

Índices fisiológicos de siete especies forrajeras en diferentes ambientes tropicales

Erika Andrea Hernández^{1§}

Carlos Vicente Duran Castro^{2†}

Bernardo Silva Aguilar³

Francisco Indalecio Juárez Lagunes⁴

Oscar Mauricio Vélez Terranova²

María Sara Mejía de Tafur²

¹Ingeniería en Agronomía-Instituto Tecnológico Superior de Tantoyuca. Desviación Lindero Tametate S/N, La Morita. CP. 92100. ²Facultad de Departamento de Ciencia Animal-Facultad de Ciencias Agropecuarias-Universidad Nacional de Colombia. Carrera 32 12-00, sede Palmira, Colombia. CP. 763531. (cvduranc@unal.edu.co; msmejiat@unal.edu.co; omvelezt@unal.edu.co). ³Ingenio San Carlos. Vía Riofrío, km 3, Tuluá, Valle del Cauca, Colombia. CP. 763028. (bsilva0407@gmail.com). ⁴Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia-Universidad Veracruzana. Miguel Ángel de Quevedo S/N, esq. Yáñez, col. Universidad Veracruzana, Veracruz, México. CP. 91710. (fjuarez@uv.mx).

Autora para correspondencia: erikandrea@gmail.com.

Resumen

Constantemente los forrajes deben realizar procesos de adaptación a los diferentes cambios en los factores ambientales lo cual conlleva a que sus variables fisiológicas se vean afectadas. El objetivo fue evaluar el comportamiento fisiológico de siete especies forrajeras tropicales en diferentes condiciones ambientales durante 2019 en Palmira, Colombia. Se implementó un diseño de bloques completos al azar, en tres localidades con diferentes altitudes, con cuatro repeticiones por especie para un total de 28 unidades experimentales por localidad. Se utilizó un analizador de medición fotosintético portátil Lcpro+, para la toma de datos de la tasa de fotosíntesis, conductancia estomática, tasa de transpiración y CO₂ interno. Los datos recolectados fueron analizados mediante una comparación de medias con la prueba de Duncan ($p \leq 0.05$). Los indicadores fisiológicos de la especie Estrella, Kikuyo y la leguminosa *Centrosema molle* en las tres altitudes y las dos épocas demostrarían los mecanismos de adaptación que estas desarrollan en lugares adversos a los que se establecen.

Palabras clave: adaptabilidad, altitud, épocas, forrajes.

Recibido: enero de 2022

Aceptado: marzo de 2022

Introducción

Los forrajes representan la principal fuente de alimento para los rumiantes, pero no siempre se manejan adecuadamente, debido al poco conocimiento que se tiene respecto al comportamiento fisiológico para su crecimiento, así como de su composición nutricional. Por otra parte, la fertilidad del suelo, el manejo y las condiciones climáticas influyen notoriamente en la producción del pasto (Costa *et al.*, 2007). El estudio de la dinámica de los ecosistemas de pastos y en especial su capacidad de transformación de energía lumínica en biomasa y de otros sustratos como factores determinantes del crecimiento ha sido una temática aún poco estudiada en las regiones tropicales (González, 1993; Del Pozo, 2002).

La mayoría de los cambios que se producen en la fitomasa o en los constituyentes químicos de la planta, a través del tiempo, se limitan a un análisis de crecimiento por medio de índices empíricos sin indagar más a fondo en las múltiples y complejas funciones que se desarrollan en las diferentes estructuras morfológicas, ni en las relaciones e interrelaciones que se establecen entre el sistema de producción y el ambiente, los cuales constituyen factores claves para el desarrollo de prácticas de manejo en los recursos forrajeros (Del Pozo, 2002).

La producción de forraje es el resultado de la transformación de la energía solar en compuestos orgánicos a través de la fotosíntesis, donde el carbono de la atmósfera se combina con el agua y se convierte en carbohidratos usando energía solar (Oliveira *et al.*, 2007). La conversión de energía, sin embargo, es un proceso relativamente ineficaz, ya que solo de 2 al 5% de la energía luminosa que llega a la superficie puede usarse efectivamente en el crecimiento del dosel (Bernardes, 1987). La radiación luminosa es el determinante básico del crecimiento de las plantas a través de la fotosíntesis y otros procesos fisiológicos, como la transpiración y la absorción de nutrientes.

