

Comportamiento de *Panicum maximum* en condiciones de sombreado y de luz solar total. Efecto de la intensidad de corte.

Panicum maximum performance under shade and full sunlight. Effect of clipping intensity

Alejandra Páez¹
María Eugenia González²
Néstor Pereira³

Resumen

La irradiación muy elevada y el corte intensivo pueden alterar el comportamiento de las gramíneas en algunas áreas dependiendo de la estación. Por lo tanto, se realizaron experimentos para investigar el efecto de estos factores en la distribución de biomasa, la velocidad de crecimiento y la fotosíntesis del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq). Las semillas fueron sembradas en bolsas plásticas y colocadas bajo luz solar total y debajo del dosel de un árbol de cují (*Prosopis juliflora*). Las hojas de las plantas sombreadas fueron más largas, menos gruesas y más anchas que las de las plantas crecidas bajo la luz solar total y además, no mostraron daño. También presentaron mayor relación de área foliar (RAF), relación de peso foliar (RPF) y área foliar específica (AFE), menor distribución hacia las raíces y la tasa fotosintética y la conductancia estomática fueron 4 veces menores. La clorofila total fue mayor y la clorofila a/b menor en la sombra. Los cambios en los patrones de distribución causados por la menor irradiación no fueron alterados por la intensidad del corte. Por el contrario, el corte intenso produjo mayores cambios en los patrones de asimilación. Las plantas cortadas más intensamente también mostraron mayor contenido de nitrógeno, observándose además las mayores tasas fotosintéticas y conductancia estomática, especialmente cuando crecieron en luz solar total.

Palabras claves: Guinea, *Panicum maximum*, intensidad de corte, irradiación.

Recibido el 07-06-93 • Aceptado el 01-12-93

¹ Profesora e investigadora de la Facultad Experimental de Ciencias de la Universidad del Zulia, Maracaibo

² Licenciada en Biología. Asistente de Investigación de Proyecto CONDES

³ Licenciado en Biología. Supervisor Técnico de Investigación de Palmichal S.C. El Tablazo.

Abstract

Very high irradiance and intense clipping may alter grass performance in some areas depending on the season. Therefore, experiments were conducted to investigate the effect of these factors on biomass allocation, growth rate and photosynthesis of guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.). Seeds were planted in plastic bags and placed in full sunlight and under a *Prosopis juliflora* canopy. The shaded plants had larger, thinner and wider leaves, with no damage. They also showed higher leaf area ratio (LAR), leaf weight ratio (LWR) and specific leaf area (SLA), lower allocation to the roots and fourfold decreases in net photosynthesis and conductance. Total chlorophyll was higher and chlorophyll a/b lower in the shade. The changes in the distribution pattern caused by the lower irradiance were not altered by clipping intensity. In turn, intense clipping produced more changes in assimilation patterns. The more intensively clipped plants had the higher nitrogen content in both low and high irradiances. These plants showed the greater photosynthetic rate and stomatal conductance specially under full sunlight.

Key words: Guinea grass, *Panicum maximum*, clipping intensity, irradiance.

Introducción

La guinea es una especie con gran variabilidad morfológica, reproductiva y productiva (10). Crece en ambientes donde puede estar limitada por diversos factores como nutrientes, agua, temperatura e irradiación. Por ser una gramínea C₄, es importante estudiar sus respuestas fisiológicas, para determinar las características que la diferenciarían de otras especies en la región del Zulia.

El síndrome C₄ ha evolucionado en ambientes cálidos y secos, confiriéndole a las especies que allí se desarrollan una ventaja ecológica (23). Las gramíneas C₄ son el componente principal de los pastos tropicales.

Se considera que una gran proporción de la fotosíntesis que ocurre en condiciones de campo se lleva a cabo a niveles no saturantes de luz (20). El exceso de luz puede constituir un stress ambiental y predisponer a las hojas a sufrir daños estructurales, al no poder disipar la energía incidente en una forma ordenada (24).

Las plantas que crecen en poblaciones densas son a menudo más altas y de colores más pálidos que las que crecen en poblaciones amplias. Este comportamiento se debe básicamente a la diferencia en la irradiación y a la distribución espectral de la luz recibida por las hojas sombreadas la cual es diferente a la recibida por las no sombreadas (17).

En el campo es posible observar esta respuesta, ya que a menudo se encuentran árboles cuyo dosel bloquea la luz recibida por las plántulas o gramíneas de los estratos inferiores. La literatura reporta para muchas especies que desarrollan hojas más pequeñas y gruesas en el sol y hojas más grandes y delgadas en la sombra. Las hojas de sol tienden a formar una empalizada y un mesófilo esponjoso más desarrollados, así como mayores velocidades fotosintéticas a niveles de saturación lumínica (1,2,9).

Existen investigaciones sobre el efecto de diferentes niveles de irradiación en el crecimiento y respuestas fisiológicas de diversas especies (1,2,9,17,19,21,22,25). También se han reportado trabajos en cuanto a la irradiación recibida por las plantas ubicadas en los diferentes estratos vegetacionales (3,4,5,13,19). No obstante, hay muy pocos estudios sobre el efecto de la diferencia en la irradiación recibida por las plántulas que se encuentran debajo del dosel de árboles de especies tropicales (7,8,15). Más aún, la

guinea puede crecer en ambientes donde el sombreado de otros árboles inflencie su productividad y la sobrevivencia de las plántulas.

