

**DINAMICA DE LOS HIDRATOS DE CARBONO NO ESTRUCTURALES
DE RESERVA EN LA BASE DE LOS TALLOS Y EN LAS RAICES
DE *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack, y *Stipa tenuis* Phil.**

R. A. Distel y O. A. Fernández (1)

Recibido: 4-6-85

Aceptado: 12-11-85

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue analizar la dinámica de los carbohidratos no estructurales de reserva en la base de los tallos y en las raíces de *Piptochaetium napostaense* y *Stipa tenuis*. La cantidad de carbohidratos por unidad de biomasa fue siempre superior en la base de los tallos, excepto en enero para *P. napostaense* y en agosto para *S. tenuis*. En las dos especies se observó que la dinámica de la concentración de las sustancias de reserva en la base de los tallos mostró períodos de vaciamiento al inicio de los rebrotes, durante la fase reproductiva y en pleno invierno, que fueron seguidos por ciclos de reposición más o menos rápidos. La variación de la concentración de carbohidratos en las raíces de ambas especies evidenció etapas de disminución a principios de otoño y en invierno, seguidas por períodos de reposición durante el otoño y la primavera.

**NON STRUCTURAL CARBOHYDRATES DYNAMICS IN STEM BASES
AND ROOTS OF *Piptochaetium napostaense* and *Stipa tenuis***

SUMMARY

The objective of this work was to analyze the reserve nonstructural carbohydrates dynamics in stem bases and in roots of *Piptochaetium napostaense* and *Stipa tenuis*. The amount of carbohydrates by biomass unit was always higher in stem bases, except in January for *P. napostaense* and August for *S. tenuis*. In both species, nonstructural carbohydrate variations in stem bases showed periods of depletion at the beginning of plant regrowth, during reproductive stages, and in winter, followed later on by not very rapid reposition cycles. Variation in carbohydrate concentration in roots of both species evidenced stages of diminution at the beginning of the fall and in winter, followed by reposition periods during fall and spring.

(1) Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CONICET), Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, 8000 - Bahía Blanca, Argentina.

INTRODUCCION

Los carbohidratos no estructurales (CNE) constituyen las principales sustancias de reserva de la mayoría de las plantas. En muchas especies, cuando el balance de energía es positivo, tienden a acumularse en la base de los tallos, raíces, tubérculos y rizomas; posteriormente se movilizan, siendo usados como sustrato en la respiración y en la formación de nuevos tejidos. Los CNE son importantes en las plantas perennes para la supervivencia invernal e iniciación del crecimiento luego de un receso vegetativo o de una desfoliación (White, 1973).

La variación periódica de los CNE depende de varios factores: especie, tasa de crecimiento, estadio de desarrollo, temperatura y disponibilidad de agua y nutrientes (White, 1973). Frecuentemente la dinámica de los CNE en los órganos de almacenaje de las plantas perennes sigue ciclos anuales en forma de V o U (Trlica y Singh, 1979).

El objetivo del presente trabajo fue determinar el modelo de variación periódica de los CNE en la base de los tallos y en las raíces de *Piptochaetium napostaense* y *Stipa tenuis*. El conocimiento de la dinámica del carbono de reserva se considera como uno de los principios fundamentales en el manejo adecuado de los pastizales naturales y las pasturas cultivadas. Las dos especies mencionadas son gramíneas perennes invernales, de buen valor forrajero, nativas en el Distrito del Caldén (Cabrera, 1976). Esta unidad fitogeográfica abarca una superficie aproximada de 10 millones de hectáreas, que se extienden como una faja, de alrededor de 120 km de ancho, a través del sur de San Luis, centro de La Pampa y sur de Buenos Aires, siendo la principal actividad desarrollada la cría de ganado vacuno. Dentro de esta unidad, en los pastizales no muy degradados del ambiente de planicies (Cano, 1975), ambas especies son dominantes en el estrato herbáceo y participan significativamente de la dieta del ganado doméstico.