El uso eficiente de la luz puede ser una ventaja competitiva para las plantas en la transformación de la energía lumínica en energía química. La intensidad de la luz varía a lo largo del año, según el ángulo de radiación de la luz incidente (latitud) y la nubosidad (Lara y Pedreira, 2011). La temperatura es otro factor importante en la fotosíntesis ya que las plantas al presentar una diversidad genética, y diferentes estrategias de crecimiento y desarrollo, responden mejor a cambios de temperaturas que a temperaturas constantes (Buxton y Fales, 1994). Baruch y Fisher (1991) indican que en la actividad fotosintética óptima de las gramíneas y leguminosas tropicales se encuentra entre los 35 a 39 °C y entre los 30 a 35 °C, respectivamente.

Temperaturas de los 0 y 20 °C causarían una baja conversión de azúcares en los tejidos de las plantas, producto de una disminución en los procesos de biosíntesis y por un déficit energético producido por una reducción en la tasa respiratoria, afectando esto el crecimiento. Las temperaturas por encima del óptimo también reducen sustancialmente el crecimiento, debido a una disminución de la actividad fotosintética por inactivación enzimática, desnaturalización de las proteínas, y un incremento de la demanda respiratoria (respiración y fotorespiración) (Pollock, 1990).

Además, con las altas temperaturas se aumenta la tasa transpiratoria de las plantas y se crea un balance hídrico negativo que reduce la expansión celular y por ende el crecimiento (Taiz y Zeiger, 2010). Por lo anterior el objetivo del presente estudio fue evaluar los índices fisiológicos de la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la tasa de transpiración y el CO₂ interno en siete especies forrajeras tropicales a diferentes altitudes y épocas para identificar sus mecanismos de adaptación.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en tres localidades del municipio de Palmira departamento del Valle del Cauca: la primera en la Granja Mario González Aranda de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. El clima en esta región está clasificado como bosque seco tropical (Henríquez *et al.*, 2005) con temperatura y precipitación promedio anual de 24 °C y 1 020 mm respectivamente y una altura sobre el nivel del mar de 1 000 m. La clasificación del suelo es arcilloso (Ar) con > 19.8% de arena, 0.08 de materia orgánica y un pH de 6.9. La segunda y tercera localidad se ubicó en la vereda la Veranera, corregimiento de Toche.

La clasificación climática de la zona es de bosque muy húmedo montano (Henríquez *et al.*, 2005) con temperatura y precipitación promedio anual de 15 °C y 1 800 mm respectivamente. La altura sobre el nivel del mar varía entre los 1 500 y 2 000 m. La clasificación del suelo a 1 500 y 2 000 msnm es de franco (F) con >20.32% de arcilla, materia orgánica 0.1 y pH 6 y en franco arenoso (FA) con >36.32% de arcilla, materia orgánica 0.26 y pH 6.1, respectivamente.

Diseño experimental, toma de datos y especies forrajeras

Las especies forrajeras evaluadas fueron Estrella (*Cynodon plectostachyus* K. Schum), Kikuyo (*Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov), Toledo (*Urochloa brizantha* Hochst. ex A. Rich. CIAT 26110), Humidicola (*Urochloa humidicola* Rendle. Schweick. CIAT 26159), Mulato II (*Urochloa híbrido*, CIAT 36087), Tanzania (*Megathyrsus máximo* Jacq) y *Centrosema molle* (Mart. ex Benth CIAT 15160). Se establecieron 28 parcelas de 8m² (4*2 m) a los 1 000, 1 500 y 2 000 msnm.

La toma de datos se realizó seleccionando al azar tres plantas sanas, en cada una de las parcelas de las seis gramíneas y una leguminosa, en las épocas de lluvia y sequía durante 2019 cada 20 días entre las 8 am y las 10 am. Para cada inicio de época se realizó un corte de uniformidad según el sugerido por Toledo y Schultze-Kraft (1982). Las lecturas de la tasa de fotosíntesis (TA) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, conductancia estomática (G) $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, tasa de transpiración (E) $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y CO_2 interno (Ci) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ se realizó mediante el analizador de medición fotosintético portátil Lcpro+, fabricado por la empresa ADC Bio-Scientific en UK.

Análisis estadístico

Los datos recolectados durante las lecturas se analizaron mediante el programa lineal general (GLM) del programa estadístico SAS[®] V.9.3 (SAS Institute, 2011). Se utilizó la prueba de Duncan ($p \leq 0.05$) para la comparación de medias de tratamientos.

