

Planta y medio ambiente

Introducción:

Suelo, clima, animales, y enfermedades influyen en el crecimiento de las plantas y en su composición. Las plantas obtienen su energía del sistema solar pudiendo así fijar C en su estructura celular.

Factores que afectan a las plantas

Dos de las estrategias utilizadas por las plantas para su supervivencia son relevantes sobre el valor nutritivo de los forrajes: almacenamiento de los nutrientes y su autodefensa a los factores externos de riesgo. Las reservas nutricionales son esenciales para la supervivencia ya sea en clima frío, templado y/o tropical, así como para permitir un rebrote luego de un periodo de tiempo adverso, defoliación, pastoreo o cortes. Las sustancias de reserva son generalmente de alta digestibilidad.



Por otro lado, los compuestos de defensa, incluyendo lignina, cutina, compuestos fenólicos, terpeno y alcaloides son necesarios para la resistencia al viento, enfermedades y defoliación.

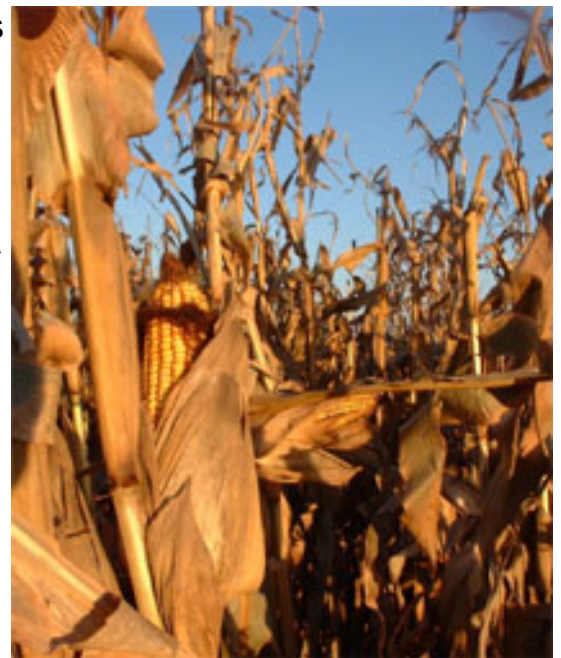
En general, la presencia de estos compuestos reduce de un grado u otro el valor nutritivo de las plantas. Estas sustancias, no están generalmente disponibles a la planta y son sintetizadas a expensas de las sustancias de reserva y/o a su pool metabólico. Los periodos críticos (estrés), climáticos, enfermedades y el pastoreo reducen la deposición de reservas y promueven su movilización. Al mismo tiempo, el depósito de las sustancias de resistencia de la estructura celular, como por ejemplo, lignina y pared celular son también restringidas. Los factores ambientales pueden dividirse entre aquellos que alteran las reservas y aquellos que promueven el desarrollo de estructuras de resistencia. El valor nutritivo de los forrajes esta determinado en primer lugar por su composición, consecuentemente de la secuencia del fenómeno causa-efecto entre medio ambiente, respuestas de la planta, composición y valor nutritivo.

Factores fisiológicos

Una planta debe poseer reservas para sobrevivir periodos adversos. Si la parte aérea permanece en forma vegetativa las reservas pueden ser usadas para mantener la calidad de los tejidos. Cuando ocurre muerte de los tejidos a través del proceso de senescencia, las reservas son a menudo movilizadas a órganos de reserva o semillas, dejando en consecuencia material muerto sin reservas y alto contenido de pared celular.

Plantas de ciclo anual almacenan la energía disponible en las semillas mientras que las plantas llamadas perennes depositan sus reservas, en raíces, tallos inferiores, o en camadas en el cambium.

La digestibilidad de la pared celular, puede permanecer alta si las reservas son formadas a expensas de la pared celular y de la lignificación. Esta es una característica que se desarrolla en el forraje conservado con “heno en pie” en climas áridos. Climas secos, retardan el deterioro del material muerto.



Factores genéticos y de evolución

Plantas que han sido seleccionadas para un determinado ambiente pueden ver su resistencia reducida cuando sometidas a otra situación ecológica. La mayoría de las plantas cultivadas se han originado en situaciones que envuelven la interacción con los animales. Plantas y animales en pastoreo son interdependientes. El valor nutritivo de las plantas es esencial para la supervivencia de los animales. Las plantas a su vez, dependen de los animales para mantener el medio ambiente pastoril, la dispersión de sus semillas y el reciclaje de nutrientes. Las plantas no existen exclusivamente para ser fuente de alimento de los animales, pero si para sobrevivir. La evolución de los sistemas de pastoreo ha llevado a la selección de plantas de alto valor nutritivo trayendo consigo una ventaja adicional para su propia supervivencia. La necesidad de rebrotar, llevo a otra forma de evolución que es una estrategia de dispersión en áreas perturbadas.

