

ALGUNOS ASPECTOS DE FISILOGIA DE PLANTAS FORRAJERAS *

Javier Bernal E. **

INTRODUCCION.

El crecimiento de las plantas forrajeras, gramíneas o leguminosas, está influenciado por las condiciones ambientales a las cuales se hallan expuestas. El clima de un área tiene una marcada influencia en la productividad de las plantas que crecen en dicha zona. Es necesario conocer la respuesta fisiológica de cada especie a las condiciones ambientales para poder formular un sistema racional de manejo (11, 13).

FACTORES AMBIENTALES MAS IMPORTANTES.

Los factores ambientales que ejercen mayor influencia en el crecimiento de los forrajes son: luz, temperatura y humedad.

* Contribución del Programa Nacional de Pastos y Forrajes del Instituto Colombiano Agropecuario, ICA.

** I.A., Ph.D. Director Programa Nacional de Pastos y Forrajes, Centro Experimental Tibaitatá, Apartado Aéreo 151123 El Dorado, Bogotá.

LUZ

Los factores de la luz que influyen en el crecimiento de las plantas se pueden separar en tres factores: intensidad, calidad y duración.

Intensidad.

Las plantas responden a diferente manera a los aumentos de intensidad de la luz, mientras algunas especies aumentan la tasa de fotosíntesis al aumentar la intensidad de la luz, otras muestran una rápida saturación y como consecuencia una ausencia de respuesta a dichos aumentos. De acuerdo con la respuesta a la intensidad de la luz, la mayor parte de las plantas comunes se pueden clasificar en tres categorías: primera, plantas cuyas hojas aumentan la tasa de fotosíntesis al aumentar la intensidad de la luz hasta llegar al máximo de luz solar, que presentan una marcada respuesta a la luz a bajas intensidades y una rápida tasa de fotosíntesis con luz brillante, como maíz (Zea Mays), Caña de Azúcar (Saccharum officinarum), Sorgo Forrajero (Sorghum vulgare) Y GRAN parte de los pastos tropicales.

La segunda categoría está representada por plantas que no responden apreciablemente a intensidades mayores de 1/3 de la máxima luz solar y tienen una tasa de fotosíntesis aproximadamente la mitad de la del grupo anterior, entre estas se encuentran el pasto azul orchoro (Dactylis glomerata), Trébol rojo (Trifolium pratense)

y la mayor parte de las plantas cultivadas. El tercer grupo comprende plantas que se saturan con aproximadamente $1/4$ de la máxima luz solar y a él pertenecen las llamadas "plantas de sombra", que crecen lentamente y muchas especies maderables (4, 11).

Las especies que responden a la luz de alta intensidad presentan mayores tasas de fotosíntesis a todas las intensidades de luz. Se ha comprobado que las hojas individuales de la mayor parte de las leguminosas y pastos de zona templada, se saturan a intensidades menores que los pastos tropicales. En pastos de la zona templada la saturación de hojas individuales puede ocurrir a intensidades de luz de 20.000 a 30.000 lux, mientras que la saturación no se presenta en la mayor parte de los pastos tropicales hasta 60.000 lux o más. La conversión de energía solar en el punto de saturación es de menos de 3 por ciento en pastos de zona templada, comparado con 5 a 6 por ciento para los pastos tropicales; por lo tanto los pastos tropicales tienen un potencial fotosintético mayor y valores de saturación más altos (11, 13).

Los dos grupos de plantas forrajeras también difieren bioquímicamente. Los pastos tropicales aparentemente no tienen fotorespiración y el punto de compensación (o mínima concentración de CO_2 a la cual pueden fotosintetizar en una atmósfera confinada) es muy bajo, de aproximadamente 5 ppm. En los pastos de zona templada y leguminosas se presentan fotorespiración cuando se exponen a la luz, y el punto de compensación es de 50 a 60 ppm de CO_2 (11, 13).