Descripción del sitio

El sitio donde se llevó a cabo el trabajo se halla localizado en el SE de La Pampa (38° 45' S y 63° 45' O), 40 km al NE de la localidad de Río Colorado (Río Negro). Las características generales de la región referentes a clima, suelos y vegetación, han sido descritas en un trabajo de inventario de los recursos naturales que abarcó toda la provincia de La Pampa (INTA *et al*, 1980).

Según registros climáticos históricos correspondientes a la localidad de Río Colorado, donde se halla ubicada la estación meteorológica más próxima al sitio en estudio, el clima es templado semiárido. El promedio anual de temperatura es de 15° C. La temperatura media del mes más frío (junio) es de 7° C y la del mes más cálido (enero) 24° C. La precipitación media anual es de 448 mm; el invierno es la estación con menos precipitaciones, con un valor promedio que oscila en alrededor de 40 mm y en las restantes estaciones la cantidad de lluvias es bastante similar. Durante 1984, en que se llevó a cabo este estudio, la lluvia total caída fue de 610 mm. La evapotranspiración potencial media es de aproximadamente 800 mm.

El suelo del sitio es un Paleorthid típico, bien drenado y de textura media a gruesa, con pendiente local del 0,5 al 1% (L.F. Sánchez, comunicación personal). Son suelos superficiales, dado que entre 40 a 60 cm de profundidad se encuentra el horizonte petrocálcico ("tosca"). Por sus regímenes de temperatura y humedad los suelos de la región han sido clasificados como Térmicos y Áridicos (Van Wambeke y Scoppa, 1976).

De acuerdo al mapa de vegetación de la provincia de La Pampa (INTA *et al*, 1980), la comunidad en estudio pertenece a la región 7 b: "Pastizal bajo de *Piptochaetium napostaense* y *Stipa tenuis*", caracterizado por un estrato herbáceo con arbustos aislados, en mesetas y cerros testigos del SE de la provincia.

MATERIALES Y METODOS

El área experimental tuvo una superficie de 20 ha, clausurada al pastoreo del ganado doméstico desde 1970, dentro de la cual se estableció una superficie de muestreo de aproximadamente 0,5 ha.

Para la evaluación mensual de los hidratos de carbono de reserva se cosecharon tres plantas por parcela de 0,5 x 1 m, en un total de seis distribuidas al azar dentro del área de muestreo, que un tiempo antes de comenzar el trabajo recibieron un corte de limpieza. En cada oportunidad las plantas se extrajeron con un pan de tierra de 20 cm de profundidad, lo cual permitió cosechar aproximadamente el 70% de las raíces (Distel, no publicado). En el laboratorio el material de cada una de las especies estudiadas se separó en dos fracciones: base de los tallos hasta tres centímetros de altura y raíces. En cada una de estas partes se desechó la biomasa muerta en proceso de descomposición; el material remanente se lavó con agua, se secó en estufa a 60 C hasta peso constante y se molió con un molino Wiley Mill. Para la determinación de los CNE se realizó una digestión ácida (HCl 0,2 N) durante dos horas y luego se empleó fenol-sulfúrico para desarrollar color (Dubois *et al*, 1956). Posteriormente, la concentración de CNE se determinó utilizando un espectrofotómetro, comparando las lecturas de las muestras incógnitas con aquellas obtenidas con estándares de glucosa. El valor obtenido se corrigió por un factor que varió de acuerdo a la cantidad de ceniza por unidad de biomasa en cuestión.

Los resultados se analizaron estadísticamente considerando un diseño completamente al azar con parcelas divididas en el tiempo, asignando una fracción de las plantas a las unidades y fechas a las subunidades. Las medias se compararon mediante la prueba de Duncan ($P > 0,05$), analizando cada fracción por separado.

Durante el mismo ciclo de crecimiento se realizaron estimaciones de la biomasa de la base de los tallos y de las raíces en abril, julio y noviembre. Para evaluar la primera frac-

ción mencionada, en cada oportunidad se cosecharon 20 parcelas de 0,5 x 1 m, que previo el comienzo del trabajo recibieron un corte de limpieza. Luego se extrajeron de las mismas parcelas muestras de suelo hasta 20 cm de profundidad con un barreno de 8 cm de diámetro. En el laboratorio, la biomasa de la base de los tallos se trató de la manera descrita anteriormente, y de las muestras de suelo se separaron las raíces por flotación y tamizado. Finalmente, el material procesado se secó en estufa a 60° C hasta peso constante. El peso seco se expresó libre de cenizas.