El efecto de la intensidad y la frecuencia de corte en las respuestas de crecimiento y fisiológicas del pasto guinea ha sido investigado (Páez y colaboradores, enviado para publicación). Sin embargo, no hay evidencias en cuanto a la interacción de ambos factores, irradiación e intensidad de corte.

Este trabajo constituye un estudio básico que intenta reflejar el comportamiento de la guinea al crecer en ambientes lumínicos diferentes y al ser sometido a cortes. Es por esto que los objetivos del mismo son: interpretar las respuestas de crecimiento y el comportamiento fisiológico de la guinea al ser limitada por el sombreado de otros árboles, en este caso el cují que es un árbol muy común en la zona, y determinar si esta respuesta a los dos niveles de luz utilizados es afectada por la intensidad o altura de corte.

Materiales y Métodos

Este trabajo se realizó bajo condiciones ambientales de bosque muy seco tropical, en una zona anexa a la Universidad del Zulia. Las semillas de pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.) fueron sembradas en bolsas de polietileno de 30 kg. de capacidad. El suelo fue analizado en el Laboratorio de Suelos del Departamento de Química de la Facultad de Ciencias

de LUZ y los resultados se presentan en el Cuadro 1.

Se sembraron aproximadamente 50 semillas por bolsa. La germinación ocurrió en los primeros 5 días. Al emerger las plántulas se realizaron raleos sucesivos, tratando de eliminar las plantas más altas y más pequeñas, quedando una población uniforme con una planta en ca-

Cuadro 1. Análisis del suelo utilizado.

pH	CE (μ Mhos)	P (ppm)	Ca (ppm)	K (ppm)	MO %
7.35	80.33	0.33	6.53	13.51	1.28

Estos valores representan promedios de seis muestras tomadas al azar.

da bolsa. Se realizaron riegos diariamente en la mañana y fertilizaciones cada 5 semanas utilizando la fórmula 100N:50P:50K.

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado, colocando la mitad de las plantas bajo irradiación solar total (100%) y la otra mitad debajo de un árbol de cují (*Prosopis juliflora*) donde la irradiación fotosintéticamente activa correspondía al 20-25% de la luz solar total. De estas plantas, algunas fueron cortadas a 40 cm, otras a 20 cm de altura y otro grupo fue dejado como control para investigar simultáneamente el efecto de altura de corte en condiciones de sol y de sombra. Se realizaron 4 cosechas: cuando las plantas tuvieron 23, 32 y 45 días después de la germinación y una última cosecha a los 7 meses de emerger las plántulas. En cada caso se cosecharon 4 plantas al azar por nivel de irradiación y el experimento fue replicado.

En cada una de las cosechas, se cortaron las plantas en la base del culmo; se separaron en hojas, culmos y raíces. En caso de que existieran hojas secas, se diferenciaban éstas de las hojas verdes. Las raíces se lavaron y colocaron en bolsas de papel para el secado correspondiente.

El área foliar se midió utilizando un medidor de área foliar marca LiCor modelo 3100.

Las raíces, culmos y hojas se colocaron separadamente en bolsas de papel y se secaron a 60 °C por 3 días en una estufa marca Memmert. Después de este tiempo, se determinaron los pesos secos utilizando una balanza Metler PC-2000.

Se realizó el análisis de crecimiento de acuerdo a las técnicas de Kvet y col. (12), utilizándose los siguientes parámetros de distribución de biomasa y de dinámica: relación raíz/vástago (R/V); área foliar específica (AFE); relación de área foliar (RAF); relación de peso foliar (RPF); velocidad relativa de crecimiento (VRC) y velocidad neta de asimilación (VNA). Se aplicó el análisis de varianza a los datos obtenidos.

Se hicieron determinaciones de fotosíntesis neta, conductancia estomática, temperatura foliar y del aire. Asimismo, se llevaron a cabo mediciones del flujo de fotones fotosintéticamente activos (FFFA). Estos datos fueron obtenidos mediante un medidor portátil de fotosíntesis marca LiCor modelo 6200, a partir de las 10 de la mañana.

Se realizaron mediciones de clorofila total, clorofila a y b y relación de clorofila a/b. Asimismo, se

determinó el nitrógeno foliar según el método de Kjeldal.

Resultados y Discusión

La producción animal depende principalmente de la calidad de los pastos. La guinea es un pasto muy extendido en Venezuela. Para desarrollar el uso de la guinea como forrajera en las regiones tropicales en general, es importante conocer en qué forma influyen los factores ambientales y de manejo en su mejor crecimiento, rendimiento y su calidad nutritiva.

De acuerdo a los resultados de este trabajo, el área foliar total (Figura 1) y la biomasa seca total (Figu-

ras 2 y 3) de las plantas de guinea crecidas en la mayor irradiación son significativamente mayores ($P < 0.001$) que en las plantas sombreadas. Estos resultados fueron obtenidos en las tres cosechas, es decir, a los 23,32 y 45 días después de la germinación.

Todos los componentes del peso seco (culmos, hojas y raíces) son mayores ($P < 0.001$) para las plantas expuestas a luz solar total que para las sombreadas en las tres cosechas realizadas (Figuras 2 y 3).