Los pastos tropicales tienen un mecanismo diferente para incorporar CO_2 en el proceso de la fotosíntesis. Parece que el primer producto de la fotosíntesis es un compuesto de 4 carbonos, por lo cual estas plantas se denominan como plantas con mecanismos C_4 , en contraste con los pastos de zona templada que pertenecen al grupo de plantas con mecanismo C_3 . En las plantas C_3 el primer producto de la fotosíntesis es ácido-3 fosfoglicérico (3PGA), mientras que en las C_4 es un ácido de 4 carbonos como el ácido málico.

Calidad

La calidad de la luz se refiere a la longitud de onda del rayo luminoso. Las plantas crecen mejor cuando la luz incidente es la totalidad del espectro solar que cuando es solamente una porción de él. Plantas que se desarrollan bajo condiciones de luz infrarroja crecen continuamente, como en la oscuridad, mientras que las plantas que reciben únicamente luz ultravioleta se pueden retrasar en su crecimiento o inclusive pueden morir(13).

Duración.

La duración del día o fotoperíodo influencia el desarrollo vegetativo y la floración. Las plantas de día corto florecen bajo condiciones de noche larga, mientras que las plantas de día largo florecen bajo condiciones de noche corta. En el trópico, donde la duración del día es más o menos uniforme y los días y las noches tie-

nen aproximadamente la misma duración, la mayoría de las especies que producen semilla son plantas neutrales que no responden al fotoperíodo o plantas de día corto (13).

TEMPERATURA

La temperatura influencia todos los procesos fisiológicos de la planta. Los extremos de temperatura determinan el rango de adaptación y la distribución de las especies (4, 13).

La temperatura óptima es distinta para las diferentes especies, estados de desarrollo y partes de la planta. Generalmente, la temperatura óptima para el desarrollo vegetativo es menor que la óptima para floración y producción de semilla, y es menor para el crecimiento de la raíz que para el desarrollo de la parte aérea. Las especies de zona templada parece que tienen su temperatura óptima alrededor de 20°C, aunque pueden crecer activamente a temperaturas mucho más bajas, mientras que para las especies tropicales el óptimo parece estar entre 30 y 35°C, y producen muy poco por debajo de 15°C. (13).

EFEECTO DE LAS TEMPERATURAS ALTAS.

Estudios realizados por Sullivan y Sprague (15) y Brown, citado por Laude (8), indican que bajo condiciones de alta tempera-

tura se registra un descenso en el contenido de fructosanas, una disminución en el contenido de sucesos y un aumento en los porcentajes de celulosa, lignina y pentosanas y un porcentaje más alto de nitrógeno, además, una mayor proporción del nitrógeno se encuentra en forma soluble.

Las raíces son más seriamente afectadas que la parte aérea con las altas temperaturas. La muerte de las raíces es el resultado de un agotamiento de los carbohidratos y un aumento en las sales de amonio o compuestos nitrogenados similares (15).

EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS BAJAS.

No se conoce muy bien el modo como las bajas temperaturas matan las células, pero está relacionado con la formación de cristales de hielo dentro de los tejidos (14).

Las células casi siempre mueren cuando se forman cristales de hielo dentro del citoplasma. La formación de hielo ocurre en los espacios intercelulares. Los cristales aumentan en número y tamaño a medida que el agua va saliendo de las células. Mientras más baja sea la temperatura, mayor es la cantidad de agua que sale de las células y que se cristaliza en los espacios intercelulares.

Existen dos teorías acerca de como la formación de hielo y la deshidratación que la acompaña pueden matar la célula, una es la del daño mecánico del protoplasma y la otra la de la precipitación de la proteína (14).

De acuerdo con la teoría del daño mecánico, la pérdida de agua por parte de la célula somete el protoplasma a condiciones en las cuales ésta se rompe. La teoría de la precipitación de la proteína afirma que la concentración del protoplasma aumenta con la deshidratación, hasta el punto en el cual las proteínas no pueden permanecer dispersas se coagulan. La coagulación debida al aumento de concentración de electrolitos acompaña la coagulación debida a la deshidratación (14).