Resultados y discusión

Intercambio de gases

El análisis estadístico de los datos, indica que la TA por especie y época presento una variación entre 35.95 y 15.13 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y de 30.94 y 28.97 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente como se observó en el Cuadro 1. La mayor TA se observó en las especies de Estrella, Mulato II, Toledo y Tanzania (Cuadro 1). Lo anterior presenta similitud con los reportado por Silva *et al.* (2012) en los cultivares del género *Megathyrsus*, *Cynodon* y *Urochloa* para las mismas épocas en Brasil.

Cuadro 1. Indicadores fisiológicos TA, Gs, E y Ci en especies forrajeras, altitudes y épocas.

Especies (Esp)	TA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ci (μmolmol^{-1})
<i>Centrosema molle</i>	15.13 a	0.99 c	7.53 cd	272.81 d
Kikuyo	28.69 b	0.82 ab	4.95 a	199.46 c
Humidicola	28.97 b	0.78 a	7.89 d	184.44 b
Tanzania	32.67 c	1 c	5.95 b	182.72 b
Toledo	3.74 d	0.95 c	6.08 b	172.11 a
Mulato II	35.12 d	0.99 c	7.02 c	172.85 a
Estrella	35.95 d	0.93 c	7.93 d	171.39 a
EE	2.43	0.2	0.95	14.46
Época (Ep)				
Sequía 1	28.97 a	0.87 a	5.49 a	201 c
Sequía 2	30.46 b	0.9 a	8.36 c	183.78 a
Lluvia 1	30.94 b	0.95 a	5.62 a	193.6 b
Lluvia 2	30.35 b	0.96 a	7.6 b	193.36 b
EE	3.21	0.26	1.26	19.13
Altitud (m)				
1 000	32.75 a	1.09 a	9.06 c	209.22 c
1 500	28.12 a	0.89 b	5.95 b	192.24 b
2 000	29.67 a	0.78 c	5.3 a	179.59 a
EE	3.71	0.3	1.45	22.09
<i>p</i> -valor				
Esp	<0.0001	0.0008	<0.0001	<0.0001
Ép	0.0042	0.2418	<0.0001	<0.0001
Alt	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Esp*Ép	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Esp*Alt	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Esp*Ép*Alt	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001

TA= tasa de fotosíntesis; Gs= conductancia estomática; E= transpiración; Ci= CO_2 intercelular; abcd= literales diferentes sobre la misma columna difieren significativamente (Duncan ≤ 0.05).

Estos cultivares tendrían una mejor capacidad de soportar periodos largos de sequía y lluvia, además de que serían más eficientes para interceptar la energía incidente disponible en estas épocas al desarrollar mecanismos de adaptación modificando la naturaleza física de sus raíces y hojas con el propósito de regular la entrada y salida de agua y CO₂ (Peters *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2012). La TA para el pasto Kikuyo fue similar en las dos épocas evaluadas (Cuadro 1), lo que indicaría su adaptabilidad a climas tropicales y su capacidad para fotosintetizar en rangos de temperaturas diferentes al que comúnmente se encuentra (Álvarez *et al.*, 2008).

La leguminosa de la especie *Centrosema molle* presentó la menor TA con 15.13 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en ambas épocas. Este valor está por encima del reportado por Xiong *et al.* (2017), en forrajes leguminosos de *Trifolium repens* donde el valor observado fue de 11.65 y 6.55 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las mismas épocas. Las diferencias entre estas dos especies de leguminosas posiblemente se deben a las condiciones ambientales en las que se establecieron permitiendo que *Centrosema molle* desarrollara mecanismos de adaptación propicios para el trópico.

Los pastos poseen características fisiológicas y morfológicas propias que le brindan adaptación específica para su crecimiento y calidad. Sin embargo, estos experimentan modificaciones morfológicas, en el rendimiento y su calidad cuando ocurren cambios en las condiciones climáticas, donde la temperatura, la radiación solar (cantidad y calidad), las precipitaciones y su distribución son los componentes que más determinan en las condiciones tropicales (Del Pozo, 2002).