Diferencia entre especies y morfología de las plantas

No todas las plantas poseen la misma digestibilidad cuando crecen en idénticas condiciones. La digestibilidad de los tallos de las leguminosas es menor que en la mayoría de las gramíneas en cualquier estado de desarrollo. La digestibilidad de las gramíneas difiere entre especies. Por ejemplo, *Dactylis glomerata* posee una digestibilidad menor en sus tallos que *Phleum pratense*, *Bromus inermis* y *Lolium multiflorum*.

Diferencias semejantes existen entre especies tropicales. *Digitaria decumbens* es una especie C4 que reduce su digestibilidad en menor grado que la mayoría de las gramíneas tropicales y tiende a permanecer en forma vegetativa en contraste por ejemplo, como lo que sucede con *Panicum maximum*.

Las leguminosas tropicales poseen en general un valor más alto de lignina cruda y proteína y menor contenido de pared celular que las gramíneas tropicales. A su vez, poseen un mayor contenido de pared celular y lignina que la mayoría de las leguminosas templadas. El contenido de lignina cruda es elevado por la presencia de taninos, generalmente presentes en la mayoría de las leguminosas tropicales.



Hojas y Tallos

En general, podemos decir que la mayoría de las forrajeras reducen su porcentaje de hojas a medida que envejecen, y que los tallos son de menor calidad que las hojas. Sin embargo, esta generalización no es universal. La calidad de los tallos comparada a la de las hojas, depende de la función de su estructura y de cada especie en particular. La reducción en calidad está generalmente asociada a un incremento en la lignificación de los tejidos estructurales. En *Medicago sativa*, y especies arbustivas (browse species), los tallos son órganos estructurales y las hojas son órganos metabólicos. En algunas gramíneas a su vez, las hojas tienen una importante función estructural, por la lignificación de la vena central.

En algunas gramíneas por ejemplo en caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) los tallos son órganos de reserva. Esto lleva a que la calidad de los tallos, en algún momento de su desarrollo posea mayor valor nutritivo que las hojas. La calidad de los



tallos varía significativamente entre especies. Por lo tanto, la relación hoja tallo debe ser usada con criterio cuando se pretenda utilizar como índice de calidad. Este índice es de mayor valor, entre leguminosas que entre gramíneas. Si la digestibilidad de las hojas es igual o menor que la digestibilidad de los tallos, la relación hoja tallo carece de valor.

Medio ambiente y composición de las plantas forrajeras

La composición química de las plantas y en consecuencia su valor nutritivo, es el resultado del proceso fotosintético y su distribución a los diferentes tejidos que componen la misma. Esta distribución entre fuentes metabólicas, reservas y parte estructural es de vital importancia en el estado vegetativo. El componente estructural lignificado no está disponible y por lo tanto puede ser considerado como una fuente de energía irrecuperable. Las semillas, por ejemplo, producidas en la madurez, son una fuente disponible de energía. El valor nutritivo está generalmente ligado a la parte aérea de la planta, donde los nutrientes están potencialmente disponibles, dado que la pared celular está incompleta y la disponibilidad varían de acuerdo al grado de lignificación.

Por lo tanto, la distribución de los recursos envuelve:

- a) la dilución del contenido de la pared celular de la parte aérea con el metabolismo de reserva y las reservas en las semillas
- b) la distribución de las reservas entre raíces y parte aérea. y
- c) el gradiente de lignificación de la estructura de la pared celular.

Para plantas forrajeras, en estado vegetativo, la dilución entre las reservas metabólicas y la acumulación de lignina en la pared celular son dos procesos que corren simultáneamente. Estos conceptos son de importancia, pues permiten explicar el efecto del clima y de los cambios de estación en las plantas forrajeras.

Cambios estacionales en el clima de una región, causan variaciones en la composición del forraje y su valor nutritivo. Esta asociación, composición y valor nutritivo, es la base a usar en sistemas que predicen la digestibilidad del forraje basada en su composición. Ecuaciones basadas en el valor de la fibra no tienen en cuenta variaciones regionales o las diferencias en la calidad del forraje en diferentes regiones.

Para poder explicar los efectos del clima y de las estaciones en la calidad del forraje es necesario saber las consecuencias de la temperatura, luz, agua, nivel de fertilidad y tipo de suelo. Enfermedades y factores adversos (estrés) afectan la composición.

Temperatura

Baja digestibilidad en altas temperaturas es el resultado de la combinación de dos efectos principales. Altas temperaturas ambientales traen como consecuencia el incremento en la lignificación de la pared celular de las plantas. Altas temperaturas al mismo tiempo, aceleran la actividad metabólica, la cual a su vez, reduce el contenido de metabolitos, del contenido celular. Por otro lado, debemos recordar que los productos generados en la fotosíntesis, son rápidamente convertidos en componentes estructurales. Esta actividad reduce nitratos,

proteínas, carbohidratos solubles e incrementa los componentes de la estructura de la pared celular. Los procesos enzimáticos asociados con la biosíntesis de la lignina son también incrementados por la temperatura.

Los efectos de la temperatura parecen actuar en forma uniforme en todas las especies, aunque efectos, cuantitativos de la temperatura sobre la calidad del forraje varía entre los diferentes componentes de la planta y especies.

