

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS
DE LOS ANDES TROPICALES
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**

**COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL
BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN.**

MARTA PEREIRA DA SILVA

**Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes
como requisito parcial para obtener el
Grado de Doctor en Ecología Tropical.**

Mérida, Venezuela 1999

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado, de la Universidad de Los Andes se reunieron para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis Doctoral presentada por **MARTA PEREIRA DA SILVA**, para optar al título de **Doctor en Ecología Tropical** y que se titula:

"COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACION"

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 29-09-99 a las 2:00 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Guillermo Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 2:30 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION.**


Dra. Bibiana Bilbao




Dra. Lina Sarmiento


Dr. Guillermo Sarmiento
Tutor

Nancy G.-
28-09-99

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS
DE LOS ANDES TROPICALES
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**

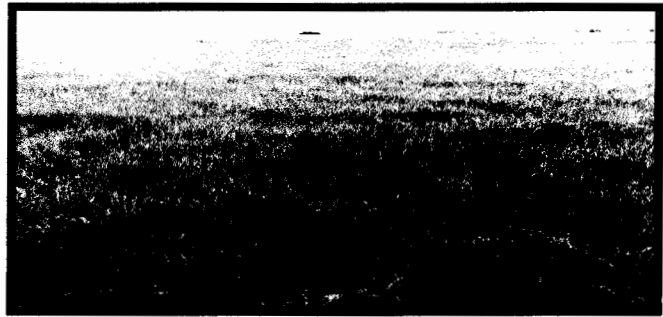
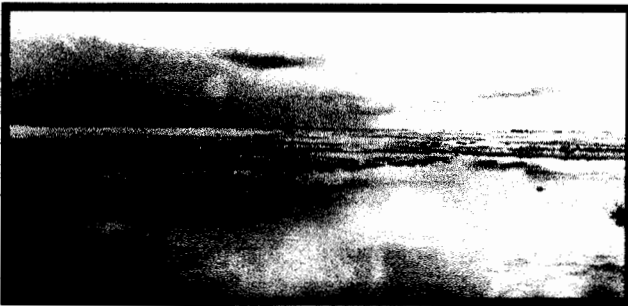
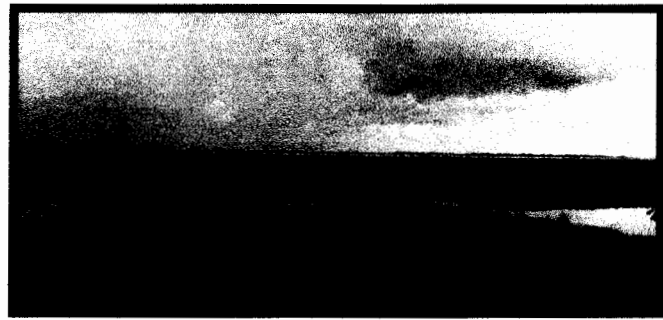
**COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL
BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN.**

MARTA PEREIRA DA SILVA

Mérida, Venezuela 1999

EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS DE LOS ANDES TROPICALES (CIELAT), FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE LOS ANDES, BAJO LA DIRECCION DEL DR. GUILLERMO SARMIENTO.

AGRADECIMENTOS



A los Llanos inundables de Apure que me proporciono momentos de éxtasis y la oportunidad de conocer sus diferentes facies.

A Rodney Mauro por el apoyo afectivo y la contribución en todas las etapas de la tesis.

A los muchos amigos que hice en Venezuela y que me son muy caros.

A los que financiaron esta tesis que son: EMBRAPA (Brasil) y INCO-DC Proyecto ERBIC 18CT960087 (Comunidad Europea).

COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN.

Autor: Marta Pereira da Silva
Tutor: Prof. Guillermo Sarmiento

RESUMEN

En las sabanas de banco, bajío y estero de Hato El Frío (7°45' Lat. N, 68° 55' Long. W), región del Alto Apure, fue instalado un experimento con el objetivo de evaluar el comportamiento productivo de una sabana hiperestacional (bajío alto) bajo diferentes intensidades de corte y fertilización, durante el período de crecimiento de 1996 y de 1997. Se escogió un bajío típico, aguas abajo de un dique, parte de un módulo de mas de 6.000 ha.