Las especies de Estrella y *Centrosema molle* presentaron la TA más alta y baja, respectivamente (Cuadro 1). Esto es debido a que Estrella al tener una vía fotosintética C4 presenta una mejor adaptación a altas temperaturas y a una baja concentración de CO₂ atmosférico en comparación con los pastos de vía fotosintética C3 (Loomis y Amthor, 1999; Taylor *et al.*, 2012). La explicación fisiológica a este mecanismo de adaptación es que la vía fotosintética C4 requiere menos Rubisco, por lo que, en consecuencia y de manera importante, menos nitrógeno (N) foliar por unidad de área foliar para una fotosíntesis rápida.

Además, tienen una distribución de agua estructuralmente diferente al de las plantas C3. Permitiendo esto que los pastos C4 utilicen el agua y el nitrógeno de manera eficiente para lograr tasas de crecimiento altas, siempre que las temperaturas sean adecuadas (Sierra, 2005; Crush y Rowarth, 2007). Por otra parte, los pastos templados y las leguminosas tropicales y templadas, como es el caso de la especie *Centrosema*, utilizan la vía C3 para realizar la fotosíntesis. Esta vía presenta un complejo enzimático altamente sofisticado llamado ribulosa 1.5 bisfosfato carboxilasa (Rubisco), el cual tiene afinidad por el oxígeno (Taiz y Zeiger, 2010).

Esto conlleva a una menor tasa de fotosíntesis debido a que la planta tiene que gastar una cantidad razonable de energía y nutrientes para deshacerse del O₂. Se considera que las pérdidas resultantes de la fotorrespiración, observadas en las plantas tipo C3, provocan una disminución de entre 20 y 70% de la fotosíntesis (Machado, 1988; Bonan, 2015).

Las gramíneas evaluadas presentaron diferentes TA entre sí como se percibe en el Cuadro 1. Esto posiblemente se deba a que entre las plantas de vía C4 existen variaciones estructurales y bioquímicas en la fijación del CO₂ (Coombs, 1988; Crush y Rowarth, 2007). Stitt *et al.* (2010) indican que hay tres tipos de sistemas C4, uno de ellos está representado por plantas que presentan anatomía tipo Kranz, caracterizadas por células parenquimáticas del mesófilo organizadas

alrededor de las células del haz vascular. El otro sistema es el monomórfico, que se dan en una sola célula y tiene cloroplastos con descarboxilasas, así como la enzima Rubisco. El tercer sistema C4 es el sistema dismórfico, caracterizado por presentar dos tipos de cloroplastos, con funcionalidades y procesos bioquímicos diferentes, que permiten la compartimentación espacial dentro de una sola célula (Offermann *et al.*, 2011).

En cuanto a la G_s y E se observaron los mayores valores para *Centrosema molle*, Estrella, Toledo, Tanzania, Mulato II y Humidicola como se analiza en el Cuadro 1. Atencio *et al.* (2014) reportaron una mayor G_s y E en *Urochloa* Humidicola, Mulato II, Toledo y Mombaza así como un alto valor en la TA de estas especies, lo cual presenta similitud con lo reportado en este trabajo. Lo anterior indicaría que estas especies tendrían una actividad plena de los procesos fotosintéticos y una mejor condición de hidratación. Por otra parte, este tipo de resultados en plantas de tipo C4 demostrarían que un aumento de CO_2 atmosférico sería beneficioso para incrementar la producción de biomasa, así como para reducir la conductancia estomática y la transpiración aun cuando no se observe un efecto sobre la tasa instantánea de fotosíntesis (Sánchez *et al.*, 2000; Pritchard y Amthor, 2005).

La especie *Centrosema molle*, que es una planta tipo C3, presento valores altos para G_s y E (Cuadro 1). Estos resultados pueden ser comparados con los de Guenni *et al.* (2018) los cuales reportan un G_s de $0.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y E de $7.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una TA de $14.9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Lo anterior puede indicar que esta especie creció en medio de una alta concentración de CO_2 atmosférico, provocando un efecto en el incremento de la apertura estomática como adaptación a estos altos niveles de CO_2 (Sánchez *et al.*, 2000).

Los valores más bajos de G_s y E se observaron en la especie Kikuyo con $0.82 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $4.95 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. Según Pereira *et al.* (2012) la reducción en las tasas de asimilación de CO_2 y la conductancia estomática están asociadas con el bajo potencial hídrico en las hojas o la reducción del contenido de agua en la tierra. Además, las plantas cuando se someten a condiciones de estrés hídrico reducen la eficiencia del uso de la radiación solar, lo que también afecta la fotosíntesis (Taylor *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2015).