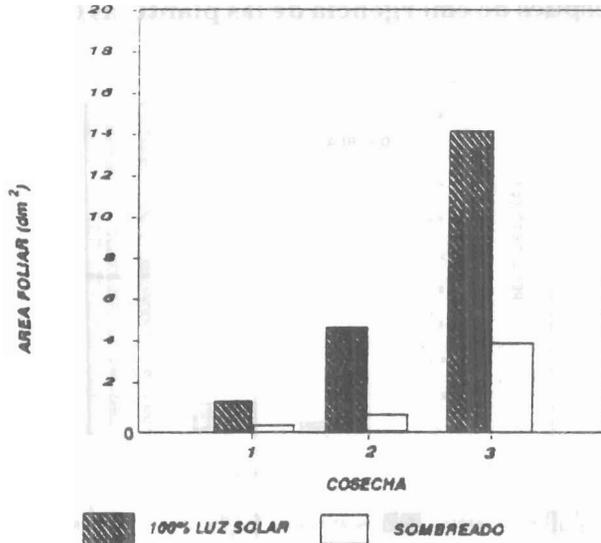


Figura 1. Área foliar de las plantas de guinea crecidas bajo dos condiciones de irradiación: 100% de luz solar y sombreado, a los 23, 32 y 45 días después de la emergencia de las plántulas (cosechas 1, 2 y 3).

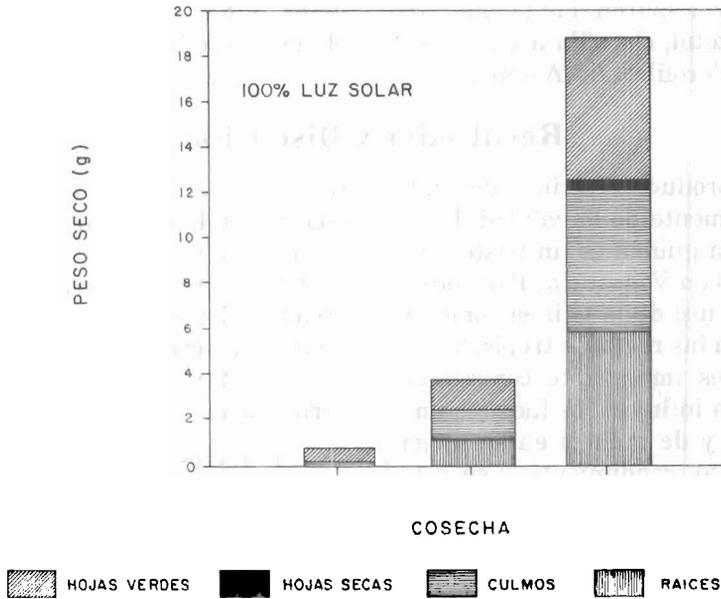


Figura 2. Peso seco de hojas, culmos y raices de las plantas de guinea crecidas bajo 100% de luz solar a los 23, 32 y 45 días después de emergencia de las plántulas (cosechas 1, 2 y 3).

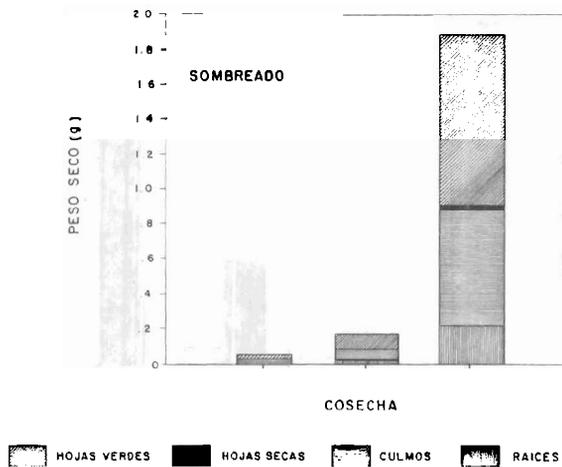


Figura 3. Peso seco de hojas, culmos y raices de las plantas de guinea crecidas debajo del dosel de cují a los 23, 32 y 45 días después de emergencia de las plántulas (cosechas 1, 2 y 3).

Por el contrario, en investigaciones realizadas sobre la composición y la digestibilidad de hojas y culmos de plantas de guinea, crecidas bajo dos ambientes lumínicos diferentes, 300 y 175 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se encontró que las plantas crecidas en la menor irradiación, produjeron ligeramente más materia seca que las crecidas en la alta irradiación después de 70 días de rebrote.

Este efecto estuvo asociado con cambios morfológicos inducidos por la menor irradiación, como por ejemplo, plantas más altas y con hojas más largas y anchas que las crecidas en la mayor irradiación (16).

El análisis de crecimiento realizado revela que las plantas de la menor irradiación presentan, en las tres cosechas, una mayor relación de área foliar (RAF) que las crecidas bajo luz solar total, lo que indica, que ellas poseen más área por unidad de peso seco total de la planta (Figura 4). La relación de área foliar es una medida de la distribución de peso seco de la planta para formar tejidos fotosintéticamente activos. Este incremento de la RAF es debido, en este caso, a un aumento significativo en el área foliar específica (AFE), es decir, a una mayor cantidad de área por unidad de peso foliar.