HUMEDAD

La distribución de la vegetación sobre la superficie de la tierra está controlada por la disponibilidad de humedad más que por cualquier otro factor ecológico individual. La manera como el agua afecta el crecimiento de las plantas es a través de su efecto en los procesos fisiológicos internos. Dentro de ciertos límites la actividad metabólica de células y plantas está estrechamente relacionada con su contenido de agua (7).

El crecimiento de las plantas está controlado por la velocidad de división y expansión celulares y por el suministro de compuestos orgánicos e inorgánicos requeridos para la síntesis de protoplasma y paredes celulares. La expansión celular depende de un mínimo de turgencia celular y la elongación de tallos y hojas se detiene rápidamente en presencia de déficits de agua (7).

EFFECTO DEL EXCESO DE HUMEDAD.

El agua de por sí no perjudica las plantas, especialmente las raíces. Sin embargo, un exceso de agua en el suelo desplaza el aire de los poros no capilares e induce una deficiencia de oxígeno que puede causar la muerte de muchas raíces. La respiración normal de las raíces y de los microorganismos del suelo tiende a reducir la concentración de oxígeno y a aumentar la del dióxido de carbono. Cuando ambos factores se presentan en el suelo los daños causados a la raíz inducen marchitez y amarillamiento de la planta detención en el crecimiento de las raíces disminución en la absorción de sales alteración del balance de agua en la planta, disminución en la fotosíntesis y susceptibilidad a las enfermedades de la raíz (7).

EFFECTO DEL DEFICIT DE HUMEDAD.

El déficit de humedad se caracteriza por una serie de alteraciones en el metabolismo de las células. La pérdida de turgencia causada por el exceso de transpiración, conduce al cierre de los estomas y a la detención de la fotosíntesis. Cuando la deshidratación es severa se produce hidrólisis de la proteína, seguida por la translocación de los aminoácidos formados a las porciones no afectadas de la planta. Cuando toda la planta está afectada se presenta una concentración de aminoácidos que puede ser perjudicial. Los carbohidratos de reserva generalmente permanecen en la parte afectada (9).

La resistencia a la sequía se puede dividir en mecanismos de defensa que son aquellas adaptaciones anatómicas o morfológicas que permiten conservar el agua como estomas modificados, cutículas más gruesas, etc. o aquellas que aumentan la capacidad de absorción de agua como sistema radicular más abundante raíces más profundas, etc., y tolerancia que puede consistir en una mayor capacidad de fotosíntesis que las plantas no tolerantes, o una mayor síntesis de proteína y RNA. (9).

ALIMENTOS DE RESERVA EN FORRAJES.

Los carbohidratos de las plantas se dividen en dos grupos, estructurales que son los que forman parte de la planta, y carbohidratos no estructurales, Los carbohidratos no estructurales (CNE) se almacenan en los órganos vegetativos y son la fuente primaria de energía para el rebrote en las especies forrajeras perennes. (3, 10, 13).

Los CNE se encuentran almacenados en órganos que permanentemente no son removidos por el corta o pastoreo, como las bases de los tallos, coronas y raíces y son de gran importancia para el mantenimiento y producción en aquellas épocas en las cuales la utilización de carbohidratos por la planta excede a la rata de síntesis de ellos (1, 3, 13).

En muchas plantas forrajeras las fluctuaciones en CNE después del corte, siguen más o menos el contorno de una curva en forma de U. Períodos de disminución son seguidos por períodos de acumulación, y un nivel bajo de CNE es frecuentemente un indicativo de crecimiento activo.

Las plantas forrajeras se pueden dividir en dos grupos basados en el tipo de CNE que acumulan. Los pastos tropicales y subtropicales y las leguminosas almacenan principalmente almidón, los pastos de zona de templada almacenan fructosanas (2).

EFFECTO DEL CORTE O PASTOREO EN LOS CARBOHIDRATOS DE RESERVA.

