación de MO, lo que tendió a incrementar la MO en el suelo a lo largo del tiempo, aunque otros factores relacionados con el medio ambiente también pueden influir. Por lo tanto, es importante estudiar el tipo y la cantidad de fertilizante utilizado en el pasto Kikuyo para altitudes altas en Colombia.

Finalmente, cuando el P, el Cu y el Zn aumentaron en los suelos, la masa forrajera, el Ca y el P también aumentaron en el pasto Kikuyo, pero la fibra disminuyó. Aunque faltan datos sobre los efectos del Cu y Zn del suelo en los rasgos productivos y nutritivos, nuestros resultados sugieren que estos minerales están asociados con la taxonomía del suelo y podrían determinar la

composición mineral del pasto Kikuyo (Jumba *et al.* 1995). Por lo tanto, sugerimos que los futuros estudios sobre el valor nutritivo del forraje incluyan la medición de los minerales en los suelos.

5. Estudios futuros

Una vez que establecimos la ausencia de efecto significativo ($P > 0.05$) de la estructura genética de la población a partir del análisis, encontramos que los factores ambientales explican el 39-42% de la variación fenotípica, lo que sugiere que otras variables no incluidas en este estudio son esenciales. A continuación, consideramos las variables que podrían explicar esta variación y sugerimos trabajos futuros. Según nuestros resultados, las variables meteorológicas fueron esenciales para determinar la asociación entre las variables medioambientales y el crecimiento y desarrollo del pasto Kikuyo.

Los futuros diseños de muestreo deberían incluir datos sobre radiación solar, temperatura y precipitaciones (Prieto y Sánchez 2004; Sbrissia *et al.* 2013). Es clave el diseño de ensayos en campos agronómicos para entender la relación entre el pasto Kikuyo, el medio ambiente, los animales y el manejo a través del tiempo en las diferentes cuencas lecheras donde predomina el pasto Kikuyo. Además, es necesario realizar experimentos sobre los efectos de los niveles de salinidad y la tolerancia máxima a la salinidad del pasto Kikuyo en Colombia para entender el umbral en el cual la tolerancia del pasto Kikuyo empieza a afectar sus características nutricionales. Además de los minerales y elementos del suelo, es fundamental integrar la microbiología y la estructura física del suelo en los datos futuros. Por último, medimos cualitativamente las variables más críticas de gestión de los pastos/sistemas productivos; sin embargo, debido a su importancia, sugerimos medirlas como variables cuantitativas en el futuro. Estos datos podrían informar cómo los planes de fertilización afectan la cantidad y calidad de biomasa y otros rasgos morfológicos; además, una fertilización excesiva de los suelos podría generar la misma cantidad y calidad de forraje que una fertilización menor (Mejía-Taborda *et al.* 2014). Este enfoque ayudaría a determinar los valores mínimos y máximos de cada variable para garantizar un efecto positivo sobre la morfología y los valores nutricionales que pueden ser manipulados para alimentar animales en fincas ganaderas de altura en Colombia variables y

crecimiento y desarrollo del pasto.

6. Conclusiones

Este estudio representa el primer intento de determinar la importancia de la estructura genética de la población de pasto Kikuyo para explicar la amplia variación fenotípica observada en las explotaciones ganaderas del trópico alto de Colombia que utilizan esta especie como fuente primaria de alimento para los animales. Utilizamos individuos genotipados de pasto Kikuyo para medir la variación fenotípica y otras variables ambientales. Nuestro análisis demostró que el efecto de la estructura genética era insignificante debido a la baja diversidad genética de esta especie tras 96 años de introducción intencional. Sin embargo, descubrimos que las prácticas de gestión adoptadas en las explotaciones son cruciales. La aplicación de una práctica apropiada de manejo de pastos/sistemas productivos es la mejor estrategia para mejorar la nutrición y persistencia del pasto Kikuyo en las altas altitudes colombianas. Dentro de las fincas, los factores más críticos relacionados con el fenotipo y la productividad del pasto Kikuyo son la fertilización, la producción de leche, las condiciones del pasto Kikuyo, el período de descanso, la suplementación, el manejo del pastoreo, el tipo de sistemas productivo y el control de arvenses y plagas. Además, se necesitan más estudios sobre la salinidad del suelo, la materia orgánica y el contenido de nutrientes (por ejemplo, fósforo, zinc y cobre) para una gestión adecuada de los pastos y los sistemas productivos. La investigación futura debería centrarse en determinar las respuestas y los umbrales de la hierba Kikuyo a las condiciones ambientales y las prácticas de gestión para maximizar su uso como alimento para el ganado.

7. Disponibilidad de datos

Este manuscrito y el material suplementario incluyen todos los datos obtenidos y analizados en este estudio.

