

Relaciones hídricas e intercambio gaseoso en una colección de leguminosas forrajeras cultivadas en las sabanas orientales de Venezuela

Water relations and leaf gas exchange in a collection of forage legumes cultivated in the eastern Venezuelan savannas

O. Guenni¹, J. Gil², Z. Baruch³, I. Rodríguez⁴ y J. Tam⁵

¹Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola. Apdo. Postal 4579. Maracay 2101. Aragua, Venezuela.

²Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Maracay, Aragua, Venezuela.

³Universidad Simón Bolívar. Departamento de Estudios Ambientales. Sartenejal, Baruta, Miranda, Venezuela.

⁴INIA, CIAE-Anzoátegui. Carretera El Tigre-Ciudad Bolívar. El Tigre, Anzoátegui, Venezuela.

⁵Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Postgrado de Agronomía. Maracay, Aragua, Venezuela. e-mail:

Resumen

Se reporta la variación en las relaciones hídricas y fotosíntesis neta de la hoja dentro de los géneros *Centrosema*, *Desmodium* y *Stylosanthes* cultivadas por dos años en una sabana de los llanos orientales del país. El potencial hídrico (Ψ_l) y el contenido relativo de agua (CRA) no variaron en forma proporcional con el contenido de agua en el suelo, con valores de Ψ_l entre -0,11 (Julio) y -1,98 MPa (Abril). No se observaron valores menores de 75% de CRA. Los valores de potencial osmótico (Ψ_o) oscilaron entre -0,74 (Julio) y -1,43 MPa (Abril), sin variaciones significativas entre las especies estudiadas. Las variaciones en la fotosíntesis se corresponden con lo observado en Ψ_l , con los menores valores en la época de sequía.

Palabras clave: Leguminosas forrajeras, sabanas, potencial hídrico, potencial osmótico, contenido relativo de agua, fotosíntesis.

Recibido el 9-1-2007 • Aceptado el 30-4-2007

Autor para correspondencia e-mail: gennio@agr.ucv.ve; jgil@inia.gov.ve; zbaruc@usb.ve; irodriguez@inia.gov.ve; julioctam@hotmail.com

Abstract

The variations on leaf water relations and net photosynthesis of some species of the genus *Centrosema*, *Desmodium* and *Stylosanthes* grown for two years in a savanna ecosystem of the eastern llanos of Venezuela are reported. Leaf water potential (Ψ_l) and leaf relative water content (RWC) did not varied in proportion to soil water content, with Ψ_l values of -0.11 (July) and -1.98 MPa (April). Values below 75% in RWC were not observed. Leaf osmotic potential (Ψ_o) varied from -0.74 (July) to -1.43 MPa (April), without significant variations among the species. Variations in net photosynthesis corresponded with Ψ_l values, with the lowest rates in the dry season.

Key words: Forage legumes, savannas, water potential, osmotic potential, relative water content, photosynthesis.

Introducción

La biodiversidad de leguminosas existente en las sabanas Neotropicales ha sido extensamente reconocida. En especial, los géneros *Centrosema*, *Stylosanthes* y *Desmodium*, pertenecientes a la familia *Fabaceae*, han sido el recurso genético mas importante en las sabanas tropicales para el desarrollo de variedades y cultivares de uso en la alimentación animal (2). El éxito obtenido en la utilización de estas plantas radica en su marcada adaptación a las condiciones de alta temperatura y déficit hídrico que predominan en la sabana durante la sequía.

En la literatura se han propuesto varias estrategias o categorías de respuestas ante el déficit hídrico del suelo: mecanismos de escape, de eva-

sión o postergación de la deshidratación y de tolerancia a la sequía. Tanto en gramíneas como leguminosas forrajeras tropicales, predominan mecanismos de evasión y/o tolerancia a la sequía (1, 4).