RESULTADOS

Las figuras 1A y 1B muestran las variaciones de la concentración de los CNE de reserva en la base de los tallos y en las raíces de *Piptochaetium napostaense* y *Stipa tenuis*.

En ambas especies el análisis estadístico indicó que existieron diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) en el nivel de CNE entre la base de los tallos y las raíces, que dicho nivel varió en el tiempo y que hubo interacción entre ambas fuentes. Comparando los valores obtenidos mes a mes para cada uno de los compartimentos metabólicos citados, se observó que, excepto una única fecha para cada una de las especies en estudio, la cantidad de carbohidratos por unidad de biomasa fue siempre superior en la base de los tallos. No obstante, las diferencias observadas no fueron siempre significativas (agosto, noviembre y enero para *P. napostaense*; y febrero, julio, agosto, octubre y noviembre para *S. tenuis*).

Tanto para *P. napostaense* como para *S. tenuis* se observó que la dinámica de variación de los CNE en la base de los tallos mostró períodos de disminución y otros de reposición durante el año (Figuras 1A y 1B). Los primeros ocurrieron al inicio del otoño, en el período invernal, en la primavera coincidentemente con la floración y en pleno verano durante el mes de enero los períodos de ganancia o reposición se registraron en pleno otoño, desde fines de invierno a principios