La remoción de la parte aérea va acompañada por una rápida disminución en el porcentaje de almidón y fructosanas en la base del tallo y las raíces. Las plantas forrajeras que crecen erectas y en matojos con la mayor parte del área foliar en la parte superior, como los pastos de corte, dependen casi completamente de las reservas para el rebrote, ya que la mayor parte del área foliar es removida cuando se cortan bajo. Las especies que tienen un hábito de crecimiento rastrero y por lo tanto tienen el área foliar cerca de la superficie del suelo, no son completamente defoliadas por el corte o pastoreo y como consecuencia dependen menos de los carbohidratos de reserva para la recuperación (3, 17).

El descanso en las reservas después del corte indica que estas se utilizan para respiración y síntesis de nuevos tejidos. Aunque las reservas juegan un papel importante en el rebrote, éste es de corta duración; los mayores cambios ocurren entre 3 y 15 días y el nivel original de CNE generalmente se recupera entre 3 y 5 semanas después del corte. Cuando el corte se realiza frecuentemente la cantidad de reservas permanece baja, y la planta puede eventualmente morir por agotamiento si no se permite un tiempo suficiente para el almacenamiento de algunas reservas (3, 13, 16).

EFEECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES EN LOS CARBOHIDRATOS DE RESERVA.

Las plantas que crecen bajo condiciones de luz intensa presentan contenidos más altos de CNE que plantas que crecen a la sombra. La calidad de la luz tiene algunas influencia en la cantidad de CNE y esta es mayor cuando las plantas crecen bajo el espectro luminoso completo que cuando crecen bajo porciones específicas de él. Las longitudes de onda corta y ultravioleta retardan el crecimiento y pueden inclusive matar la planta. La cantidad de CNE aumenta cuando la longitud del día aumenta (5, 13).

Las temperaturas bajas están asociadas con una mayor acumulación de CNE, ésta es también mayor cuando las noches son frías que cuando son cálidas (3).

La sequía aumenta la concentración de carbohidratos en los tejidos vegetativos, caracterizada por una disminución en el transporte de productos de la fotosíntesis y una mayor reducción en la utilización que en la acumulación de carbohidratos (12).

EFEECTO DE LA DEFOLIACION EN LA FISIOLOGIA DE LOS FORRAJES.

En general la defoliación disminuye la cantidad de materia seca (M.S.) producida por la planta. Esto es particularmente cierto para las especies de zona templada, pero en pastos tropicales es frecuente encontrar la situación contraria, en la cual la producción de m.s. es mayor cuando se corta o pastorea a intervalos adecuados. Si el corte o pastoreo es severo y muy frecuente puede encontrarse que la planta no pastoreada produzca más que la pastoreada (6).

El porcentaje de proteína decrece al aumentar la edad del pasto. El corte generalmente tiene como consecuencia un aumento en el porcentaje de proteína del forraje debido a la remoción del forraje maduro y su reemplazo por tejidos más jóvenes. Existe una correlación negativa entre m.s. y contenido de nitrógeno del forraje. El problema fisiológico que se presenta desde el punto de vista de manejo de forrajes es encontrar el momento de corte adecuado en el cual el aumento en el porcentaje de nitrógeno compense por la disminución en la producción de m.s. para maximizar la producción de proteína. Si se cosecha demasiado tierno el contenido de nitrógeno

será alto pero el rendimiento de m.s. será muy bajo, por el contrario, si se cosecha muy maduro el rendimiento de m.s. será alto pero el contenido de nitrógeno muy bajo (6).

En general, existe evidencia de que el corte afecta menos la producción de proteína que la producción de m.s., de tal manera que si se tiene un sistema de manejo que no afecta demasiado la producción de m.s. se puede obtener un aumento de la producción de proteína.

La defoliación también afecta la digestibilidad de la m.s. y parece que mientras más frecuentes sean los cortes más alta es la digestibilidad. Jameson (6) reporta que en pasto bermuda (Cenodon dactylon) la digestibilidad in vitro de la m.s. fue mayor cuando el pasto se cosechó a intervalos de 6 semanas que cuando se cosechó cada 12 semanas.

