

Capítulo 7

RESERVAS DE CARBOHIDRATOS

Los carbohidratos de las plantas se dividen en dos grupos: estructurales y no estructurales (CNET). Los primeros forman parte de la pared celular (Bernal, 1991) y entre éstos se encuentran la celulosa, la hemicelulosa y la pectina. Estos, son causantes de la fibrosidad del alimento, no están disponibles para el metabolismo energético de la planta, son insolubles en agua y poseen una fermentabilidad potencial lenta y limitada. La pectina constituye una excepción ya que es completamente fermentable en el rumen (Pichard y Alcalde, 1990). Los segundos se almacenan en órganos vegetativos como raíces, rizomas, estolones, coronas y parte inferiores del tallo (Botrel y Gomide, 1981; Tejos, 1983; Reis *et al.*, 1985). Los principales CNET en los tejidos de especies forrajeras son monosacáridos como glucosa y fructosa, disacáridos como sucrosa y maltosa y polisacáridos como almidones y fructosanos (McIlroy, 1967; Smith, 1972, 1973). Sin embargo, para la determinación de reservas es más relevante analizar los CNET en conjunto que las fracciones individuales, puesto que tienen funciones similares y la cantidad de CNET es una estimación de la energía rápidamente disponible para el metabolismo y/o traslocación a otras partes de la planta (Smith, 1981). Los CNET poseen un potencial de fermentación rápida y total en el rumen, al igual que el proceso de fermentación del ensilaje (Pichard y Alcalde, 1990).

Los CNET proporcionan la energía para el rebrote de las especies forrajeras perennes o anuales, que pueden ser cosechadas varias veces en una misma temporada. Además ayudan a sobrevivir a las forrajeras durante períodos de sequía, de inundación, de altas o de bajas temperaturas y proporcionan energía para el crecimiento cuando las condiciones ambientales son nuevamente favorables.

Bajo condiciones de sabana la información sobre localización y movilización de reservas en plantas nativas es muy escasa. En este capítulo se presentará la experiencia reportada por Tejos (1994) en cinco especies de sabanas inundables. En sabana alta y no inundable se presenta información de las especies paja de sabana (*Axonopus purpusii*) y paja cuchilla (*Leptocoryphium lanatum*), en sabana ligeramente inundable o bajío de las especies jajato (*Panicum laxum*) y lambedora (*Leersia hexandra*) y en sabana fuertemente inundable o estero se presentará información de CNET en paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*). Esta información permitirá, conocer los órganos de almacenamiento preferente, la variación en concentración después de un pastoreo, el tiempo necesario para que se recuperen adecuadamente las forrajeras y la época de utilización más adecuada, que a su vez, influirá en la sobrevivencia de las forrajeras nativas.

En el estudio conducido por Tejos (1994) se realizaron muestreos regulares, después de cada corte, a las 0, 1, 2, 4, 8, 12, 16, 20 y 24 semanas. Además se tomaron muestras representativas del estrato superior de la planta (> 8 cm del suelo o sobre el nivel de inundación), del estrato inferior (0-8 cm o por debajo del nivel de inundación) y de raíces.

Los contenidos de CNET en las especies estudiadas variaron en función del estrato, de la época y de la edad del rebrote.

CNET en *A. purpusii*

En *A. purpusii* la concentración de CNET en el estrato superior varía de 0,4 a 4,0 % mientras que en el estrato inferior fluctúa de 0,6 a 10,0 % y en las raíces de 1,2 a 10,0 % a lo largo del año. Estas variaciones son atribuibles a época, estrato y descensos después de la utilización de la pastura (Cuadro 45).

Cuadro 45. Variaciones de carbohidratos no estructurales totales en *A. purpusii*.

Época	CNET, %		
	E. superior	E. inferior	Raíces
Lluvia	1,7 b	4,7 b	4,5 b
Transición	3,2 a	3,2 c	4,0 b
Seca	1,6 b	6,6 a	5,8 a
Media	2,2 (2)	4,8 (1)	4,8 (1)

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Los estratos inferior y raíces, en las tres épocas evaluadas, muestran valores de CNET más elevados que los encontrados en la oferta forrajera. Dentro de épocas se aprecia que los valores más altos en CNET se ubican en la época seca. En cambio, los valores más bajos de reservas se encuentran en épocas lluviosa y de transición. En esos meses ocurren tasas de crecimiento elevadas, después de la utilización, y probablemente se explican porque el rebrote inicial se realiza a expensas de las reservas de la planta.

El estrato superior de la planta, que constituye la oferta forrajera, muestra un comportamiento distinto. En primer lugar la concentración de CNET es la menor, y el comportamiento a lo largo del año difiere ligeramente de los restantes estratos.