8. Conflicto de intereses

Todos los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

9. Declaración de financiación

Esta investigación contó con el apoyo del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural de Colombia bajo los fondos TV17 para el proyecto titulado "Manejo agronómico del pasto Kikuyo para aumentar la productividad y disminuir los costos en lechería especializada en el trópico alto".

10. Declaración de contribución de los autores

JCS, ICS, YA y JDJV concibieron el estudio. JCS, EMM y JDJV realizaron el trabajo de campo. JCS e ICS dirigieron el análisis estadístico. JCS e ICS redactaron la primera versión del manuscrito. Todos los autores redactaron y aprobaron la versión final.

11. Agradecimientos

Este estudio fue parte de la tesis de maestría de JCS. Queremos agradecer a O. Albarracín por su invaluable colaboración durante el trabajo de campo y a Douglas Gómez por su diseño del muestreo de pasto Kikuyo basado en áreas de sostenibilidad en Colombia. Además, muchas gracias al personal de investigación de Obonuco (Nariño) y a la comunidad de asociaciones y productores de leche del trópico colombiano, como Asohatorhur, Colanta y el Comité Ganadero del Tolima, por facilitar toda la logística para el trabajo de campo.

12. Leyendas de las Tablas

Tabla 1. asignación genética poblacional de las 146 muestras de pasto Kikuyo por el departamento y la altitud de origen.

Tabla 2. Proporción de la varianza de las variables respuestas explicada por la localidad, la altitud, el grupo genético, las características del suelo y el manejo de los pastos/sistema productivo, utilizando un análisis de redundancia (RDA), y un general o detallado análisis de redundancia parcial (pRDA) para 146 muestras de pasto Kikuyo.

Tabla 3. Variables explicativas y covariables obtenidas para el análisis de redundancia parcial (pRDA) con función “ordistep”.

13. Leyendas de las figuras

Fig 1. Mapa de Colombia que presenta la distribución de 146 muestras de pasto Kikuyo, recolectadas en seis departamentos (Antioquia, Boyacá, Cundinamarca, Nariño, Santander y Tolima), y en tres rangos de altitud (2701 – 3200 m s.n.m. el más alto, 1700 – 2300 m s.n.m. el más bajo, 2301 – 2700 m s.n.m. el medio).

Fig 2. Análisis factorial múltiple (MFA) para las covariables (es decir, 17 características del suelo y cuatro cuantitativas del manejo de los pastos/sistemas productivos) a través de 146 fincas distribuidas en seis departamentos y tres rangos de altitud en las alturas colombianas. El gradiente de color representa la contribución de cada variable para explicar la varianza (es decir, desde la más baja en azul hasta la más alta en naranja).

Fig 3. Análisis factorial múltiple para nueve variables cualitativas del manejo de los pastos y del sistema productivo en 146 fincas ganaderas distribuidas en seis departamentos y tres rangos de altitud en la altura colombiana. **DPS:** Sistema Productivo Lechero. **UPS:** Sistema productivo de doble propósito (es decir, leche y carne). **BPS:** Sistema Productivo de Carne de bovino. **BKC:** Mala condición del pasto Kikuyo **GKC:** Buena condición del pasto Kikuyo (es decir, color verde y altura >30 cm). **MKC:** Moderada condición del pasto Kikuyo (es decir, color verde limón y altura entre 20 y 30 cm). **CGS:** Sistema de pastoreo continuo (es decir, cuando los animales pastan durante un periodo prolongado en una única zona). **LGS:** Sistema de pastoreo con restricción de forraje (es decir, cuando los animales están amarrados a una estaca para limitar el pastoreo). **RGS:** Sistema de pastoreo rotativo (es decir, los animales pastan según el crecimiento de los pastos en una de finca dividida en potreros). Daños por heladas: **NFD**, no; **YFD**, sí. Renovación de pastos: **NPR**, no; **YPR**, sí. Fertilización: **NFE**, no; **FE**, sí. Control de arvenses y plagas: **NWP**, no; **CWP**, sí. Plantación de cultivos forrajeros: **FC**, no; **PFC**, sí. Suplementación: **NSP**, no; **YSP**, sí.

Figura 4. Análisis de componentes principales que muestra los centroides y explica el análisis de 18 variables (es decir, 11 variables morfométricas en pasto Kikuyo, masa forrajera, y seis de valor nutritivo) distribuidas en 146 fincas del trópico alto colombiano por: (a) Ubicación geográfica (es decir, seis departamentos), (b) altitud (es decir, alta, baja, media), y (c, d) grupo genético: (c) Grupo A y Grupo B en $K=2$, y (d) Grupos A-E en $K=5$.