La variable C_i presento una amplia variación entre las especies evaluadas como se observa en el Cuadro 1. *Centrosema molle* y Kikuyo presentaron el valor más alto con 272.81 y 199.46 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ respectivamente. Esto indicaría que estas dos especies forrajeras tienen una menor fijación de C_i al momento de realizar la fotosíntesis debido al proceso de foto-respiración (Tolbert, 1980; Ogren, 1984), especialmente *Centrosema molle* que al tener un metabolismo C3 se ve favorecida con el aumento de este gas en el sitio activo del Rubisco (Simões *et al.*, 2009). El C_i alto en Kikuyo, que tiene un metabolismo C4, posiblemente se deba al que ha desarrollado mecanismos de adaptación para ambientes de clima cálido (Taiz y Zeiger, 2010).

Las demás especies evaluadas presentaron valores de C_i relativamente bajos, lo que confirma su condición de plantas C4 (Cuadro 1) (Da Matta *et al.*, 2001; Dias, 2002; Sierra, 2005). Recientes estudios comparativos de gramíneas han indicado que la fotosíntesis de especies C4 es una adaptación al CO_2 atmosférico bajo y a hábitats abiertos, evolucionando a altas temperaturas y permitiendo la colonización de ambientes subtropicales más secos y estacionales con lo que tendrían una mayor eficiencia en el uso del agua en comparación con las especies C3 (Osborne y Freckleton, 2009; Taylor *et al.*, 2012).

Fotosíntesis y temperatura (hoja, cámara y ambiente) por especie y altitud

El Cuadro 2 presenta los promedios generales de la TA, temperatura de la hoja (TH), temperatura cámara (TC) y temperatura aire (TA) para cada especie según la altitud.

Cuadro 2. Promedio de las tasas de fotosíntesis, temperatura de la hoja, cámara y aire para cada especie y altitud.

Especie	Altitud (m)	TA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	T ($^{\circ}\text{C}$)		
			H	C	A
Estrella	1 000	44.5 a	45 a	39.4 a	24 a
	1 490	33.1 b	35.2 b	32.8 b	24 a
	2 000	29.4 b	29.5 c	27.2 b	22 a
Mulato II	1 000	37.1 a	39.1 a	36.6 a	24 a
	1 490	31.6 b	32.5 b	30.9 b	24 a
	2 000	36.7 a	32.1 b	29.6 b	22 a
Toledo	1 000	36.1 a	38.1 a	35.7 a	24 a
	1 490	29.4 b	31.1 b	28.8 b	24 a
	2 000	37 a	33.3 b	30.9 b	22 a
Tanzania	1 000	31.8 a	37.7 a	35.4 a	24 a
	1 490	34.2 a	33.9 b	31.9 b	24 a
	2 000	34.1 a	28.9 b	26.7 b	22 a
Humidicola	1 000	34.9 a	44.4 a	41.7 a	24 a
	1 490	26.9 b	33.1 b	30.8 b	24 a
	2 000	22.8 c	29.9 b	27.5 b	22 a
Kikuyo	1 000	27.4 b	36.9 a	34.7 a	24 a
	1 490	25.6 b	29.5 b	27.1 b	24 a
	2 000	31.6 a	30.2 b	28 b	22 a
Centrosema	1 000	14.2 a	42.3 a	39.7 a	24 a
	1 490	14.6 a	34.5 b	31.9 b	24 a
	2 000	15.6 a	31.2 b	28.9 b	22 a

TA= tasa de fotosíntesis; T= temperatura; H= hoja; C= cámara; A= ambiente. Literales diferentes sobre la misma columna difieren significativamente (Duncan ≤ 0.05), Pr > 0.001 .

Se observó que el pasto Estrella presentó la mayor TA a 1 000 msnm, cuando la TH fue de 45 $^{\circ}\text{C}$ (Cuadro 2). Esto posiblemente se deba a que las plantas con vías fotosintéticas C4 se adaptan mejor a temperaturas más altas, las cuales inducen mayor actividad de fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) en este tipo de especies (Tolbert, 1980; Ogren, 1984). Labate *et al.* (1990) indican que las tasas fotosintéticas en algunas gramíneas aumentan a medida que las temperaturas suben. Los cultivares Mulato II, Toledo y Humidicola obtuvieron TA y temperaturas similares, en las tres altitudes.