El comportamiento de *Medicago sativa* es característico de plantas en que sus hojas no poseen función estructural. Por tanto las hojas manifiestan pequeños cambios en la digestibilidad con relación al aumento de la temperatura, sin embargo los tallos se lignifican consecuentemente con una reducción en la digestibilidad al incrementarse la temperatura del medio ambiente. Este proceso es balanceado por la estable digestibilidad de sus hojas y por un ligero incremento en la relación hoja:tallo. Por lo tanto, ambientes más cálidos amplían el rango de variación entre las partes más y menos digestibles en una misma planta. La digestibilidad en *M. sativa* se reduce al aumentar la temperatura puesto que el proceso de madurez es más veloz.

En gramíneas, la calidad de hojas y tallos se reduce con la temperatura, siendo el efecto más pronunciado en gramíneas tropicales. La calidad en las hojas se reduce como resultado de la lignificación de la nervadura central, la cual contiene el mayor porcentaje de lignina en las hojas de las gramíneas. Dado que los tallos sufren el mismo proceso con el aumento de la temperatura ambiente, esto trae como resultado una reducción total en la calidad de la gramínea. Altas temperaturas provocan una disparidad en calidad entre los componentes de la planta. Este por lo tanto es un factor muy importante a ser utilizado en los procesos de selección (Deinum, 1976; Struik et al., 1985).

Un estudio de regresión realizado por Deinum et al, (1968) muestra una reducción en media unidad digestible por cada grado de temperatura que aumenta, cuando luz, edad, madurez, y fertilización fueron controladas. Otros autores (Minson and McLeod, 1970) encontraron valores de alrededor de 1.14 unidades digestibles cuando forrajes fueron comparados en diferentes ambientes.

Efecto de la luz y de la longitud del día

La energía que posibilita la vida de la gran mayoría de los seres vivos en la tierra procede directa o indirectamente del sol, a través del proceso fotosintético. Varios parámetros forman parte del proceso, incluyendo la cantidad total de luz recibida, su intensidad y la duración del día. La eficiencia fotosintética es baja. Solamente entre el 1 - 3% del total de energía recibida es fijada por el proceso de fotosíntesis. El producto final del proceso fotosintético es glucosa. A mayor incremento lumínico se promueve la acumulación de azúcares y el metabolismo del nitrógeno. Los nitratos requieren energía fotosintética para su reducción en amoníaco y la síntesis de aminoácidos. Por lo tanto, aumentando la intensidad de la luz se promueve la reducción hasta el nivel de nitratos. Los componentes de la pared celular se reducen al aumentar la luz, probablemente a través de la dilución de carbohidratos no estructurales, aminoácidos y los ácidos orgánicos formados. La intensidad de la luz está influenciada por la incidencia angular del sol, que a su vez decrece con la latitud. Luz neta es el producto de la duración del día y la incidencia solar.

Cielo cubierto y sombra, afectan la cantidad de luz que reciben las plantas y en consecuencia tienden a reducir el valor nutritivo de los forrajes. La acumulación de nitratos en el forraje se maximiza en regiones frías con nubosidad, que a su vez, reduce la fotosíntesis y en consecuencia una reducción de nitratos en aminoácidos.

La humedad promueve el desarrollo de las plantas y reduce la calidad del forraje. Tiempo nublado y húmedo interactúan para producir forrajes de baja calidad. Pocos estudios han sido realizados para estimar el efecto del fotoperíodo en la calidad y digestibilidad de los forrajes. Largos periodos de oscuridad probablemente reducen la calidad del forraje porque en parte los nutrientes son movilizados, pero ninguno de ellos es producido. Dado que el crecimiento máximo ocurre en primavera-verano, plantas fotosintetizantes están adaptadas a ciclos de días largos y noche corta. Plantas tropicales están sujetas a largos y variables periodos oscuros.

Latitud

La tasa de digestibilidad esta relacionada con la latitud. Esta, muestra una relación inversa con la temperatura del medio ambiente y la longitud del día. Días largos y bajas temperaturas están asociados con altas latitudes, y probablemente interactúan para aumentar y/o reducir el valor nutritivo con la edad. Dado que estos factores tienen efectos balanceados, la temperatura será dominante en latitudes tropicales y templadas y generalmente en regiones con clima continental. La longitud del día tendrá efecto preponderante en altas latitudes Ali como en regiones templadas con clima marítimo. La digestibilidad máxima en pasturas templadas muestra pocos cambios con respecto a latitud porque una vez que finaliza el periodo de heladas, se inicia un periodo de crecimiento continuo. Forrajes tropicales reducen si digestibilidad en latitudes menores, debido en parte a las condiciones de altas temperaturas, los cuales generalmente siguen a periodos secos.

Agua

La falta de agua tiende a retardar el crecimiento y por lo tanto reduce envejecimiento, que trae en consecuencia, un ligero aumento en la digestibilidad y una reducción en la producción. Varios estudios han mostrado que la escasez de agua incrementa la digestibilidad y que el riego la disminuye (Collins, M., 1985). El grado de nubosidad interactúa especialmente con la humedad, reduciendo la calidad del forraje.