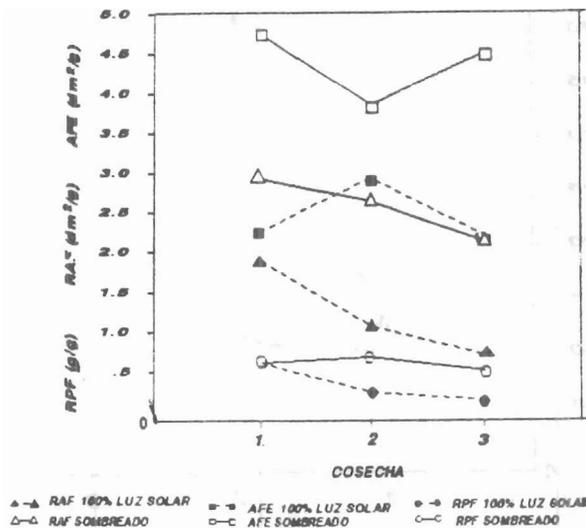


Figura 4. Relación de peso foliar (RPF), relación de área foliar (RAF) y área foliar específica (AFE) de las plantas de guinea crecidas bajo las dos condiciones de irradiación: 100% de luz solar y sombreado. Estos valores fueron calculados con los datos obtenidos en las tres primeras cosechas realizadas, es decir, a los 23, 32 y 45 días después de la emergencia de las plántulas.

En la segunda y tercera cosecha al aumento del área foliar específica (AFE) se añade un incremento significativo en la relación de peso foliar (RPF), es decir que las plantas crecidas en la sombra presentan mayor área por unidad de peso foliar y mayor peso foliar por unidad de peso total de la planta (Figura 4).

La relación raíz/vástago incrementa notablemente en las plantas de la mayor irradiación, mientras que en las sombreadas, dicha relación se mantiene constante y es sig-

nificativamente menor (Figura 5). Esto indica que la distribución de fotosintetatos hacia la raíz aumenta progresivamente en las plantas expuestas a luz solar total y se mantiene bastante constante en las plantas de la sombra. Resultados similares han sido reportados en plántulas de dos especies tropicales (7).

La velocidad neta de asimilación es mayor en las plantas crecidas en el 100% de luz (Figura 6) en ambos intervalos de crecimiento. La velocidad relativa de crecimiento es

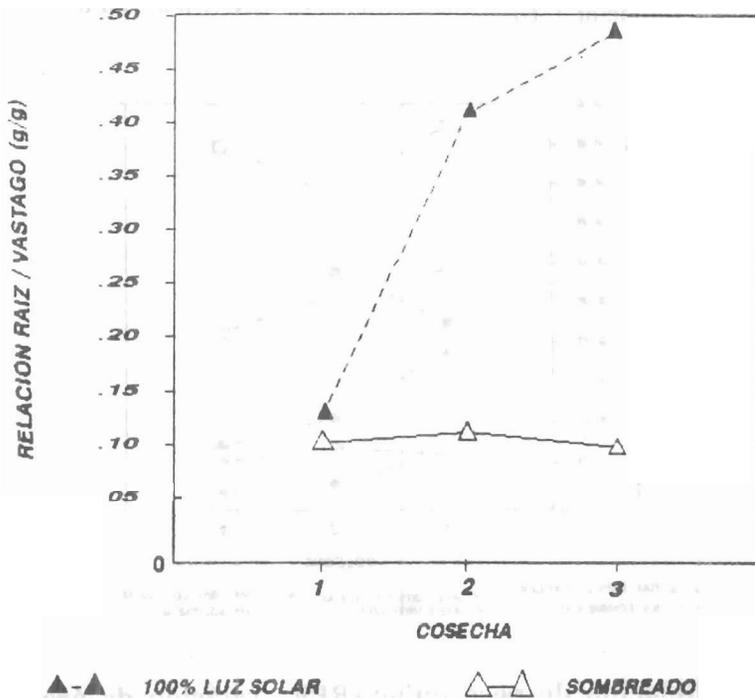


Figura 5. Relación Raíz/Vástago (R/V) de las plantas de guinea crecidas bajo las dos condiciones de irradiación: 100% de luz solar y sombreado, a los 23, 32 y 45 días.

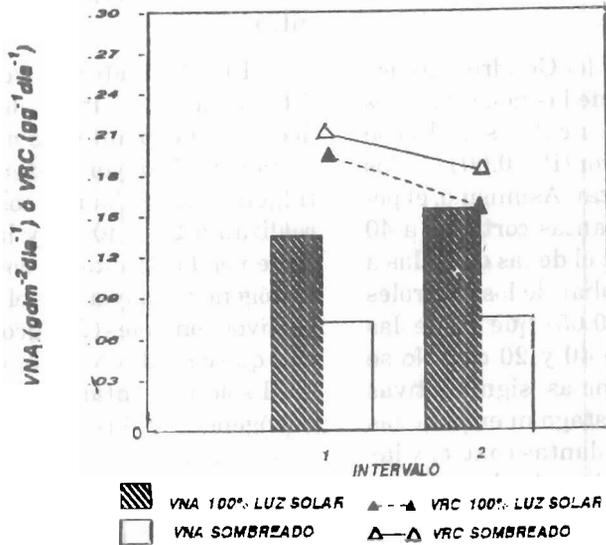


Figura 6. Velocidad neta de asimilación (VNA) y velocidad relativa de crecimiento (VRC) de las plantas de guinea para dos intervalos consecutivos de crecimiento: Primer intervalo de 23 a 32 días y segundo intervalo de 33 a 45 días después de la emergencia de las plántulas.

menor en el segundo intervalo. En el primero la diferencia no es significativa (Figura 6).