Lo que indicaría que responden a un aumento de la temperatura incrementando la TA. Un aspecto importante de la temperatura se refiere a su fluctuación, tanto a lo largo del día como a lo largo del año ya que cada vez que esta varía, la planta debe adaptarse refieren autores como Vieira y Mochel (2010). En un trabajo realizado por Dias (2002) en *Urochloa sp* observo que la TA aumentaba a medida que aumentaba la temperatura. Tanzania presentó TA entre los 31 a 34 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con temperaturas ≥ 28 °C en las tres altitudes (Cuadro 2).

Lo anterior presenta similitud con lo reportado por Mello *et al.* (2001), en el género *Megathyrsus* donde observaron alta TA con 34.57 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una temperatura optima en torno a los 35 °C. La TA del pasto Kikuyo vario entre 31.6 y 27.4 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con temperaturas entre los 36.9 °C y 29.5 °C. Lo anterior coincide con lo reportado por Wilen y Holt (1996) en la especie *Pennisetum clandestinum*, en ambientes subcalidos, donde la TA aumento entre los 25 °C y 40 °C.

Los autores indica que esta especie puede continuar con la fotosíntesis a tasas más altas que otras especies C4 a medida que las temperaturas disminuyen en el otoño y en el invierno, demostrando su capacidad de adaptabilidad en diferentes ambientes, en *Centrosema molle* no se observaron diferencias en la TA entre las altitudes, a pesar de que las temperaturas si fueron diferentes en cada una (Cuadro 2). Una pequeña reducción de TA se presentó cuando la temperatura fue mayor a 40 °C, esto podría deberse a la desactivación de la enzima Rubisco que controla la fotosíntesis (Crafts y Salvucci, 2000). Las leves disminuciones de TA por encima de 35 °C sugieren que esta especie se adapta mejor a climas cálidos (Baligar *et al.*, 2010).

Conclusiones

Los indicadores fisiológicos observados en la especie Estrella demuestran la adaptabilidad de este forraje en las diferentes altitudes y épocas que se presentan en el trópico colombiano. Kikuyo y la leguminosa *Centrosema molle* tienen la capacidad de desarrollar mecanismos de adaptación en ambientes adversos en los que comúnmente se establecen.

Agradecimientos

Al profesor Carlos Vicente Duran Castro† por todo el conocimiento y apoyo brindado en el desarrollo de este proyecto.

Literatura citada

- Álvarez, E. G.; Rodríguez, J. R.; Rodríguez, R. E.; Carrillo, G. A.; Zinn, E. R.; Plascencia, J. A.; Montaña, M. F.; González, V. M.; Espinoza, S. S. y Aguilar, S. U. 2008. Valor alimenticio comparativo del pasto Kikuyo (*Pennisetum clandestinum*, Var. Whittet) en dos estaciones de crecimiento con Ryegrass (*Lolium multiflorum*) y Sudán (*Sorghum sudanense*) ofrecido a novillos Holstein. Interciencia. Rev. Cienc. Tecnol. Am. 33(2):135-139.
- Atencio, L. M.; Tapia, J. J.; Mejía, S. L. y Cadena, J. 2014. Comportamiento fisiológico de gramíneas forrajeras bajo tres niveles de humedad en condiciones de casa malla. Temas Agrarios. 19(2):244-258.