Fertilización

El nitrógeno es el elemento que posee mayor influencia en la composición de las plantas, aumentando el nivel de proteínas y la producción de materia seca. Los aminoácidos y las proteínas son sintetizados de los azúcares, en consecuencia, un incremento en los niveles de nitrógeno reduce el contenido de azúcares. Este efecto es estimulado en altas temperaturas y reducido en regiones templadas. Las proteínas y los productos nitrogenados se acumulan en el contenido celular, en consecuencia diluyen la pared celular e incrementan la digestibilidad.

Algunos fertilizantes estimulan el crecimiento y aumentan el potencial de producción a expensas de calidad. Muy pocos estudios han sido desarrollados en esta área (Van Soest 1994).

Suelo

Plantas que crecen en diferentes tipos de suelo están expuestas a diferente balance de nutrientes, que a su vez afectan el crecimiento y la composición de los forrajes. Los efectos del suelo en las plantas son en teoría semejante al efecto de los fertilizantes. El efecto del suelo puede ser estudiado desde dos puntos de vista: una que es la acumulación de minerales en la planta y otro que es la influencia de los minerales en el contenido de materia orgánica, rendimiento, composición y digestibilidad.

Defoliación y enfermedades

La pérdida de hojas y tallos ejercen un gran desgaste en la planta que la obliga a movilizar sus reservas para así emitir nuevas hojas y restaurar su capacidad fotosintética (Parson et al., 1988; Parson and Penning, 1988). Dado que este proceso excluye la formación de tejidos lignificados, el efecto de la defoliación sobre la calidad del forraje es siempre positivo. Las enfermedades ejercen un efecto semejante al mencionado para la defoliación, debido en parte a la reducción del desarrollo de la planta y a la disminución en la deposición de tejido de sostén. Esto no significa que como un todo, las enfermedades, tengan un efecto positivo y deseado en el valor nutritivo de las plantas.

Interacción de los factores ambientales y las plantas

Entre las variables climáticas, luz y temperatura son las más importantes. Luego sigue el suministro de agua. Esta secuencia se hace más notoria en clima templado. La estación de crecimiento se inicia en primavera, comienza el crecimiento lento de temperatura y más acelerado de luz para luego la temperatura llegar a un máximo en el verano cuando la longitud del día comienza a reducirse. Luz, temperatura y madurez de la planta tienen efectos diferentes en la composición de la planta, y estos efectos varían e interactúan de diferente manera en relación con la estación. El efecto de la irrigación, fertilizante y predadores no debe ignorarse. Un resumen de los principales factores que influyen e interactúan en la composición y valor nutritivo de los forrajes se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1: Factores ambientales que influyen e interactúan en la composición y valor nutritivo de los forrajes

Parámetro *	Temperatura	Luz	Nitrógeno	Agua	Defoliación
Producción	+	+	+	+	-
Carbohidratos solubles	-	+	-	-	+
Nitratos	-	-	+	ND	ND
Pared celular	+	-	±	+	-
Lignina	+	-	+	+	-
Digestión	-	+	±	-	+

Fuente: Van Soest et al., 1978

Nota:

* Efecto positivo (+); Asociación negativa (-); Asociación variable (±); Datos no disponibles (ND).

En primavera y clima templado, luz y temperatura, en media, incrementan día a día, resultando en una asociación de efecto positivo de los factores climáticos mencionados y la producción de carbohidratos y lignina en los primeros cortes del forraje. Esta asociación se altera a mediados del verano cuando luz y temperatura invierten sus efectos. El cambio más drástico es el negativo efecto entre lignina y celulosa, especialmente en cortes secundarios. Cortes secundarios muestran una composición diferente a los primeros cortes. La cantidad de celulosa en un forraje está relacionada en forma secundaria con digestibilidad a través de su correlación con el proceso de lignificación. Esto lleva a un grado diferente de asociación entre fibra (celulosa) y digestibilidad. A finales del verano y otoño, la temperatura disminuye y así como lo hace la longitud del día y las horas de luz. El efecto de la temperatura en regiones templadas es suficiente para amortiguar los efectos negativos de la reducción de la luz promoviendo un incremento en la calidad del forraje y la edad del forraje (Van Soest et al., 1978) Un incremento en el contenido metabólico (metabolic pool) y el contenido celular diluyendo la pared celular, son en parte responsables de esta mejora. Por otro lado, el proceso de lignificación en nuevos crecimientos es menor cuando están presentes las bajas temperaturas del otoño.

Edad y madurez

En general se cree que edad y madurez son sinónimos, sin embargo no es cierto. En plantas madurez significa un desarrollo morfológico que culmina con la aparición del ciclo reproductivo: macollamiento, floración, polinización y formación de semillas. Esta secuencia depende en ocasiones de señales específicas. Por ejemplo, un determinado fotoperíodo o temperatura. La edad de la planta en general, se refiere al periodo que comprende el inicio del periodo del rebrote de primavera luego del ciclo invernal, o el rebrote que le sigue a un corte o pastoreo. Plantas que se mantienen en forma vegetativa pueden ser descritas solamente en términos de edad o altura del tapiz. En este último ejemplo citado, edad y madurez no hacen sentido.