14. Información complementaria

Tabla S1. Recogida de muestras de pasto Kikuyo por seis departamentos y tres rangos de alta altitud. La superficie total apta para el pasto Kikuyo corresponde al 100%. Por lo tanto, la distribución del muestreo fue la más cercana a la proporción del área de pasto Kikuyo.

Tabla S2. Preguntas sobre el manejo de los pastos y del sistema productivo para los productores. Nueve de las preguntas eran cualitativas y tenían opción múltiple con una sola selección. Las otras cuatro preguntas eran cuantitativas con respuestas abiertas.

Tabla S3. Estadísticas descriptivas que incluyen la media, el error estándar, la desviación estándar, el coeficiente de variación, el valor mínimo y el valor máximo de 18 mediciones fenotípicas (11 morfológicas, masa forrajera y seis nutricionales) medidas en 146 muestras de pasto Kikuyo distribuidas en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas, una por finca. Cada nombre de variable fenotípica tiene un acrónimo y la escala entre paréntesis.

Tabla S4. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de 18 medidas fenotípicas (11 morfológicas, masa forrajera y seis nutricionales) distribuidas en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas en seis departamentos, una por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales. **NT:** Número de tallos, **NL:** Número de láminas, **PH:** Altura de la planta, **RW:** Ancho del estolón, **LW:** Ancho de la lámina, **SW:** Ancho de la vaina, **LL:** Longitud de la lámina, **SL:** Longitud de la vaina, **RL:** Longitud del estolón, **IL:** Longitud del entrenudo, **NW:** Ancho del nudo, **FM:** Masa forrajera, **FDN:** Fibra detergente neutra, **ADF:** Fibra detergente ácida, **CP:** Proteína cruda, **EN_L:** Energía neta de lactancia, **Ca:** Calcio, **P:** Fósforo.

Tabla S5. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de 18 mediciones fenotípicas (11 morfológicas, masa forrajera y seis nutricionales) distribuidas en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas en seis departamentos, una por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales.

Tabla S6. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de 18 medidas fenotípicas (11 morfológicas, masa forrajera y seis nutricionales) distribuidas en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas con dos grupos genéticos, uno por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales.

Tabla S7. Resultados sobre nueve variables cualitativas asociadas al manejo de pastos y sistemas productivos del pasto Kikuyo a través de 146 fincas en seis departamentos y tres rangos de alta altitud colombiana, según la Tabla S2. **Altitud alta:** 2700 – 3200 m s.n.m., **Altitud baja:** 1700 – 2300 m s.n.m., **Altitud media:** 2301 – 2700 m s.n.m.

Tabla S8. Estadísticas descriptivas, incluyendo la media y el error estándar (SE) de cuatro manejos cuantitativos de pastos y sistemas productivos distribuidos en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas en seis departamentos, uno por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) para las variables no normales.

Tabla S9. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de cuatro sistemas de manejo de pastos y productivos-cuantitativos distribuidos en 146 fincas ganaderas del altiplano colombiano en tres rangos de alta altitud, uno por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) para variables no normales. **Altitud alta:** 2700 – 3200 m s.n.m., **Altitud baja:** 1700 – 2300 m s.n.m., **Altitud media:** 2301 – 2700 m s.n.m.

Tabla S10. Estadísticas descriptivas, incluyendo la media y el error estándar (SE) de cuatro manejos de pastos y sistemas productivos-cuantitativos a través de 146 fincas ganaderas de altura, una por finca, separadas en dos grupos genéticos. Se utilizó la transformación de Johnson (§) para las variables no normales.

Tabla S11. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de 17 mediciones de suelo distribuidas en 146 fincas ganaderas de tierras altas colombianas en seis departamentos, una por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales. **EC:** conductividad eléctrica, **OM:** materia orgánica, **P:** fósforo, **S:** azufre, **CEC:** capacidad de intercambio catiónico, **B:** boro, **Al:** aluminio intercambiable, **Acid:** acidez intercambiable, **Ca:** calcio, **Mg:** magnesio, **K:** potasio, **Na:** sodio, **Fe:** hierro, **Cu:** cobre, **Mn:** manganeso, **Zn:** zinc.

Tabla S12. Estadísticas descriptivas incluyendo la media y el error estándar (SE) de 17 mediciones de suelo distribuidas en 146 fincas ganaderas del altiplano colombiano en seis departamentos, una por finca. Se utilizó la transformación de Johnson (§) o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales. **EC:** conductividad eléctrica, **OM:** materia orgánica, **P:** fósforo, **S:** azufre, **CEC:** capacidad de intercambio catiónico, **B:** boro, **Al:** aluminio intercambiable, **Acid:** acidez intercambiable, **Ca:** calcio, **Mg:** magnesio, **K:** potasio, **Na:** sodio, **Fe:** hierro, **Cu:** cobre, **Mn:** manganeso, **Zn:** zinc. **Altitud alta:** 2700 – 3200 m s.n.m., **Altitud baja:** 1700 – 2300 m s.n.m., **Altitud media:** 2301 – 2700 m s.n.m.