En el presente trabajo se reporta parte de un estudio interdisciplinario que incluyó la recolección de germoplasma nativo y la posterior evaluación agronómica y ecofisiológica en condiciones de sabana bien drenada, de una colección de leguminosas forrajeras. El objetivo fue el de evaluar la variación de la respuesta que, en términos de las relaciones hídricas y la fotosíntesis neta, mostraban estas leguminosas, y tratar de asociar esta variación con la persistencia a lo largo del tiempo.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en la Estación Experimental del Tigre (CIAE-Anzoátegui) perteneciente al INIA. El patrón de precipitación es unimodal

(1024 mm de lluvia anual), con lluvias mensuales menores a 50 mm durante Diciembre – Abril, y un pico en Junio-Octubre. La temperatura

mínima es de alrededor de 20°C, con máximas cercanas a 35°C en Abril y Mayo. El experimento de campo se estableció en un suelo franco-arenoso a arenoso, con un contenido gravimétrico de humedad a -0,33 MPa en el rango 5 - 12% hasta los 160 cm, y de 2,5 - 5% a -1,5 MPa. El material vegetal consistió en una colección de 10 accesiones pertenecientes a los géneros *Desmodium*, *Stylosanthes* y *Centrosema*, con 1, 2 y 7 accesiones respectivamente. En el cuadro 1 se incluyen las especies y accesiones utilizadas. Las accesiones se sembraron en Julio de 2004 en hileras de 7 plantas, en un diseño de bloques al azar con 3 repeticiones. En Julio de 2005 se efectuó un corte de uniformidad en las parcelas, y a partir de Junio 2006 se hacían cortes periódicos (cada 3-4 meses) de mantenimiento en las mismas. En Noviembre de 2004 se iniciaron mediciones del potencial hídrico (Ψ_1) y osmótico (Ψ_o), además del intercambio neto de CO_2 (A) en la lámina foliar (foliolo intermedio de la última hoja completamente expandida en tallo o estolón). Ψ_1 y Ψ_o se midieron con una bomba de presión y un osmómetro de presión de vapor (4), respectivamente; mientras que A se midió con un equipo ADC modelo LCI

(ADC BioScientific Ltd, UK). El ajuste osmótico se estimó de acuerdo al procedimiento reportado por Ludlow *et al.* (5). A partir de Noviembre de 2005, se estimó el contenido relativo de agua (CRA) en las hojas (4). Adicionalmente, en cada visita al campo se estimaba el contenido gravimétrico de humedad del suelo en varios estratos hasta los 160 cm de profundidad, mediante el uso de una sonda de neutrones (CPN 503 DR, Campbell Sci. Illinois, USA). Para cada medición en las plantas, se tomaban 3 hojas por parcela o repetición. Todas las mediciones fueron inicialmente restringidas a las épocas de salidas de lluvia (Noviembre-Diciembre) y pico de sequía (Enero-Abril), para luego extenderse a los meses de lluvia de Julio y Octubre 2006. Durante las épocas mencionadas, los muestreos se realizaban al menos con una frecuencia mensual. Las comparaciones entre medias se llevaron a cabo a través de la prueba de diferencia mínima significativa ($P < 0,05$) y utilizando el paquete estadístico SAS (6). En este caso, solo se reportan diferencias significativas entre épocas en aquellas accesiones donde las mediciones fueron mas completas a lo largo del tiempo.

Resultados y discusión

La medición de las variables fisiológicas a lo largo del tiempo no fue continua en algunas accesiones, debido a la poca disponibilidad de material vegetal para el momento del muestreo.

Durante el periodo de estudio, el

contenido de humedad del suelo tuvo una reducción máxima entre Julio 2006 y Abril del mismo año, de 8,4 a 0,4% y de 8,0 a 5,5% a 0-15 y 130-160 cm, respectivamente. Los valores de humedad del suelo en el pico de sequía fueron similares o menores al lí-

Cuadro 1. Variación en el potencial hídrico foliar (Ψ_f , -MPa) de distintas accesiones de leguminosas forrajeras cultivadas en una sabana bien drenada al oriente del país. Los números de cada especie identifican a la accesión correspondiente dentro de la colección. DMS: Diferencia mínima significativa ($P < 0,05$).