Temperatura, luz, y agua aceleran el proceso de madurez. El corte, pastoreo y las enfermedades lo retardan. Estos factores, positivos y negativos, pueden a su vez ser separados entre aquellos factores que causan variaciones en la planta cuando expuestas en un determinado local (clima, agua, temperatura y manejo) de aquellos cuyo principal influencia es la de la localización geográfica (luz, duración del día, suelo y clima) La generalización agronómica tiende a asociar reducción en calidad con la madurez de la planta. Madurez es indudablemente el factor de mayor peso; sin embargo, esa relación puede ser en parte modificada por respuestas individuales de las plantas (diferencias genotípicas entre plantas y/o especies) y por factores ambientales.

Fecha de corte

La asociación entre edad con madurez a llevado a relacionar la fecha de corte con calidad. La fecha de corte ha sido usada en forma genérica para predecir el valor nutritivo especialmente del primer corte. Si fuera genérico sería una herramienta muy útil. Desdichadamente esa relación no refleja las diferencias en temperatura a diferentes latitudes. Su relación se vuelve menos precisa para los segundos y terceros cortes porque el punto inicial del primer corte varía con relación al ciclo climático. Los cortes secundarios poseen menor digestibilidad que los primeros cortes, mismo con edad cronológica y

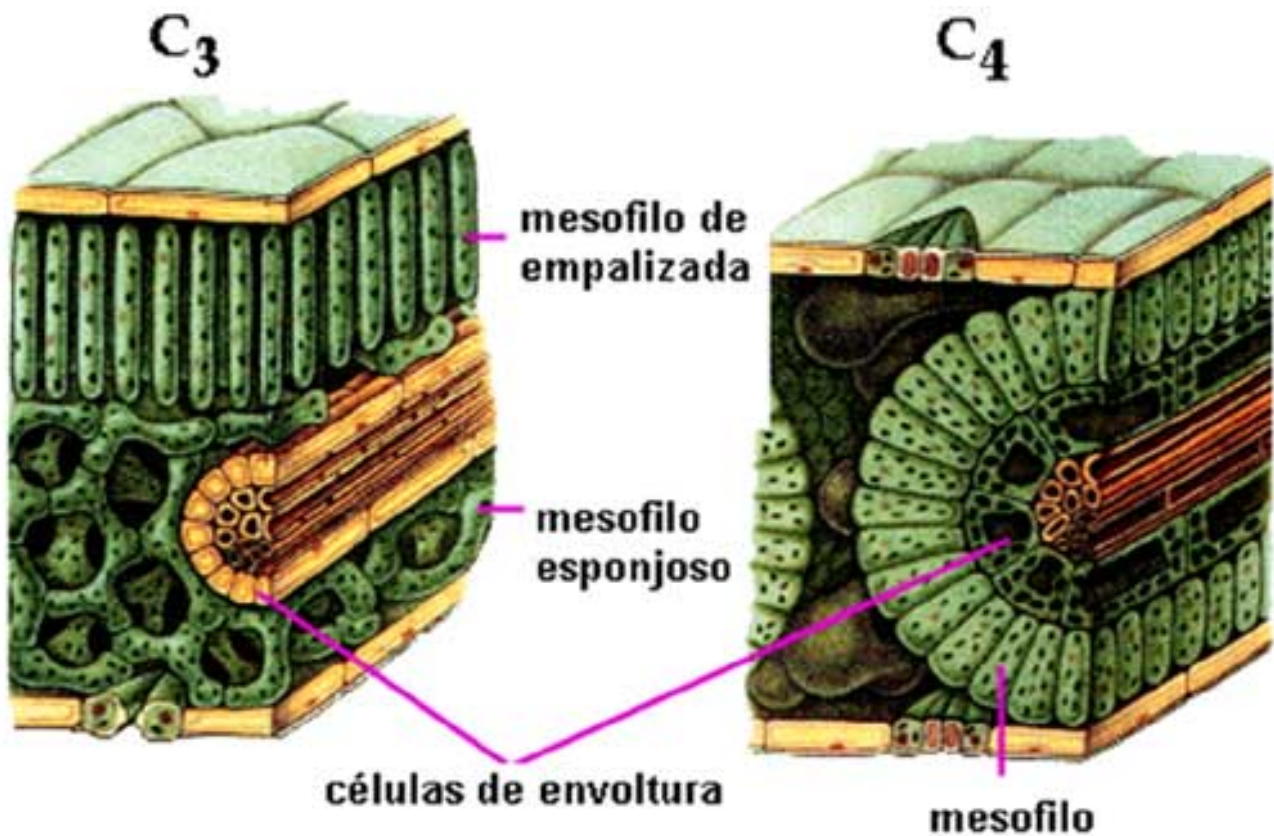
fisiológica similar. Las altas temperaturas promueven el proceso de lignificación y un mayor desarrollo fisiológico y en consecuencia un rebrote secundario es generalmente de menor valor nutritivo mismo, en una edad (número de días) menor.