Tabla S13. Estadísticas descriptivas, incluyendo la media y el error estándar (SE) de 17 mediciones de las características del suelo distribuidas en 146 fincas ganaderas del altiplano de Colombia separadas en dos grupos genéticos. Se utilizó la transformación de Johnson (§), o la raíz cuadrada (†) para las variables no normales. **EC:** conductividad eléctrica, **OM:** materia orgánica, **P:** fósforo, **S:** azufre, **CEC:** capacidad de intercambio catiónico, **B:** boro, **Al:** aluminio intercambiable, **Acid:** acidez intercambiable, **Ca:** calcio, **Mg:** magnesio, **K:** potasio, **Na:** sodio, **Fe:** hierro, **Cu:** cobre, **Mn:** manganeso, **Zn:** zinc.

Tabla S14. Los diez primeros valores propios obtenidos para el Análisis Factorial Múltiple muestran para cada uno la varianza, el porcentaje de la varianza y la varianza acumulada (%), para las características del suelo (17 variables) y el manejo de los pastos y del sistema de producción-cuantitativo (cuatro variables), y el manejo de los pastos y del sistema de producción-cualitativo (nueve variables) a través de 146 fincas distribuidos en seis departamentos y tres rangos de alta altitud colombiana.

Tabla S15. El análisis factorial múltiple muestra la contribución (ctr) y el cos² para cada uno de los grupos de variables analizadas para las tres primeras dimensiones. Las 18 variables corresponden a tres grupos. Nueve para la gestión cualitativa de los pastos y del sistema de producción. Cuatro para la gestión cuantitativa de los pastos y de la producción del sistema, y 17 para las características del suelo.

Tabla S16. Contribución de las variables cuantitativas y el cos² a través de las tres primeras dimensiones en el Análisis Factorial Múltiple. Las variables cuantitativas corresponden a cuatro para pastos y sistemas de producción y 17 para características del suelo medidas en 146 productores distribuidos en seis departamentos y tres rangos de alta altitud colombiana. **EC:** conductividad eléctrica, **OM:** materia orgánica, **P:** fósforo, **S:** azufre, **CEC:** capacidad de intercambio catiónico, **B:** boro, **Al:** aluminio intercambiable, **Acid:** acidez intercambiable, **Ca:** calcio, **Mg:** magnesio, **K:** potasio, **Na:** sodio, **Fe:** hierro, **Cu:** cobre, **Mn:** manganeso, **Zn:** zinc.

Tabla S17. Contribución de las nueve variables cualitativas y el cos² a través de las tres primeras dimensiones en el Análisis Factorial Múltiple asociadas al manejo de pastos y sistemas de producción medidos en 146 productores distribuidos en seis departamentos y tres rangos de alta altitud colombiana.

Tabla S18. Los diez primeros valores propios obtenidos para el análisis de componentes principales (ACP), el porcentaje de variación y la variación acumulada (%) para 18 variables fenotípicas (es decir, 11 medidas morfométricas y siete sobre valores nutricionales).

Tabla S19. Contribución y el cos² para 18 variables fenotípicas (es decir, 11 medidas morfométricas y siete sobre valores nutricionales) para las tres primeras dimensiones en el análisis de componentes principales (ACP).

Tabla S20. El análisis de correlación de Pearson por pares entre las variables mostró diferencias significativas en el parcial. Las variables del suelo incluyeron **EC:** conductividad eléctrica, **OM:** materia orgánica, **P del suelo:** fósforo, **Cu del suelo:** Cobre, y **Zn:** Zinc. El manejo de los pastos y del sistema productivo incluyó la producción de leche y la edad de pastoreo. Las variables fenotípicas incluyeron **NT:** número de tallos, **NL:** número de láminas, **PH:** altura de la planta, **RW:** ancho del estolón, **LW:** ancho de la lámina, **SW:** ancho de la vaina, **LL:** longitud de la

lámina, **SL**: longitud de la vaina, **RL**: longitud del estolón, **IL**: longitud del entrenudo, **NW**: ancho del nudo, **FM**: Masa forrajera, **NDF**: fibra detergente neutra, **ADF**: fibra detergente ácida, **CP**: proteína cruda, **NE_L**: energía neta de lactancia, **Ca**: calcio, **P**: fósforo.