En el Cuadro 2 se presentan los resultados de biomasa seca, área foliar y en el Cuadro 3 los índices de crecimiento correspondientes a la cosecha final, cuando las plantas de guinea tenían 7 meses después de la emergencia, y se habían realizado cortes a 20 cm y a 40 cm de altura. Se dejaron plantas control tanto en luz solar total como en la sombra.

En cuanto a las diferencias por nivel de irradiación se observa que las plantas de la mayor irradiación poseen mayores valores de área foliar total, peso seco de hojas, culmos,

espigas, vástagos, raíces y total (Cuadro 2a) que las sombreadas. Se mantiene la diferencia con los resultados obtenidos en otras investigaciones (16). Asimismo, se corrobora que la RAF, el AFE y la RPF son mayores en las plantas sombreadas (Cuadro 3a).

En esta cuarta cosecha, la relación R/V no presenta diferencias significativas en cuanto al nivel de irradiación, posiblemente debido a un efecto de limitación del recipiente donde crecieron las plantas que, para ese momento, impidieron un mayor desarrollo del sistema radical (Cuadro 3a). Se observa, sin embargo, que las plantas cortadas más in-

tensamente tienen la mayor relación R/V (Cuadro 3b).

La parte b del Cuadro 2 indica que el peso seco de las hojas (verdes y secas), el de los culmos y el peso seco total es mayor ($P < 0.001$) en los controles sin cortar. Asimismo, el peso seco de las plantas cortadas a 40 cm es mayor que el de las cortadas a 20 cm. El área foliar de los controles es mayor ($P < 0.05$) que el de las plantas de corte 40 y 20 cm. No se detectan diferencias significativas en el peso del vástago ni en el de las raíces entre las plantas control y las cortadas a 20 y 40 cm de altura (Cuadro 2b). Solamente el AFE y la relación R/V son mayores en las plantas de corte a 20 cm (Cuadro 3b).

La interacción nivel de irradiación vs altura de corte (Cuadro 2c) es significativa en las plantas del 100% de luz y en las crecidas en la sombra solamente en cuanto al área foliar. En los otros parámetros no se observan diferencias (Cuadro 3c).

El nitrógeno puede ser uno de los factores limitantes de la producción animal y vegetal (14). Los resultados sobre el contenido de nitrógeno foliar presentado el Cuadro 4a indican diferencias significativas por nivel de irradiación, siendo mayor en las plantas crecidas en la sombra. De acuerdo a otras investigaciones, la absorción de nitrógeno por los tejidos del vástago es estimulada en el ambiente de menor irradiación (16). Otros resultados (27) también coinciden con los nuestros, ya que muestran que el sombreado estimula un

mayor crecimiento y contenido de nitrógeno.

En el Cuadro 4b se observan diferencias por altura de corte, es decir que las plantas de menor altura tienen el mayor contenido de nitrógeno foliar. Cuando los cortes se realizan a 20 y 40 cm y las plantas crecen en la sombra, su contenido de nitrógeno es mayor que el de los respectivos controles (Cuadro 4c), mientras que cuando crecen bajo luz solar total sólo presentan mayor nivel de nitrógeno aquellas cortadas a menor altura (20 cm).

Se reporta mayor producción de biomasa y contenido de nitrógeno en plantas de *Panicum* defoliadas con poca frecuencia y crecidas en la sombra, en comparación con las crecidas bajo luz solar total (29). En otras investigaciones (6) se argumenta también la interacción entre el sombreado y la disponibilidad de nitrógeno al mostrar que el sombreado estimula el crecimiento y la absorción de nitrógeno en gramíneas tropicales crecidas sin fertilizante nitrogenado.

La estimulación de la absorción de nitrógeno por el sombreado en las plantas de guinea tiene importancia para el manejo de esta gramínea que en ocasiones crece bajo el dosel de otros árboles. Asimismo, los resultados aquí presentados indican la importancia del corte para el mantenimiento de un nivel adecuado de nitrógeno foliar, y corroboran que a medida que aumenta la fracción del vástago (corte a mayor altura) disminuye el contenido de nitrógeno y la tasa fotosintética.