En otoño, las pasturas, pueden en parte aumentar o mantener su valor nutritivo a pesar que la edad aumente, siempre y cuando los factores ambientales les sean favorables.

Regiones tropicales

El padrón principal para los trópicos es la casi constante extensión del día, altas temperaturas, y la ausencia de invierno. Regiones cerca del ecuador muestran dos periodos secos y dos periodos lluviosos de diferente duración, o sea, un sistema bimodal. A latitudes de clima templado (cerca de 30 grados), el crecimiento de las plantas se inicia cuando cesan las heladas. En regiones tropicales el crecimiento se inicia a temperaturas relativamente altas generalmente luego de un corte o al inicio de un periodo lluvioso. Digestibilidades máximas, se reducen en latitudes inferiores a los 30 grados, cuando el crecimiento es interrumpido no por bajas temperaturas pero si por falta de agua. Pasturas tropicales muestran una menor necesidad del proceso de vernalización, pero en cambio poseen mayores problemas que las especies templadas en lo que respecta a enfermedades y daños de predadores. Climas tropicales por tanto tienen mayor posibilidad de poseer plantas con menor valor nutritivo y un mayor contenido de estructuras protectoras. Al factor adicional de que noches largas y calidas promueven respiración y periodos de crecimiento con temperaturas elevadas que promueven lignificación, esta el factor de que la mayoría de las gramíneas cultivadas en el trópico son plantas del tipo C4, dando así, una combinación de factores ligados a generar plantas con bajo valor nutritivo. En general, las especies tropicales poseen en media, 15 unidades digestibles inferiores a las especies templadas. Esa menor digestibilidad se debe principalmente a una mayor proporción de la pared celular y una mayor lignificación. El contenido de proteína disponible y la fracción soluble son semejantes entre forrajeras templadas y tropicales.

Plantas tipo C3 y C4



La energía que posibilita la vida de la gran mayoría de los seres vivos en la tierra procede directa o indirectamente del sol, a través del proceso fotosintético; en líneas generales, este consiste en la reducción del CO_2 atmosférico por medio del H^+ del agua obtenido con la energía proveniente de las radiaciones electromagnéticas del sol, así la planta almacena la energía potencial química en los compuestos orgánicos. Los compuestos carbonados ricos en energía obtenidos así, son usados después como fuente energética por la propia planta y por otros organismos, que son incapaces de fabricar sus propios alimentos, pero si pueden aprovechar la materia vegetal. Debemos recordar que los azúcares simples son los productos de la fotosíntesis. Sin embargo, en la mayoría de las plantas verdes (especialmente dicotiledóneas) se presentan inmediatas transformaciones posteriores en el estroma del cloroplasto, que los convierten en almidón, evitando su exportación al citoplasma como aldehído fosfoglicérico. No obstante, entre las monocotiledóneas hay especies como la cebolla (*Allium cepa*) maíz (*Zea mays*) caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) y liliáceas en las que se puede encontrar glucosa almacenada.

La actividad fotosintética se evalúa por el CO_2 incorporado en una superficie durante un tiempo determinado y es corrientemente expresada en $\text{mg cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ así como en $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ o por día.

La carboxilación primaria esta catalizada por una de estas enzimas: ribuloadifosfato carboxilasa (o carboxidismutasa) y fosfoenolpiruvato carboxilasa, cuyas concentraciones y secuencia de acción varían según las especies. Se determina así el sistema de fijación de CO_2 ; vía ciclo Calvin, o C_3 con la primera, y vía de Hatch-Slack, el del ciclo de los ácidos dicarboxílicos de 4 carbonos - C_4 con la segunda; otra que mezcla ambas y se conoce como metabolismo de ácidos de las crasuláceas (MAC), con fijación en la oscuridad.

Además de los sistemas de fijación de CO_2 , hay adaptaciones estructurales de las hojas que se reflejan en una diferente disposición de los elementos constituyentes según la disponibilidad de agua del medio: hidrófilos, mesófitos o xerófitos, o según el sistema de fijación de CO_2 empalizada o Kranz.

La vía de fijación del CO_2 , denominada C_3 es la descrita por Calvin, la cual fue considerada

inicialmente común a todas las plantas. En síntesis el CO₂ se une a un compuesto de 5 carbonos que de inmediato se fragmenta en dos ácidos orgánicos de 3 carbonos. Mas tarde se descubrió la vía del C₄ en que hay un proceso inicial donde el CO₂, se une a un PEP dando un ácido de 4 carbonos en un determinado tipo de células (mesófilo), luego es transportado a las células mas internas (vainas del haz) en donde se desdobra, liberando el CO₂ para la RU-DP del ciclo de Calvin para la realización del ciclo C₃.