- Baligar, V. C.; Bunce, J. A.; Elson, M. K. and Fageria, N. K. 2010. Irradiance, external carbon dioxide concentration and temperature influence photosynthesis in tropical cover crop legumes. *Tropical Grasslands*. 44(1):24-32.
- Baruch, Z. y Fisher, M. J. 1991. Factores climáticos de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el crecimiento. In: Establecimiento y renovación de pasturas. Conceptos, experiencia y enfoques de la investigación. Lascano, C. E. y Spain, J. M. (Ed.). Red de investigación y evaluación de pastos tropicales. CIAT. Colombia. 103-142 pp.
- Bernardes, M. S. 1987. Fotossíntese no dossel de plantas cultivadas. In: ecofisiologia da produção agrícola. Castro, P. R. C. e Ferreira, S. O. Yamada, T. (Ed.). Associação Brasileira de Potassa e de Fosfato. Piracicaba. 13-48 pp.
- Bonan, G. B. 2015. Ecological climatology: concepts and applications. Cambridge University Press. 3th (Ed.). Cambridge. 1-49 pp.
- Buxton, D. R. and Fales, S. L. 1994. Plant environment and quality. In: forage quality evaluation and utilization. (Ed.). American society agronomy crop science soc. of American. Madison (USA). 155-199 pp.
- Coombs, J. J. 1988. Metabolismo del carbono. In: técnicas en fotosíntesis y bioproduktividad. Coombs J. J.; Hall, D. O.; Long, S. D. and Scurlock, J. M. (Ed.). Colegio de Postgraduados Editor. Chapingo, Estado de México. 116-130 pp.
- Costa, N. L.; Magalhães, J. A.; Pereira, R. G. A.; Ramalho, T. C. and Cruz, O. J. R. 2007. Considerações sobre o manejo de pastagens na Amazônia Ocidental. *Rev. Cons. Feder. Medic. Veterin. Brasília*. 13(40):37-56.
- Crafts, B. S. J. and Salvucci, M. E. 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Science*. 97(24):13430-13435.
- Crush, J. R. and Rowarth J. S. 2007. The role of C4 grasses in New Zealand pastoral systems. *New Zealand J. Agric. Res*. 50(2):125-137.
- Dias, F. M. B. 2002. Photosynthetic light response of the c4 grasses *brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Scientia Agricola*. 59(1):65-68.
- Gonçalves, J. G. R.; Chiorato, A. F.; Silva, D. A.; Esteves, J. A. F.; Bosetti, F. and Carbonell, S. A. M. 2015. Análise da capacidade combinatória em feijoeiro comum submetido ao déficit hídrico. *Bragantia*. 74(2):149-155.
- González, G. G. 1993. El enfoque energético en la producción de la hierba. *Pastos*. 23(1):3-44.
- Guenni, O.; Romero, E.; Guédez, Y.; Bravo, G. L. and Pittermann, J. 2018. Influence of low light intensity on growth and biomass allocation, leaf photosynthesis and canopy radiation interception and use in two forage species of *Centrosema* (DC) Benth. *Grass and Forage Science*. 73(4):1-12.
- Henríquez, D. M.; Saavedra, U. H. A.; Moreno, H. G.; Montealegre, B. J. E.; González, O. C.; León, A. G. E.; Ruiz, J. F.; Zea, M. J. A.; Mayorga, M. R.; Benavides, H.; Barreto, L.; Melo, J. Y. y Montaña, P. J. A. 2005. Atlas climatológico de colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Bogotá, DC. Cundinamarca, Colombia. 12 p.
- Labate, C. A.; Adcock, M. D. and Leegood, R. C. 1990 Effects of temperature on the regulation of photosynthetic carbon assimilation in leaves of maize and barley. *Planta*. 181(4):547-554.
- Lara, M. A. S. and Pedreira, C. G. S. 2011. Estimativa da assimilação potencial de carbono em dosséis de espécies de *braquiária*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 46(7):743-750.
- Loomis, R. S. and Amthor, J. S. 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity and metabolic efficiencies. *Crop Sci*. 39(6):1584-1596.