Cuadro 2. Area foliar y peso seco de las plantas de guinea crecidas por 7 meses bajo dos niveles de irradiación y cortadas a dos intensidades, en relación con plantas control.

a) diferencias por nivel de irradiación

	Area foliar dm ²	Peso seco Hojas Verdes g	Peso seco Hojas secas g	Peso seco Culmos g	Peso seco Espigas g	Peso seco Vástago g	Peso seco Raíces g	Peso seco TOTAL g
	***	***	***	***	***	***	***	***
Sol	119.8b	84.56b	77.65b	286.02b	4.36b	408.14b	99.89b	552.48b
Sombra	66.0a	27.01a	41.94a	70.25a	0.30a	138.61a	24.17a	162.80a

b) Diferencias por Altura de corte

	*	***	***	***	*	ns	ns	***
Control	109.77b	71.78c	77.41c	208.11c	4.49b	294.44a	68.11a	429.24c
Corte 40	91.13a	50.84b	58.71b	177.92b	1.22a	288.68a	60.73a	349.41b
Corte 20	77.83a	44.73a	43.26a	148.39a	1.29a	237.01a	57.25a	294.26a

c) Interacción sol vs corte

	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Control	118.22a	98.40a	86.06a	312.47a	8.06a	371.66a	105.55a	610.54a
Corte 40	124.22b	78.75a	63.23a	294.08a	2.44a	458.93a	105.18a	564.10a
Corte 20	117.01a	76.52a	63.23a	251.51a	2.58a	393.84a	88.94a	482.78a

sombra vs corte

	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Control	101.33b	45.16a	68.77a	103.74a	0.913a	217.22a	30.68a	247.93a
Corte 40	58.03a	22.92a	33.77a	61.75a	0a	118.44a	16.28a	134.72a
Corte 20	38.65a	12.95a	23.29a	45.27a	0a	80.18a	25.56a	105.74a

Cuadro 3. Indices de crecimiento de las plantas de guinea crecidas por 7 meses bajo dos niveles de irradiación y cortadas a dos intensidades, en relación con plantas control. Para cada sección y en una misma columna, los valores promedio seguidos por letras diferentes son significativamente diferentes al nivel del 5%.

a) Diferencias por nivel de irradiación

	RAF	AFE	RPF	R/V
Sol	0.222a	1.458a	0.294a	0.222a
sombra	0.404b	2.584b	0.410b	0.202a

b) Diferencias por altura de corte

Control	0.305a	1.733a	0.383a	0.177a
Corte 40	0.332a	2.077b	0.355a	0.185a
Corte 20	0.303a	2.253b	0.318a	0.275b

**c) INTERACCIONES
sol vs corte**

Control	0.197a	1.22a	0.303a	0.21a
Corte 40	0.227a	1.62a	0.287a	0.23a
Corte 20	0.243a	1.53a	0.293a	0.23a

sombra vs corte

Control	0.413a	2.247a	0.463a	0.143a
Corte 40	0.437a	2.533a	0.423a	0.140a
Corte 20	0.363a	2.973a	0.343a	0.323a

Cuadro 4. Contenido de nitrógeno foliar (mg g⁻¹) de las plantas de guinea crecidas bajo dos niveles de irradiación y dos intensidades de corte.

a) Diferencias por nivel de irradiación

100 % Luz solar	18.66a
Sombreado	21.64b

b) Diferencias por altura de corte

Control:	17.55a
Altura 20 cm:	23.77b
Altura 40 cm:	19.11a

c) Interacciones

	100% Luz solar	Sombreado
Control	18.87a	16.22a
Altura 20 cm	23.19b	24.35b
Altura 40 cm	13.93a	24.35b

Medias con letras similares no son significativamente diferentes ($P < 0.05$)

El corte aumenta el contenido de nitrógeno, pero inhibe el crecimiento de plantas de *Panicum coloratum* al punto que al compararlas con plantas sin cortar, se obtiene menos nitrógeno en la biomasa residual y hasta la mitad del nitrógeno se distribuye en el material removido por el corte (26).

Las plantas de la sombra tienen mayor cantidad de clorofila total por unidad de área debido al incremento tanto en la clorofila a como la

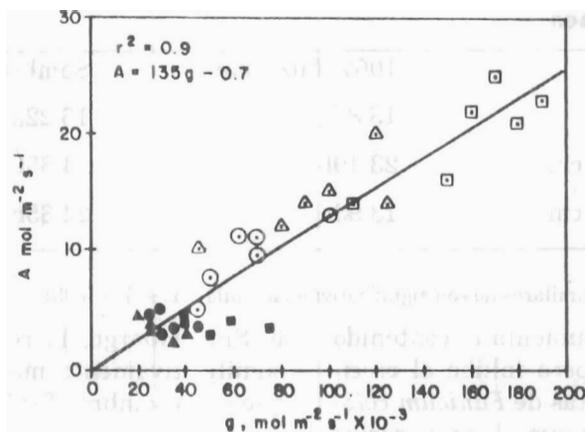
b. Sin embargo, la relación a/b es significativamente mayor en el sol que en la sombra (Tabla 5).

En la figura 7 se observa una buena correlación ($R^2 = 0.9$) entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia estomática (g) de las plantas de guinea bajo los dos niveles de irradiación y sometidas a las dos intensidades de corte. Las plantas cortadas a la menor altura presentan la mayor tasa fotosintética y conductancia estomática. Las diferencias

Cuadro 5. Contenido de clorofila de las plantas de guinea crecidas bajo dos niveles de irradiación: 100% luz solar y sombreado.