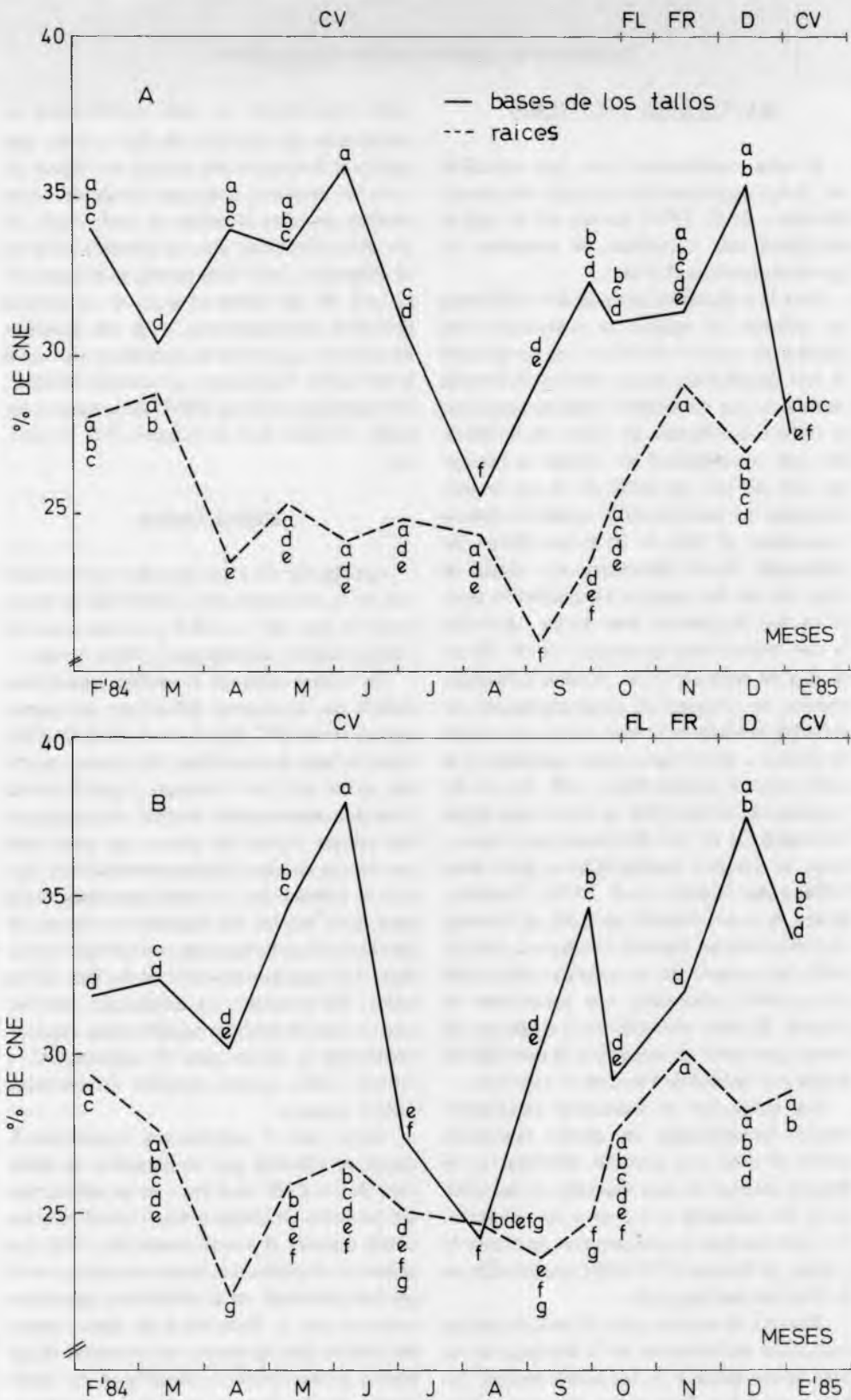


Figura 1: Variación periódica del porcentaje promedio de CNE en la base de los tallos y en las raíces de (A) *Piptochaetium napostaense* y (B) *Stipa tenuis*. Los valores con la misma letra no difieren estadísticamente ($P < 0,05$). Los estadios fenológicos para cada especie también se representan, CV: crecimiento vegetativo, FL: floración, FR: fructificación y D: dispersión.

de primavera y desde octubre a diciembre.

Las variaciones de CNE en las raíces para ambas especies evidenció ciclos de disminución a principios del otoño y en el período invernal, seguidos por ciclos de reposición en pleno otoño y en primavera.

Los valores de la biomasa de la base de los tallos y de las raíces en tres momentos del año se señalan en el Cuadro 1.

Cuadro 1: Estimaciones estacionales de la biomasa de la base de los tallos y de las raíces ($g\ m^{-2}$).

Compartimiento	Base de los tallos			Raíces
	<i>P. napostaense</i>	<i>S. tenuis</i>	Total	
Fecha				0 a 20 cm
12/04/84	13,6	7,0	20,6	574
17/07/84	11,6	13,6	25,2	482
14/11/84	10,6	9,8	20,4	480

DISCUSION

P. napostaense y *S. tenuis* han sido clasificadas como gramíneas de crecimiento otoño-inverno-primaveral, siendo el comportamiento fenológico casi idéntico en ambas especies (Distel y Peláez, no publicado). De igual manera mostraron oscilaciones de la concentración de CNE coincidentes. Algo similar observaron Trlica y Cook (1972), cuando estudiaron la variación de los CNE para *Agropyron cristatum* y *Elimus junceus*, dos especies de fenología semejante entre sí.

Si bien la cantidad de CNE por unidad de materia seca en la base de los tallos fue superior en la mayoría de las fechas de muestreo a la correspondiente a las raíces, en términos absolutos, teniendo en cuenta la biomasa respectiva de cada una de dichas fracciones (Cuadro 1), la cantidad de carbohidratos de reserva en las raíces es considerablemente superior.

La dinámica estacional de los CNE en ambas especies mostró para la base de los tallos y las raíces un comportamiento distinto. En efecto, mientras que el primero de dichos compartimientos presentó fuertes oscilaciones estacionales del contenido de carbohidratos por unidad de biomasa presente, en las

raíces las mismas fueron mucho más atenuadas. Esto permite suponer una participación mucho más activa de la base de los tallos como reservorio intermediario de energía disponible para ser utilizada en otras funciones del vegetal, conforme a un modelo de economía del carbono que sería parte de la estrategia adaptativa de estas especies a las condiciones ambientales en las que viven. White (1973), en una revisión sobre el tema, menciona que las sustancias de reserva utilizadas en el rebrote provienen de la base de los tallos.