- Matta, F. M.; Loos, R. A.; Rodrigues, R. and Barros, R. S. 2001. Actual and potential photosynthetic rates of tropical crop species. *R. Bras. Fisiol. Veg.* 13(1):24-32.
- Machado, E. C. 1988. Metabolismo fotossintético do carbono: plantas tipo C3, C4 e CAM. *O Agrônômico, Campinas.* 40(1):5-13.
- Mello, A. C. L.; Santos, P. M.; Pedreira, C. G. S.; Corsi, M. and Dias, C. T. 2001. Photosynthetic light response of Tanzania grass under four levels of leaf temperature. *In: proceedings of the international grassland congress.* Gomide, J. A.; Mattos, W. R. S. and Silva, S. C. (Ed.). Fealq. São Pedro, Brazil. 1-6 pp.
- Offermann, S.; Okita, T. W. and Edwards, G. E. 2011. How do single cell C4 species form dimorphic chloroplasts. *Plant Signaling & Behavior.* 6(5):762-765.
- Ogren, W. L. 1984. Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Annual review of plant physiology.* 35(4):415-442.
- Oliveira, A. S.; Gaio, D. C.; Wyrepkowski, C. C.; Junior, C. J. H.; Lobo, A. F.; Nogueira, S. J.; Sanches, L. and Palú, L. A. E. and Rodrigues, V. 2007. Eficiência de utilização da radiação fotossinteticamente ativa na produção de matéria seca de uma pastagem mista no cerrado de Mato Grosso. *Rev. Bras. Agromet.* 15(3):299-303.
- Osborne, C. P and Freckleton, R. P. 2009. Ecological selection pressures for C4 photosynthesis in the grasses. *Proceedings of the royal society B. Biol. Sci.* 276(1663):1753-1760.
- Pozo, P. P. 2002. Bases ecofisiológicas para el manejo de los pastos tropicales. *Pastos.* 32(2):109-137.
- Pereira, J. W. L.; Melo, F. P. A.; Albuquerque, M. B. Nogueira, R. J. M. C. y Santos, R. C. 2012. Mudanças bioquímicas em genótipos de amendoim submetidos a déficit hídrico moderado. *Rev. Ciênc. Agron.* 43(4):766-773.
- Peters, M.; Franco, L. H.; Schmidt, A. y Hincapié, B. 2011. Especies forrajeras multipropósito: opciones para productores del trópico americano. *Red de Investigación y Evaluación de Pastos Tropicales.* CIAT. Colombia. 212 p.
- Pollock, C. J. 1990. The response of plant to temperature change. *J. Agric. Sci.* 115(1):1-5.
- Pritchard, S. G. and Amthor, J. S. 2005. Crops and environmental change: an introduction to effects of global warming, increasing atmospheric CO₂ and O₃ concentrations, and soil salinization on crop physiology and yield. *Food products press.* Binghampton, New York. 421 p.
- Sánchez, E. P.; Larqué, S. A.; Nava, S. T. y Trejo, C. 2000. Respuesta de plantas de maíz y frijol al enriquecimiento de dióxido de carbono. *Agrociencia.* 34(3):311-320.
- Statistical Analysis Sistem. 2011. SAS[®] Analytics, versión 9.3.
- Sierra, P. J. O. 2005. Fundamentos para el establecimiento de pasturas y cultivos forrajeros. *Universidad de Antioquia.* 2^{da} Ed. Medellín. 239 p.
- Silva, E. A.; Silva, W. J.; Barreto, A. C.; Oliveira, J. A. B.; Paes, V. J. M.; Mendes, R. J. R. and Sávio, Q. D. 2012. Chemical composition and photosynthetically active radiation of forage grasses under irrigation. *Rev. Brasil. Zootec.* 41(3):583-591.
- Simões, V. J. L. P.; Leite, M. L.; De, M. V.; Izidro, J. L. P. S.; Júnior, G. N. A. and Teixeira, V. I. 2009. Assimilação de carbono em plantas forrageiras. *Pesquisa Aplic. Agrotec.* 12(01):125-134.
- Stitt, M.; Lunn, J. and Usadel, B. 2010. Arabidopsis and primary photosynthetic metabolism more than the icing on the cake. *Plant J.* 61(6):1067-1091.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2010. *Plant physiology.* Sinauer Associates. 5^{ta} Ed. USA. 800 p.
- Taylor, S. H.; Franks, P. J.; Hulme, S. P.; Spriggs, E.; Christin, P. A.; Edwards, E. J.; Woodward, F. I. and Osborne, C. P. 2012. Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses. *New Phytologist.* 193(2):387-396.

- Tolbert, N. E. 1980. Glycolate metabolism by higher plants and algae. *In: encyclopedie of plant physiology photosynthesis II*. Gibbs, M. and Latzko, E. (Ed.). Springer Verlag. Berlin. 338-352 pp.
- Toledo, J. M. y Schultze, K. R. 1982. Metodología para la evaluación de pastos tropicales. *In: manual para la evaluación agronómica*. Toledo, J. M. (Ed.). Red Internacional de Evaluación de Pastos Tropicales (RIEPT). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Calí, Colombia. 91-110 pp.
- Vieira, M. M. M. and Mochel F. W. J. E. 2010. Influência dos fatores abióticos no fluxo de biomassa e na estrutura do dossel. *Arch. Zootec.* 59(R):15-24 p.
- Wilén, C. A. and Holt, J. S. 1996. Physiological mechanisms for the rapid growth of *Pennisetum clandestinum* in Mediterranean climates. *Weed Res.* 36(3):213-225.
- Xiong, K.; Chi, Y. and Shen, X. 2017. Research on photosynthetic leguminous forage in the karst rocky desertification regions of southwestern China. *Pol. J. Environ. Stud.* 26(5):2319-2329.