	100% Luz solar	Sombreado
Clorofila Total (mg/cm ²)	17.91a	23.08b
Clorofila a (mg/cm ²)	8.14a	9.90b
Clorofila a (mg/g)	1.26a	1.96b
Clorofila b (mg/g)	1.54a	2.36b
Clorofila b (mg/cm ²)	8.33a	11.90b
Relación Clorofila a/b	2.95b	2.48a

Valores promedios con letras similares no son significativamente diferentes (P < 0.05)



△ ▲ Corte 40cm , □ ■ Corte 20 cm , ○ ● Control
 Símbolos abiertos 100% luz solar
 Símbolos cerrados sombreados

Figura 7. Tasa de asimilación (A) y conductancia estomática (g) de plantas de guinea, crecidas bajo luz solar total (símbolos abiertos) y debajo del dosel de un árbol de cují (símbolos cerrados) y cortadas a dos intensidades diferentes: 40 cm (triángulos y 20 cm de altura (cuadrados) en relación con las plantas control sin defoliar (círculos).

obtenidas son significativas. La tendencia a cero de la línea de regresión implica que la presión parcial intercelular de CO₂ es aproximadamente constante.

Según Woledge (28), los cambios en la capacidad fotosintética son consecuencia de cambios en el clima lumínico de la hoja en desarrollo y no debidos a cambios en la demanda por asimilados o por un adecuado abastecimiento de sustancias de crecimiento. La edad de la hoja y el ambiente lumínico pueden influenciar el grado de cambio en la tasa fotosintética después de la defoliación parcial (11, 18).

Existen diferencias significativas entre la temperatura del aire a

100% de exposición a la luz solar y en condiciones de sombreado en la mayoría de los días. Esto repercute en la temperatura de la hoja, ya que se observa que en las hojas de las plantas crecidas en el sol la temperatura es mayor que en las de la sombra (Cuadro 6). En general, la altura de corte no tiene efecto en la temperatura foliar. Estudios realizados indican que el aumento en el área foliar interna en las hojas de sol disminuye la resistencia al CO₂ en fase líquida, siendo así responsable de la mayor tasa fotosintética. Asimismo, las hojas más grandes pueden tener una temperatura muy diferente a la del aire, y la temperatura afecta a la fotosíntesis y a la transpiración (17).

Conclusiones

I. Las respuestas de la guinea a una menor irradiación (sombreado) a nivel de la planta completa comprenden:

- a Mayor relación de área foliar (RAF). Este efecto es causado principalmente por una mayor área foliar específica (AFE).
- b Menor distribución de fotosintetatos hacia las raíces, lo cual se evidencia en el menor peso de las mismas.

II. El análisis de crecimiento realizado indica que la menor irradiación produce cambios más importantes en los patrones de distribución de asimilados de la guinea (porque aumentan los índices RAF, AFE y RPF) que en los patrones de asimilación, ya que los pesos secos de ho-

jas, culmos, espigas, vástagos y raíces disminuyen.

III. Las respuestas al nivel de la hoja comprenden:

- a Hojas más alargadas, menos gruesas y más anchas que las de las plantas crecidas bajo luz solar total.
- b Menos pubescencia.
- c Disminución en la temperatura foliar.

IV. Las respuestas al nivel molecular comprenden:

- a Mayor contenido de clorofila total, causado por un incremento tanto en la clorofila a como en la b.
- b Menor relación de clorofila a/b, lo cual refleja más fotocentros P680 en relación con los P700.

Cuadro 6. Radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura foliar y del aire (°C)

Fecha Irradiación	RFA $\mu\text{mol s}^{-1}\text{m}^{-2}$	Temperatura foliar	(° C) aire
05-feb-91			
100% Luz solar	1073.27b	35.81b	34.47b
Sombreado	100.27a	30.68a	30.97a
15-Feb-91			
100% Luz solar	1004.41b	35.58b	35.82b
Sombreado	79.38a	32.90a	33.92a
19-Feb-91			
100% Luz solar	849.54b	32.48b	32.08a
Sombreado	75.32a	30.71a	31.47a
20-Feb-91			
100% Luz solar	1089.44b	34.32b	34.38b
Sombreado	61.17a	31.11a	31.63a
21-Feb-91			
100% Luz solar	423.03b	30.48b	31.32b
Sombreado	58.76a	29.81a	30.50a
27-Feb-91			
100% Luz solar	1229.67b	37.45b	37.69b
Sombreado	83.31a	33.62a	33.65a

Valores promedios con letras similares en una misma columna y para un mismo día de medición no son significativamente diferentes ($P < 0.05$)

c El contenido de nitrógeno total aumenta con la menor irradiación.

V. En cuanto al efecto de la intensidad del corte:

a Se observa una disminución en el peso seco de las hojas, culmos y espigas y el total de las

plantas cortadas a las dos altura 40 y 20 cm.

b Los cambios en los patrones de distribución de asimilados causados por la menor irradiación no son alterados por la intensidad de corte, ya que la RAF y la RPF de los

- controles se mantienen similares a los de las plantas cortadas a 20 y 40 cm de altura, y la interacción irradiación vs altura de corte no es significativa.
- c La intensidad de corte produce más cambio en los patrones de asimilación, que en los patrones de distribución de asimilados (RAF, RPF).
 - d Las plantas cortadas a 20 cm de altura tienen un mayor contenido de nitrógeno, tanto en la mayor como en la menor irradiación. En la sombra, las plantas cortadas a ambas alturas presentan un contenido de nitrógeno mayor que el de los controles.
 - e La actividad fotosintética y la conductancia estomática de las plantas de la altura 20 es mayor que las de la altura 40, y que la de los controles, fundamentalmente en la mayor irradiación.