Este proceso presenta ventajas, entre ellas una mayor eficacia en la producción de materia seca en condiciones de mayor temperatura e iluminación y menor disponibilidad de agua. El ciclo C₄ tiene particular interés desde el punto de vista de la productividad por su alta capacidad de asimilación y por estar relacionado con especies de alto rendimiento, generalmente tropicales o subtropicales, mono y dicotiledóneas, como el maíz (*Zea mays*), la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), los sorgos y especies correspondientes a los géneros *Pennisetum* , *Amaranthus* y *Atriplex*.

El proceso fotosintético, como cualquier otro proceso fisiológico, es afectado por las condiciones del medio ambiente en el cual ocurre. La fase bioquímica debe desarrollarse dentro del margen determinado por la actividad de las enzimas que participan y la fase fisicoquímica esta directamente relacionado con la anterior. Algunos factores ambientales como intensidad y calidad de luz, cantidad de CO₂ presente y temperatura, tienen importancia fundamental en la intensidad del proceso.

Con respecto al nivel de CO₂ y a la iluminación del medio que rodea a la planta, existe una determinada cantidad de especies en que la intensidad de la fotosíntesis iguala a la de la respiración. De este modo, en el exterior, no se detectan cambios en los gases que intervienen, tampoco hay ganancia de peso seco. A esta condición particular de las plantas, que depende en cierto grado del medio ambiente, ya que puede modificarse durante la ontogenia, se denomina “punto de compensación de CO₂” o “de luz”, respectivamente. El valor para el CO₂ es de 0 a 100 ppm y depende e la vía de fijación de CO₂ usada (para C₄ menor que para C₃) y del medio en que se formó (en plantas heliófilas mayor que en umbrófilas).

Las plantas tipo C₄ posee pocas células mesofílicas entre las haces vasculares, comparado con 10 - 15 células mesofílicas en las plantas C₃. Las células mesofílicas no están lignificadas en las especies templadas y por lo tanto su proporción tiene efecto marcado en la digestibilidad. Las principales diferencias entre las plantas C₃ y C₄ se listan en el Cuadro 2.

Cuadro 2: Principales características diferenciales entre plantas C₃, C₄ y crasas (CAM)

Características	Plantas C ₃	Plantas C ₄	Plantas crasas CAM
Gupo de plantas representativas	Templadas: arroz, cebada, avena, remolacha, tabaco, leguminosas	Tropicales, subtropicales y desérticas: maíz, sorgo, caña de azúcar	Desérticas y cálidas: crasuláceas, cactáceas, euforbiáceas
Velocidad relativa de respiración	3 a 5 veces más que la respiración oscura	10 veces más débil que la respiración oscura	Difícil de detectar

Abertura de estomas a la luz	Grande	Pequeña	Pequeña o nula
Inhibición por O₂	Fuerte	Muy débil	Fuerte
Primer producto de fijación	Fosfoglicerato	Oxalacetato	Oxalatetato
Saturación de luz (wm⁻²)	50 - 150	> 500	Inferior a C ₄
Temperatura óptima (C)	15 - 20	30 - 47	35
Fotosíntesis máxima (mgCO₂.dm².h)	10 - 30	50 - 70	1 - 10
Punto de compensación de CO₂, ppm	30 - 70	0 - 10	0 - 200
Velocidad máxima de crecimiento (g.MS.dm².d)	0.5 - 2	4 - 5	0.015 - 0.02
Producción de MS (t.ha)	22 ± 3	38 ± 17	Poca información
Tasa de respiración	Alta	Baja	-

Adaptado de: Van Soest, P. J. 1994; Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1994

La generalización de que todas las plantas C₄ poseen valor nutritivo menos que las plantas C₃ no es totalmente cierto. Hay pocos ejemplos, pero al mismo tiempo muy importantes. Maíz y sorgo son plantas C₄ de origen ancestral tropical que han sufrido manipulaciones y alteraciones genéticas.

La gran mayoría de las gramíneas tropicales domesticadas son tipo C₄, y C₃ las de clima templado. Las leguminosas, (templadas y tropicales) son tipo C₃.

Mejoramiento genético

El mayor esfuerzo en el mejoramiento de plantas ha sido en adaptación, aumento en la producción y resistencia y/o tolerancia a plagas y enfermedades. Selección en busca de mayor producción o resistencia a plagas y enfermedades puede llevar a seleccionar en contra de valor nutritivo. Plantas que poseen alto valor nutritivo pueden ser de muy baja supervivencia, lo cual a su vez exige mayores tratamientos culturales. Pruebas agronómicas en busca de resistencia a plagas y enfermedades y mayor producción no necesariamente trae aparejado la búsqueda de plantas inferiores. Estadísticamente las cualidades anteriormente mencionadas tienen una asociación significativa, pero de baja magnitud (Coors et al., 1986), y por lo tanto calidad y cantidad pueden ser el resultado de nuevas búsquedas. El valor nutritivo es un fenómeno muy complejo que no está ligado a pocos genes.

Leguminosas

Las leguminosas se caracterizan por poseer alto contenido de proteínas y lignina y bajo contenido de pared celular cuando comparadas con las gramíneas. Compuestos secundarios (taninos, alcaloides, compuestos estrógenos y factores que promueven el meteorismo) no estar presentes en todas las especies de leguminosas.