| No | Especie | 2004 | | | 2005 | | | 2006 | | | DMS | | |
|----|-----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | Nov | Dic | Ene | Mar | Abr | Nov | Feb | Mar | Abr | | Jul | Oct |
| 1 | <i>D. incanum</i> | | 0,41 | 0,33 | 0,97 | 1,79 | 0,32 | 0,82 | 0,88 | 1,98 | 0,15 | 0,37 | 0,55 |
| 7 | <i>S. scabra</i> | | 0,17 | 0,22 | 0,34 | 1,10 | 0,28 | 0,24 | | | | | |
| 17 | <i>C. macrocarpum</i> | 0,28 | | | | | 0,24 | 0,33 | 0,42 | 0,68 | 0,17 | 0,23 | |
| 18 | <i>C. macrocarpum</i> | | 0,26 | 0,21 | 0,24 | 0,39 | 0,24 | 0,38 | 0,36 | 0,53 | 0,13 | 0,22 | 0,16 |
| 19 | <i>C. macrocarpum</i> | | 0,25 | 0,17 | 0,28 | 0,37 | 0,21 | 0,33 | 0,44 | 0,49 | 0,11 | 0,22 | 0,11 |
| 22 | <i>C. brasilianum</i> | 0,31 | 0,30 | 0,28 | 0,33 | | | | | | | | |
| 26 | <i>C. molle</i> | | 0,33 | 0,24 | 0,26 | 0,75 | 0,36 | 0,43 | 0,56 | 1,01 | | 0,20 | |
| 27 | <i>C. acutifolium</i> | | 0,32 | 0,20 | 0,34 | 0,75 | 0,23 | 0,30 | 0,35 | 0,53 | 0,13 | 0,18 | 0,14 |
| 28 | <i>C. macrocarpum</i> | | | | | 0,47 | 0,23 | 0,28 | 0,51 | 0,48 | 0,16 | 0,18 | |
| 29 | <i>S. capitata</i> | 0,23 | 0,21 | 0,17 | 0,39 | | 0,39 | 0,35 | 0,32 | 0,47 | 0,20 | 0,21 | |

mite de marchitez permanente a lo largo de todo el perfil. Aunque en algunas accesiones (principalmente *Centrosema*) se evidenció plegamiento de las hojas y cierto grado de defoliación, la variación tanto en Ψ_1 (cuadro 1) como en CRA no fueron proporcionales a la variación observada en la humedad del suelo. En general, el Ψ_1 varió entre -0,11 (Julio 2006, *C. macrocarpum* 19) y -1,98 MPa (Abril 2006, *D. incanum* 01), mientras que dicho rango fue el más amplio en *D. incanum* 01 (-0,15 a -1,98 MPa) y el menor en *C. macrocarpum* 18 (-0,13 a -0,39 MPa) (cuadro 1). En la literatura se reportan Ψ_1 asociados a mortandad de la planta entre -6,5 (*S. humilis*) y -12,1 MPa (*C. pascuorum*), con valores intermedios para *C. molle* y *C. brasilianum* de -8,3 MPa (3).

El CRA en ningún caso bajó del 75% en las accesiones evaluadas, con una máxima variación dentro de una misma accesión de 75 (Marzo) a 92% (Julio) para *C. macrocarpum* 19 en el 2006. En el caso de *C. acutifolium* 27, el CRA no disminuyó por debajo de 88% aún en los picos de sequía.

En la mayoría de las accesiones, la variación de Ψ_0 con la época del año fue bastante marcada. Por ejemplo, en 2006, con el pico de sequía más seco de los dos evaluados, el potencial osmótico foliar varió, como promedio para 8 accesiones evaluadas, entre $-1,43 \pm 0,36$ MPa (Abril) y $-0,74 \pm 0,11$ MPa (Julio). Cuando se analiza el transcurso de un período de sequía como el de Noviembre 2005 – Abril 2006, el ajuste osmótico estimado en

base a los Ψ_0 de esos meses y corregidos a máximo turgor, mostró valores entre 0,1 (*C. macrocarpum* 19) y 0,5 - 0,6 MPa (*D. incanum* 01 y *C. macrocarpum* 28), sin ajuste osmótico aparente para *S. capitata* 29.

Estos valores están cercanos a los máximos reportados (0,5 - 1,1 MPa) para estos géneros (3), y son el resultado de una relativa alta contribución de la acumulación de solutos a nivel celular (5). La determinación de prolina en la hoja que se lleva a cabo actualmente, permitirá determinar su grado de contribución a este proceso. Sin embargo, aunque esta estrategia representa un posible mecanismo de aclimatación para tolerar la sequía, la relativa poca variación entre las especies estudiadas, sugiere que la contribución de dicho proceso a mantener el crecimiento y la supervivencia a largo plazo, es poca (3).