Agradecimiento

Expresamos nuestra gratitud al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad del Zulia (CONDES) por haber financiado parte de esta investigación, a FUNDACITE ZULIA por aportar la ayuda para la presentación de este trabajo en el CONGRESO ANUAL

DE ECOLOGIA DE LOS ESTADOS UNIDOS, celebrado en San Antonio, Texas. Asimismo agradecemos la elaboración de las gráficas y el arte llevado a cabo por el Dr. Darío Espina, Profesor de la Facultad Experimental de Ciencias de la Universidad del Zulia.

Literatura Citada

1. Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment. Encyclopedia of plant physiology new series. vol. 12A. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. and Ziegler, H. (eds) Berlín, Heidelberg, New York: Springer-Verlag pp 57-107.
2. Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant. Physiology 28:355-377.
3. Chazdon, R.L. and R.W. Pearcy. 1986a. Photosynthetic responses to light, variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. Oecologia 69:517-523.
4. Chazdon, R.L. and R.W. Pearcy. 1986b. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and light utilization during sunflecks. Oecologia 69:524-531
5. Ehleringer, J. and I. Forseth. 1980. Solar tracking by plants. Science 210:1094-1098.
6. Eriksen, F.I. and A.S. Whitney. 1981. Effects of light intensity on growth of some tropical forage species. Interactions of light intensity and nitrogen fertilization on six forage grasses. Agronomy J. 73:427-433.
7. Fetcher, N., B.R. Strain and S.F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. Oecologia 58:314-319.
8. Fetcher, N., S.F. Oberbauer and B.R. Strain. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest

- in Costa Rica. *International J. of Biometry*. 29:145-155.
9. Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.
 10. Hernández, R. y R. García-Trujillo. 1978. Hierba Guinea (*Panicum maximum* Jacq.) Pastos y Forrajes. 1:1-27.
 11. Hodgkinson, K.C. 1974. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucerne leaves of different ages. *Australian J. of Plant Physiology* 1:561-578.
 12. Kvet, J., J.P. Ondok, J. Necas and P.G. Jarvis. 1971. Methods of growth analysis. Pages 343-391. in Z. Sestak, J. Catsky and P.G. Jarvis eds. *Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods*. W. Junk, The Hague.
 13. Leverenz, J.W. and P.G. Jarvis. 1980. Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) X. Acclimation to quantum flux density within and between trees. *J. of Applied Ecology* 17:697-708.
 14. McNaughton, S.J., M.B. Coughenour and L.L. Wallace. 1981. Interactive processes in grassland ecosystems. In: J.R. Estes, R.J. Tylr, J.N. Brunken (eds) *Grasses and grasslands*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. pp 167-193.
 15. Mooney, H.A., O. Bjorkman, A.E. Hall, E. Medina and P.B. Tomlinson. 1980. The study of the physiological ecology of tropical plants-current status and needs. *BioScience* 30:22-26.
 16. Navarro-Chavira, G. and B.D. McKersie. 1983. Growth, development and digestibility of guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) in two controlled environments differing in irradiance. *Tropical Agriculture. (Trinidad)* 60 (3):184-188.
 17. Nobel P.S. 1976. Photosynthetic rates of sun versus shade leaves of *Hyptis emoryi* Torr. *Plant Physiology* 58:218-223.
 18. Nowak, R.S. and M.M. Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field. Implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61:311-318.
 19. Oberbauer, S.F. and B.R. Strain. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). *American J. of Botany* 73(3):409-416.
 20. Ort, D.R. and N. R. Baker. 1988. Consideration of photosynthetic efficiency at low light as a major determinant of crop photosynthetic performance. *Plant Physiology and Biochemistry* 26(4):555-565.
 21. Patterson, D.T. 1979. The effects of shading on the growth and photosynthetic capacity of itchgrass (*Rottboellia exaltata*). *Weed Science* 27(5):549-553.
 22. Patterson, D.T., S.O. Duke and R.E. Hoagland. 1978. Effects of irradiance during growth on adaptive photosynthetic characteristics of velvetleaf and cotton. *Plant Physiology* 61:402-405.
 23. Pearcy R.W. and J. Ehleringer. 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant Cell Environment* 7:1-13.
 24. Powles, S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 15-44.
 25. Sims, D.A. and R.W. Pearcy. 1989. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. *Oecologia*. 79:53-59.
 26. Wallace, L.L., S.J. McNaughton and M.E. Coughenour. 1982. The effects of clipping and fertilization on nitrogen nutrition and allocation by mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C₄ grass. *Oecologia* 54:68-71.
 27. Wilson, J.R. V.R. Catchpole and K. L. Weier. 1986. Stimulation of growth and nitrogen uptake by shading a rundown green panic pasture on brigalow clay soil. *Tropical Grasslands* 20(3):134-143.
 28. Woledge, J. 1977. The effects of shading and cutting treatments on the photosynthetic rate of ryegrass leaves. *Annals of Botany* 41:1279-1286.
 29. Wong, C.C. and J.R. Wilson. 1980. Effect of shading on the growth and nitrogen content of green panic and siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Australian Journal of Agricultural Research* 31:269-285.