La concentración media anual de CNET alcanza 4,8 % en raíces y en estrato inferior y 2,2 % en el estrato superior. En esta especie los lugares de almacenamiento preferente de CNET ocurren en raíces, en tallos y en hojas del estrato inferior.

CNET en *L. lanatum*

En *L. lanatum* la concentración de CNET fluctúa a lo largo del año de 0,6 a 6,2 % en el estrato superior, de 1,2 a 15,1 % en el estrato inferior y de 2,3 a 21,1 % en raíces.

En esta especie de sabana alta los valores más elevados de CNET se encuentran en las raíces (Cuadro 46). Los segundos valores más elevados ocurren en el estrato inferior y al igual que en la especie antes descrita, los menores valores de CNET se encuentran en el estrato superior.

En las tres épocas evaluadas se observa claramente que los valores más altos de carbohidratos ocurren en la época seca. Justamente es esta época cuando la planta, en general, no es consumida por bovinos ni aparentemente por fauna silvestre. En cambio, durante la época de activo crecimiento, de mayo a diciembre, los valores de CNET son bajos y están señalando que la planta utiliza sus reservas para generar nuevos tejidos.

Cuadro 46. Variaciones de carbohidratos no estructurales totales en *L. lanatum*.

Época	CNET, %		
	E. superior	E. inferior	Raíces
Lluvia	1,4 c	2,4 c	3,3 c
Transición	2,7 b	5,9 b	10,5 b
Seca	3,4 a	6,8 a	15,5 a
Media	2,5 (3)	5,0 (2)	9,1 (1)

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

La concentración media anual de CNET, en paja cuchilla, alcanza 9,1 % en raíces, 5,2 % en el estrato inferior y 2,5 % en el estrato superior.

CNET en *P. laxum*

En *P. laxum* la concentración de CNET varía, durante el año, de 0,8 a 7,6 % en el estrato superior, de 0,6 a 12,4 % en el estrato inferior y de 2,0 a 16,6 % en raíces.

De los estratos estudiados, consistentemente se encuentran valores de CNET más elevados tanto en raíces como en el estrato inferior de la planta (Cuadro 47).

Cuadro 47. Variaciones de carbohidratos no estructurales totales en *P. laxum*

Época	CNET, %		
	E. superior	E. inferior	Raíces
Lluvia	4,2 a	10,2 a	11,8 a
Transición	4,0 a	7,2 b	8,1 c
Seca	4,3 a	9,2 a	9,8 b
Media	4,2 (3)	8,9 (2)	9,9 (1)

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

El efecto época no resulta similar para todos los estratos evaluados en esta gramínea. En el caso del estrato superior no se aprecia efecto de época. Pero, en el estrato inferior los valores más elevados de CNET ocurren tanto en épocas lluviosa como en seca. En cambio, en raíces los valores más altos se obtienen durante la época lluviosa. Sin embargo, en los estratos donde ocurren las mayores concentraciones de CNET (raíces y hojas y tallos del estrato inferior) las reservas más bajas siempre ocurren durante la época

de transición. Es justamente en estos 30-45 días, de mayo a junio y en noviembre-diciembre, cuando ocurre el crecimiento más violento en esta especie hidrófila. Este rebrote se realiza indudablemente a expensas de las reservas de CNET de la planta.

La concentración media anual de CNET alcanza 9,9 % en raíces, 8,9 % en estrato inferior y 4,2 % en el estrato superior.

CNET en *L. hexandra*

Durante el año, la concentración de CNET en *L. hexandra* fluctúa de 1,3 a 8,9 % en el estrato superior, de 3,1 a 10,0 % en el estrato inferior y de 3,8 a 10,6 % en raíces.

Los valores más altos de CNET siempre se encuentran en las raíces (Cuadro 48). Los segundos ocurren en el estrato inferior. En ambos lugares se almacenan preferentemente las reservas. En cambio, la menor concentración ocurre en hojas y tallos que se encuentran sobre los 8 cm del suelo.

Cuadro 48. Variaciones de carbohidratos no estructurales totales en *L. hexandra*.

Época	CNET, %		
	E. superior	E. inferior	Raíces
Lluvia	1,4 c	2,4 c	3,3 c
Transición	2,7 b	5,9 b	10,5 b
Seca	3,4 a	6,8 a	15,5 a
Media	2,5 (3)	5,0 (2)	9,1 (1)

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

A lo largo del año los menores valores de CNET se encuentran en épocas de transición y seca. La menor concentración de CNET, como se aprecia en las especies antes analizadas, está relacionada con un rebrote más acelerado y a un mayor consumo. En el caso de la lambedora, además la baja concentración de CNET durante la época seca se asocia con la disminución del área foliar y de la tasa absoluta de crecimiento de la planta. En forma similar, el crecimiento del pasto lambedora durante la época seca ocurre en buena parte a expensas de las reservas.