El contenido moderado de tanino puede mejorar la eficiencia del comportamiento proteico del rumen, aunque su presencia en valores altos puede llegar a ser tóxico. Los taninos también inhiben el meteorismo y han habido intentos, especialmente en Nueva Zelanda en tratar de manipular la composición genética del trébol blanco (*Trifolium repens*) en busca de genotipos menos productores de meteorismo.

La busca de cultivares de alfalfa (*Medicago sativa*) con menor contenido de lignina ha llevado a que las nuevas plantas con menor cantidad de tejido lignificado sean más débiles y postradas.

Algunos ejemplos son citados en la literatura sobre mejoras en el contenido de proteína cruda en leguminosas. Desdichadamente los resultados no han sido muy satisfactorios. Por otro lado rumiantes no serían directamente beneficiados por tales resultados.

Gramíneas

Las gramíneas como grupo, poseen un contenido relativamente alto de pared celular y bajo en lignina, llevando esto, a un consumo menor con relación a su digestibilidad. Las gramíneas también poseen compuestos secundarios (cianidos, alcaloides endofíticos y endofíticos). Variedades o cultivares mejoradas de gramíneas pueden llegar a ser más susceptibles a enfermedades, menos adaptados y de menor producción. Tal es el caso del mutante de maíz (*Zea mays*) de nervadura marrón (brown midrib) y de la festuca (*Festuca arundinacea*) libre de alcaloides (Casler et al., 1987).

La introducción del gen responsable de la sustancia colorante soluble, localizada en la nervadura central de las hojas del maíz, es responsable de un incremento significativo en la mejora del valor nutritivo de los maíces europeos, llegándose a encontrar diferencias de hasta 12 unidades digestibles entre maíces americanos y europeos.



Calidad de los tallos de cereales

Varios pero modestos esfuerzos se han desarrollado en la manipulación genética del tejido de sostén en los principales cereales. La reducción en el tamaño del tejido de sostén aumenta la relación hoja:tallo.

El efecto en el valor nutritivo, depende en el valor relativo en calidad de las hojas y tallos, que a su vez varía entre las diferentes especies de cereales. Los tallos de cebada tienden a presentar menor calidad que las hojas, por tanto,

una reducción en la altura de las nuevas poblaciones lleva a la plantas de mejor digestibilidad. En arroz, las hojas presentan mayor contenido de sílice que los tallos. Por lo tanto el mismo tratamiento usado en cebada trae resultados opuestos en las nuevas plantas de arroz.

La calidad de las hojas y rallo así como su proporción son afectadas por factores ambientales, de los cuales el más importante es la humedad. Condiciones de aridez aumentan la relación hoja:tallo favoreciendo plantas de menor tamaño, que retienen carbohidratos soluble en tallos y/o hojas, debido a que no llegan a desarrollar completamente sus semillas.



Literatura Citada

Deinum, B. 1976. Effect of age leaf number and temperature on cell wall digestibility of forage maize. In: Carbohydrate Research in Plant and Animals. P. W. Van Adrichem, ed. Landbouwhogeschool Misc. Pap. 12. Wageningen, Netherlands, p. 29.

Deinum, B; Van Es, A. J. H. and Van Soest, P.J. 1968. Climate, nitrogen and grass. 2. The influence of light intensity temperature and nitrogen on in vivo digestibility of grass and the prediction of these effects from some chemical procedures. Neth. J. Agric. Sci. 16:217-233

Casler, M. D.; Talbert, H.; Forney, A.K.; Ehlke, N.J. and Reich, J.M. 1987 Genetic variation for rate of cell wall digestibility and related traits in first cut smooth bromegrass. Crop. Sci. 27:935-939.

Collins, M. 1985. Wetting effects on the yield and quality of legumes and legume-grass hays. Agron. J. 77:936.

Coors, J. G.: Lowe, C. C. and Murphy, R. P 1986. Selection for improved nutritional quality in alfalfa. Crop. Sci. 26:843-848.

Minson, D. J. and Mcleod, M. N. 1970. The digestibility of temperate and tropical grasses. Proc. 11th Int. Grasslands Congr. pp. 719-722.

Parson, A. J.; Johnson, I. R. and Harvey, A. 1988. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. Grass Forage Sci. 43:49-60.

Parson, A. J. and Penning, P. D. 1988. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. Grass Forage Sci. 43:15-27.

Salisbury, F. B. y Ross C. W. 1994. Fisiología vegetal. Editorial Grupo Editorial Iberoamericana 759p.

Struik, P. C.; Deinum, B. D. and Hoefsloot, J. M. P. 1985. Effects of temperature during different stages of development on growth and digestibility of forage maize (*Zea mays* L) Neth. J. Agric. Sci. 33:405-420.

Van Soest, P. J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press. 2nd ed. 476 pp.

Van Soest, P. J.; Mertens, D. R. and Deinum, B. D. 1978. Preharvest factors influencing quality of conserved forages. J. Anim. Sci 47:712-720.

[Inicio](#) -- » [Publicaciones](#) -- » [Planta y medio ambiente](#)