La dinámica de la variación de los CNE de reserva para *P. napostaense* y *S. tenuis* coincide con las tendencias halladas para otras especies, tanto en la base de los tallos (Brown y Blaser, 1965; Coyne y Cook, 1970; Trlica y Cook, 1972, Bóo *et al.*, 1983), como en las raíces (Trlica y Cook, 1972; Reardon y Merrill, 1974; Daer y Willard, 1981). La disminución del nivel de reservas en ambos compartimientos al principio del otoño ocurre conjuntamente con el rebrote de iniciación de la estación de crecimiento y con altas tasas de elongación y biomasa radical (Distel y Fernández, no publicado). Luego, a medida que la biomasa aérea aumenta, se observa una ganancia de CNE de reserva en este período. La reposición de CNE por unidad de biomasa radical fue menor en comparación con la correspondiente a la base de los tallos. Un factor que podría contribuir a este hecho son las bajas temperaturas del suelo, que reducirían el transporte de asimilados desde la parte aérea hacia las raíces (Habeshaw, 1973). Durante el invierno se produce un nuevo ciclo de vaciamiento en ambos compartimientos, de mayor magnitud que el anterior. En esta época del año prácticamente no hay crecimiento del follaje y las tasas de elongación y biomasa radical son bajas. El nivel mínimo de reservas en esta estación coincide con el inicio del período de crecimiento primaveral. Weinmann (1961) menciona que, durante el período de dormición invernal, una considerable cantidad de sustancias de reserva puede ser utilizada en la respiración y en la formación de nuevos tejidos al inicio del crecimiento.

to primaveral. Daer y Willard (1981) señalan probables transferencias de CNE desde las raíces a la base de los tallos en *Agropyron spicatum*, durante el invierno. A medida que se acumula biomasa aérea, a fines de invierno-comienzos de primavera, se inicia un nuevo ciclo de reposición de reservas en los dos compartimientos metabólicos analizados, que en la base de los tallos se interrumpe cuando comienza la floración. El elevado esfuerzo reproductivo para *P. napostaense* y *S. tenuis* puede asociarse a la disminución de las reservas en la base de los tallos en la época de floración y desarrollo inicial de las semillas. En efecto, el peso seco de las panojas y los frutos de ambas especies en conjunto fue de 95 g m^{-2} y representó el 59% de la productividad primaria neta aérea total (Distel y Fernández, no publicado). Un comportamiento similar en esta etapa de desarrollo se observó en *Agropyron spicatum* (Daer y Willard, 1981) y *Agropyron desertorum* (Hyder y Sneva, 1959). En las raíces no se observó una disminución en el nivel de las sustancias de reserva en esta etapa de desarrollo de la parte aérea, a pesar de que en esta época del año las tasas de elongación y biomasa radical aumentan. Ryle (1970) observó que las hojas inferiores de *Lolium perenne* y *Lolium temulentum* siguieron transfiriendo CNE hacia las raíces durante la etapa reproductiva. Si esto ocurriera en las especies en estudio podría explicar el balance metabólico de energía positivo en las raíces en el período en cuestión. Luego de la maduración de los frutos hay un período durante el cual las reservas aumentan, aún cuando las hojas pueden mostrarse inactivas (Stoddart *et al.*, 1975). El vaciamiento de sustancias de reserva en la base de los tallos registrado a principios de enero de 1985 podría atribuirse en parte al rebrote producido a comienzos de diciembre de 1984, favorecido por abundantes lluvias inmediatas anteriores. También en esta época del año las altas temperaturas del suelo incrementan las tasas de respiración y consecuentemente causaron una disminución de las sustancias de reserva.