Usualmente después de un pastoreo o de un corte de uniformidad la concentración de CNET disminuye rápidamente. Sin embargo, en la experiencia conducida por Tejos (1994) con pasto lambedora ocurrió de una forma distinta. En este caso, después del corte la concentración de CNET de esta especie aumentó. La explicación probable debe relacionarse con un sobrepastoreo de esta especie, en el lugar experimental, durante los meses anteriores al inicio de la investigación. Pero, después de permanecer sin utilización por 28 semanas y luego sometida a un segundo corte de uniformidad, la fluctuación de la concentración de CNET se considera normal (Morán *et al.*, 1953; Nogueda, 1981; Tejos, 1983).

La concentración media anual de CNET de esta especie alcanza 7,2 % en raíces, 6,1 % en el estrato inferior y 4,5 % en el estrato superior.

CNET en *H. amplexicaulis*

En *H. amplexicaulis* la concentración de CNET fluctúa a través del año de 1,8 a 13,9 % en el estrato superior, de 2,8 a 18,8 % en el estrato inferior y de 3,4 a 20,5 % en raíces.

En forma similar a lo observado en las dos especies hidrófilas antes mencionadas, se observa un incremento sostenido de los CNET después del primer corte de uniformidad. Este comportamiento está relacionado con el severo pastoreo al que fue sometida esta especie antes de iniciar esta investigación.

La mayor concentración de CNET en paja de agua ocurre en el estrato raíces (Cuadro 49). El segundo lugar de almacenamiento preferente de CNET son los tallos inferiores de esta especie. En cambio, en la oferta forrajera la concentración de CNET fluctúa de 3,8 a 10,0 % y representa alrededor del 50 % de la concentración usualmente encontrada a nivel de raíces.

Cuadro 49. Variaciones de carbohidratos no estructurales totales en *H. amplexicaulis*.

Época	CNET, %		
	E. superior	E. inferior	Raíces
Lluvia	10,0 a	14,4 a	15,8 a
Transición	3,8 b	8,3 b	8,7 b
Seca	3,8 b	3,2 b	8,4 b
Media	5,9 (3)	8,6 (2)	11,0 (1)

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Durante el año la concentración menor de CNET ocurre siempre durante la época seca de la sabana. Al igual que en las especies antes descritas la menor concentración está asociada al buen rebrote de esta especie durante la época seca.

La concentración media anual de CNET alcanza en paja de agua 11,0 % en raíces, 8,6 % en tallos y hojas inferiores y 5,9 % en hojas y tallos sobre los 8 cm del suelo.

Variación de CNET en especies nativas

La mayor concentración de CNET, en las cinco especies estudiadas, se localiza en raíces y tallos inferiores. También en estos órganos ocurren los descensos más pronunciados después del corte de uniformidad. En especies de sabanas bien drenadas, la disminución en raíces alcanza aproximadamente a 75 y 44 % en épocas lluviosa y seca, respectivamente. En cambio, en especies hidrófilas el descenso fue casi nulo en la época lluviosa e inundada de la sabana, pero en la época seca el descenso medio alcanzó 57 % con relación al valor existente al momento del corte. Ambos fenómenos, concentración y

rápida movilización de las reservas después del corte, están indicando que los CNET en estas especies se localizan preferentemente en raíces y tallos inferiores. Esta ubicación de reservas concuerda con estudios de Moran *et al.* (1953) en zonas templadas y de Botrel y Gomide (1981), Reis *et al.* (1985) y Pérez (1988) en gramíneas tropicales.

Los valores medios de CNET de las especies estudiadas se presentan en el Cuadro 50. En sabanas altas, a través del año, los contenidos de CNET fluctúan grandemente. Los valores más elevados se asocian con intervalos largos, y las concentraciones menores con edades de rebrote de 1 a 4 semanas. En sabanas inundables la concentración media de CNET se incrementa sostenidamente con la edad, desde el inicio hasta el final de la época inundada, alcanzándose valores máximos de 9 a 17 %. Estos valores son similares a los encontrados por Wilson y t'Mannetje (1978) para condiciones tropicales de Australia.

Una comparación entre especies indica que la concentración media de CNET es más elevada en gramíneas nativas de sabanas inundables que en especies de sabanas altas (7,9 vs 4,4 %).

Cuadro 50. Variaciones de CNET en cinco gramíneas nativas.