Finalmente, las variaciones de A en el año (cuadro 2) se corresponden con las observadas en Ψ_1 , con una disminución en la sequía como consecuencia posiblemente del cierre estomático inducido por el déficit de humedad del suelo. Los máximos valores registrados de A, están alrededor $20 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$; mientras que la reducción más baja en A fue de 27% (*C. molle* 26) y la mayor de 46% (*C. macrocarpum* 17 y *C. acutifolium* 27) cuando se compararon los meses de Abril y Julio 2006 (cuadro 2). Esto pudiera indicar una variación importante del control de cierre estomático entre las accesiones estudiadas.

Cuadro 2. Variación en la tasa neta de intercambio gaseoso en la hoja (A, $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de distintas accesiones de leguminosas forrajeras cultivadas en una sabana bien drenada al oriente del país. Los números de cada especie identifican a la accesión correspondiente dentro de la colección. DMS: Diferencia mínima significativa ($P<0,05$).

| No | Especie | 2004 | | | 2005 | | | 2006 | | | DMS |
|----|-----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| | | Nov | Dic | Ene | Mar | Feb | Mar | Abr | Jul | Oct | |
| 1 | <i>D. incanum</i> | | 15,84 | 14,43 | 10,45 | 15,63 | 18,61 | | 17,25 | 17,46 | 5,3 |
| 7 | <i>S. scabra</i> | | | 18,01 | 11,17 | | | | | | |
| 17 | <i>C. macrocarpum</i> | 18,02 | | | | 17,21 | 15,15 | 11,24 | 20,71 | 18,86 | |
| 18 | <i>C. macrocarpum</i> | | 17,25 | 12,87 | 12,01 | 18,12 | 16,20 | 14,60 | 20,12 | 17,17 | 4,94 |
| 19 | <i>C. macrocarpum</i> | | 17,17 | 14,57 | 13,92 | 19,65 | 18,51 | 13,81 | 22,01 | 21,02 | 4,12 |
| 22 | <i>C. brasilianum</i> | | | | 15,39 | | | | | | |
| 26 | <i>C. molle</i> | | 14,05 | 10,70 | 11,53 | 14,31 | 18,04 | 12,33 | | 16,97 | |
| 27 | <i>C. acutifolium</i> | | 17,31 | 15,05 | 10,26 | 14,03 | 14,58 | 11,93 | 22,17 | 20,54 | 4,94 |
| 28 | <i>C. macrocarpum</i> | | | | | 19,18 | 18,56 | 12,39 | 20,86 | 17,77 | |
| 29 | <i>S. capitata</i> | 18,40 | | 11,68 | 11,71 | | 21,21 | | 12,56 | | |

Conclusiones

Los resultados obtenidos permiten concluir que la marcada adaptación a la sequía de las especies estudiadas está asociada probablemente a una eficiente utilización de la humedad en el perfil de suelo, asociada en algunos casos a una mayor sensi-

bilidad en el cierre estomático. Adicionalmente, el ajuste osmótico pudiera representar en estas especies un mecanismo de tolerancia efectivo para soportar el déficit hídrico del suelo en los períodos de sequía más intensos.

Literatura citada

1. Baruch Z. y M. Fisher. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el establecimiento de una pastura. pp. 103-142. *En* Lascano C. y Spain J. Establecimiento y Renovación de Pasturas. CIAT, Cali, Colombia.
2. Burt R.L., P.P. Rotar, J.L. Walter y M.W. Silvey. 1983. The role of *Centrosema*, *Desmodium* and *Stylosanthes* in improving tropical pastures Westview Tropical Series No. 6. Westview Press, Boulder CO.
3. Fisher M.J. y M.M. Ludlow. 1984. Adaptation to water deficits in *Stylosanthes*. pp. 163-179. *En*: Stace H.M. y Edey L.A (Eds.). The Biology and Agronomy of *Stylosanthes*. Academic Press. Sydney, Australia.
4. Guenni O., Z. Baruch y D. Marín. 2004. Responses to drought of five *Brachiaria* species. II. Water relations and leaf gas exchange. *Plant & Soil*, 258: 249-260.
5. Ludlow M.M., A.C.P. Chu, R.J: Clements y R.G. Kerslake. 1983. Adaptations of species of *Centrosema* to water stress. *Australian Journal Plant Physiology*, 10: 119-130.
6. SAS Institute. 1989. SAS User Guide: Statistics. 7th edition. SAS Inst., Inc., Cary, NC. USA. 1028 p.