La dinámica de la economía del carbono

de la base de los tallos y las raíces de los pastos naturales y su correlación con la secuencia de fenofases de la planta durante su ciclo anual de crecimiento, puede proporcionar bases más racionales para su manejo apropiado. Como punto de partida puede formularse la hipótesis de que las interrelaciones entre uso de la energía y crecimiento y desarrollo son productos de una manifestación adaptativa de dichas especies al ambiente en que viven (Mooney, 1972). Un uso indebido o abusivo con animales, se traducirá en una alteración de la dinámica energética entre compartimientos metabólicos de la planta con perjuicios para su vigor, supervivencia y capacidad competitiva. En todos los casos existiría un límite o un modelo de uso en que los resultados serían más favorables, los rendimientos en biomasa mayores y el perjuicio para la planta menor o inexistente.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo contó con el apoyo de una beca interna otorgada al primer autor por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Los autores agradecen al Sr. P. Cepeda por las facilidades otorgadas para realizar este estudio en su propiedad.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Bóo, R. M., E. E. Lutz, D. V. Peláez y L. I. Lindström, 1983. Reservas de hidratos de carbono en *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees. *Producción Animal* (Buenos Aires, Argentina). 10: 309-315.
- 2) Brown, R. H. and R. E. Blaser, 1965. Relationship between reserve carbohydrate accumulation and growth rate in orchardgrass and tall fescue. *Crop Science* 5(6): 577-582.
- 3) Cabrera, A. L., 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II, Fasc. 2. Editorial Acmé. Buenos Aires.
- 4) Cano, E., 1975. Pastizales de la región central de la provincia de La Pampa. *IDIA*, julio-septiembre: 1-15.
- 5) Coyne, P. I. and C. W. Cook, 1970. Seasonal carbohydrate reserve cycles in eight desert range species. *Journal of Range Management* 23 (6): 438-444.

- 6) Daer, T. and E. E. Willard, 1981. Total non-structural carbohydrate trends in bluebunch wheatgrass related to growth and phenology. *Journal of Range Management* 34(5): 377-379.
- 7) Distel, R. A. y D. V. Peláez, 1985. Fenología de algunas especies en una comunidad del sur del Caldenal. Inédito.
- 8) Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. H. Revers and F. Smith, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350-356.
- 9) Habeshaw, D., 1973. Translocation and control of photosynthesis in sugar beet. *Planta* 110 (3): 213-226.
- 10) Hyder, D. N. and F. A. Sneva, 1959. Growth and carbohydrate trends in crested wheatgrass. *Journal of Range Management* 12(6): 271-276.
- 11) INTA, Prov. de La Pampa y Univ. Nac. de La Pampa, 1980. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa. ISAG. Buenos Aires.
- 12) Mooney, H. A., 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematic* 3: 315-346.
- 13) Reardon, P. O. and L. B. Merrill, 1974. Non-structural carbohydrates in grazed and ungrazed cane bluestem. *Journal of Range Management* 27 (2): 105-107.
- 14) Ryle, G. J. A., 1970. Distribution patterns of assimilated ^{14}C in vegetative and reproductive shoots of *Lolium perenne* and *L. temulentum*. *Annals of Applied Biology* 66 (1) : 155-167.
- 15) Stoddart, L. A., A. D. Smith y T. W. Box, 1975. Range Management. 3ra. ed. Mc Graw-Hill. Baskerville.
- 16) Trlica, M. J. and C. W. Cook, 1972. Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and russian wildrye as influenced by development and defoliation. *Journal of Range Management* 25 (6): 430-435.
- 17) Trlica, M. J. and J. S. Singh, 1979. Translocation of assimilates and creation, distribution and utilization of reserves. En: Arid-Land ecosystem. D. W. Goodall y R. A. Perry (Eds.). Vol. I. Cambridge University Press, Cambridge.
- 18) Van Wambeke, A. y C. O. Scoppa, 1976. Las taxas climáticas de los suelos argentinos (Determinación de las definiciones del Soil Taxonomy, utilizando el modelo matemático de Newhall y Computación en Fortran). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, Serie 3, XII (1): 7-39.
- 19) Weinmann, H., 1961. Total available carbohydrates in grasses and legumes. *Herbage Abstracts* 31: 255-261.
- 20) White, L. M., 1973. Carbohydrate reserves of grasses: a review. *Journal of Range Management* 26(1): 13-18.