Época	CNET, %				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	3,7 b	2,4 c	8,8 a	8,1 a	13,4 a
Transición	3,4 b	6,4 b	6,4 b	5,2 b	7,0 b
Seca	4,6	7,8 a	7,7 ab	4,7 b	6,9 b
Media	3,9 (5)	5,5 (4)	7,6 (2)	6,0 (3)	9,1 (1)

Adaptado: Tejos, 1994

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna o distinto número en la misma fila presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

La especie que almacena una mayor cantidad de reservas es *H. amplexicaulis*, y alcanza concentraciones similares a las encontradas en especies introducidas como *Panicum maximum* y *Cenchrus ciliaris* que son reconocidas como almacenadores de grandes reservas y por esta razón pueden soportar estrés hídricos severos (Wilson y t'Mannetje, 1978). En cambio, las especies nativas de sabanas bien drenadas alcanzan contenidos medios de 4 a 5 % y concuerdan con valores encontrados por Herrera y Hernandez (1987) y por Reis *et al.* (1985) en forrajeras tropicales.

Disminución de CNET después de la utilización

Después del corte de uniformidad la concentración de CNET en especies forrajeras nativas varía drásticamente (Fig. 7, 8 y 9). Este resultado coincide con experiencias de varios autores (Smith y Silva, 1969; Smith, 1980; Wong y Wilson, 1980).

Durante la época lluviosa la concentración de reservas en las especies estudiadas de sabanas altas disminuye durante las dos primeras semanas posteriores al corte y los valores permanecen bajos hasta las 4 a 8 semanas y luego ascienden sostenidamente. Este brusco

descenso alcanzó a un 40,3 % con relación al existente al momento de efectuar el corte de uniformidad. Esta tendencia concuerda con trabajos de Moran *et al.* (1953) en gramíneas de zonas templadas, y de Vickery (1981) y Pérez (1988) en gramíneas tropicales.

En cambio, en especies de sabanas inundables el descenso de CNET después del corte fue mínimo entre la primera y segunda semana y después se incrementaron sostenidamente con la edad y permitieron acumular una cantidad adecuada de reservas para la próxima temporada de utilización.

Al ocurrir el segundo corte de uniformidad, esta vez al inicio de la época de mínima precipitación, la concentración de CNET desciende rápidamente y los valores mínimos se alcanzan alrededor de las 2 a 4 semanas en especies de sabanas altas y de 1 a 2 semanas en especies de sabanas inundables. El descenso medio alcanzó a 55,3 %. En general, los contenidos de CNET permanecen bajos hasta la semana 4 y después se incrementan a valores cercanos al valor inicial en la semana 8 del rebrote, y luego disminuyen por efecto de la severa sequía.

Los descensos bruscos en concentración de CNET, en las especies bajo estudio, se explican probablemente porque las plantas utilizan sus reservas tanto para la formación de nuevos tejidos (Smith y Marten, 1970) como en la respiración (Sprague y Sullivan, 1950; Vickery, 1981). El hecho que el descenso fuese más pronunciado durante la época seca está señalando además que en la formación de nuevos tejidos la planta utiliza una mayor cantidad de reservas debido al estrés hídrico existente en el suelo.

En sabanas altas la concentración media anual de *A. purpusii* y *L. lanatum* alcanza 3,8 y 4,8 %, respectivamente. La concentración menor de CNET se encuentra en el estrato superior de estas especies. Este estrato constituye la oferta para los bovinos y fauna silvestre. En cambio, los valores más elevados se localizan en los estratos raíces y tallos inferiores. Esta localización de los CNET explica, en parte, la persistencia de estas especies al mal manejo de la sabana (sobrepastoreo, quemadas frecuentes y no planificadas). Esta información está indicando que si se mejora el manejo, estableciendo un descanso de 6 a 8 semanas después del pastoreo e incluso hasta 10 semanas se aumentarán las reservas de CNET y la productividad forrajera, en años sucesivos, debe ser más elevada.

En sabanas de bajío, al igual que en especies de sabana alta, las mayores concentraciones de CNET se localizan en raíces y tallos inferiores. Esta localización explica, parcialmente, la persistencia de estas especies a severas e inoportunas defoliaciones por el rebaño y fauna silvestre, que en casos extremos alcanzan hasta 90 % de la biomasa aérea viva. Intervalos entre pastoreos de 4 a 6 semanas en los meses de mayo a junio (antes de la inundación) y de 8 a 12 semanas en noviembre a diciembre (después de la inundación) son suficientes para mantener niveles aceptables de CNET que permitan reiniciar un nuevo rebrote de estas especies hidrófilas.

En sabanas de estero, la mayor concentración de CNET en *H. amplexicaulis* se localiza también en tallos inferiores y en raíces. Cuando esta especie se somete a pastoreo,

una vez desaparecida la inundación, la concentración de CNET disminuye drásticamente. Este descenso alcanza alrededor de 50 a 77 % del existente al momento de desaparecer la lámina de agua. Esta disminución se estabiliza alrededor de las 4 a 8 semanas. Este lapso sería el intervalo entre pastoreo óptimo para la sobrevivencia del pasto paja de agua.