El efecto de la defoliación en la cantidad de nutrientes de reserva ya fue discutido anteriormente. El efecto de la defoliación en el crecimiento de la raíz y la absorción de nutrientes ha sido ampliamente investigado. Se ha demostrado que la defoliación reduce el crecimiento de la raíz, Cides, citado por Jameson (6), reporta que en pasto hodes (Chloris gayana) el número de raíces disminuyó de 135 a 32 cuando la defoliación aumentó de 0 a 70 por ciento y la absorción de P_{32} se disminuyó notablemente.

La defoliación también cambia muy frecuentemente la forma de las primeras hojas que se forman después del corte o pastoreo. La producción de semilla se reduce cuando la planta es cosechada, aunque la remoción de hojas solamente antes de la floración puede tener poco efecto (6).

La morfología de las plantas se puede cambiar con el corte o pastoreo, ya que el remover los puntos del crecimiento en algunas especies que los tienen encima de la superficie del suelo, se suprime la denominación apical y por lo tanto se puede inducir una mayor formación de macollas y tallos secundarios (6).

BIBLIOGRAFIA.

1. ALBERDA, T. 1966. The influence of reserve substances on dry - matter production after defoliation. Proc. Int. Grassld. Congr. (Finland) 10: 140 - 147.
2. BENDER, M.M. and DALE SMITH. 1973. Classification of starch and fructosan accumulating grasses as C-3 or C-4 species by carbon isotope analysis. J. Br. Grassld. Soc. 28: 97 - 100.
3. BERNAL, E.J. 1974. Evaluation of carbohydrate reserves, Gill and quality in three tropical grasses. Ph.D. Thesis (Unpublished). Iowa State University, Ames , Iowa. 178 p.
4. _____, F. VILLAMIZAR R., y J. LOTERO C., 1972. Factores ecológicos en la producción de forrajes. En: Curso de Pastos y Forrajes. ICA pp. 28 - 68.
5. BURNS, R.E. 1972. Environmental factors affecting root development and reserve carbohydrates of bermudagrass cuttings. Agron. J. 56: 364 - 365.
6. JAMESON, D.A. 1964. Effect of defoliation on forage plant physiology. In: Forage plant physiology and soil-range relationships. ASA Special Publication No. 5 p. 67 - 80.

7. KRAMER, P.J. 1969. Plant and soil water relationships a modern synthesis. Mc Graw-Hill Series in organismoc Biology. 482 p.
8. LAUDE, H.M. 1964. Plant response to high temperatures. In: Forage plant phisiology and soil-range relationships. ASA Special Publication No. 5 p. 15 - 31.
9. LEVITT, J. 1964. Drought. In: Forage plant physiology and soil-range relationships. ASA Special Publication No. 5 p. 57 - 66.
10. Mc ILROY, R.J. 1967. Carbohidrates of grassland hebage, Herlo. Absted. 37: 79 - 86.
11. MOSS, D.N. 1964. Some aspects of microclimatology important in forage plant physiology. In; Forage plant physiology and soil-range relationships. ASA. Special Publication No. 5 p. 1 - 14.
12. SOSOBEE, R.E., and H.H. WIEBE. 1971.. Effect of water stress and clipping of photosynthate translocation in two grasses. Agron. J. 63: 14 - 17.

13. SMITH, DEL. 1973. Physiological considerations in forage management. In: Forages. 3a. Iowa. State University Press. Chapter 40, p. 425 - 436.
14. SMITH, DALE. 1974. Freezing of forage plants. In: Forage plant physiology and soil-range relationships. ASA. Special Publication No. 5 p. 32 - 56.
15. SULLIVAN, J.T., and V.G. SPRAGUE. 1949. The effect of temperature on the growth and composition of the stubble and roots of perennial ryegrass. Plant Phys. 24: 706 - 719.
16. WARD, C.Y. and R.E. BLASER. 1961. Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. Crop. Sci. 1: 366 - 370.
17. WEINMANN, H. 1947. Determination of total available carbohydrates in plants. Plant Pluriol. 22: 279 - 290'