El área experimental estaba constituida por parcelas de 5x10 metros, con 4 repeticiones distribuidas en bloques, totalmente al azar. Las pasturas fueron cortadas a una altura de 10 centímetros a tres frecuencias de corte en 1996: 30 días, 60 días, 90 días y exclusión (control sin ganado). En 1997 los tratamientos fueron: 30 días, 30 días con fertilizante, 60 días y exclusión. Alrededor de los bloques en la sabana bajo manejo tradicional (control con ganado) fue hecho el acompañamiento mensual del comportamiento de la biomasa aérea.

Los parámetros evaluados en este experimento fueron: biomasa aérea verde, seca y total; biomasa verde, seca y total de las principales gramíneas; producción aérea verde y total; tenor de humedad del suelo; tenor de nitrógeno de las principales gramíneas; tenor de nitrógeno mineral; biomasa subterránea; biomasa residual y composición florística.

La sabana hiperestacional está compuesta principalmente por las gramíneas *Paspalum chafanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, siendo *P. chafanjonii* la gramínea que más contribuye a la producción aérea. La dinámica de la biomasa disponible es unimodal, alcanzando el máximo en julio con la mayor intensidad de uso y en septiembre en la sabana bajo manejo tradicional y exclusión. La humedad y el pastoreo afectaron la composición florística y la habilidad relativa de las gramíneas para soportar el pastoreo. La inundación no usual disminuyó la diversidad de la sabana y el período de permanencia del ganado, pero mantuvo el contenido de proteína de las

gramíneas por encima el valor crítico durante el período de crecimiento. La fertilización NPK+S incrementó la producción aérea en 2,4 veces, así como el contenido de proteína de las principales gramíneas. La biomasa subterránea fue afectada negativamente por la inundación más intensa y por la ausencia de herbivoría. Las plantas compensaron parcialmente el efecto de corte moderado, compensaron totalmente el de la herbivoría tradicional y sobre-compensaron el efecto del corte más intenso. La producción aérea total en el periodo de crecimiento permite una intensidad de pastoreo de 0,6 unidad animal por hectárea (UA/ha) en el periodo inicial y hasta 1UA/ha. Esta recomendación pudiera ser extendida a todo el año, si otras practicas de manejo fuesen implementadas para prolongar el periodo de producción de esta sabana.

PRODUCTIVE BEHAVIOR OF A HYPERSEASONAL LOWLAND UNDER DIFFERENT USE CONDITION

ABSTRACT

In the "banco", "bajío" and "estero" savannas of the Hato El Frio Biological Station (7°45' N, 68°55' W) in the Alto Apure region, Apure State, Venezuela, experiments were installed with the objective of evaluating the productive behavior of the hyperseasonal lowland under different intensities of clipping and fertilization, during the growth period of 1996 and 1997.

The experimental area is consisting of four plots of 5x10 m² distributed in blocks and selected totally at random. The pastures was clip at the 10 cm height at three frequencies in 1996: 30 days, 60 days, 90 days and control (not clip, without cattle, no fertilizers added). Around the plots of the savanna with traditional management (the control with cattle) was done in conjunction with monthly aerial biomass behavior.

The parameters evaluated in this experiment were the following: live biomass, dry biomass and total main gramineas, live and total aerial productivity, soil humidity tenor, nitrogen tenor of main gramineas, mineral tenor, root biomass, residual biomass and floristic composition.

The hyperseasonal savanna is composed mainly by the grasses *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, the *P. chaffanjonii* the grass than contributes the must to the aerial production. The available biomass presents a unimodal behavior reaching the maximum in July in the greatest use intensity and September in the lowland savanna with traditional management and no management. The humidity and grazing affected the floristic composition and the relative ability of the grasses to withstand the grazing. The unusual flooding decreased the diversity of the savanna and the staying period of cattle but maintained the protein content of the grass above the critical value during the growth period. The NPK+S fertilization increased the aerial production 2.4 times, as well as the protein content of the main grasses. The root biomass was inversely affected by a heavy flooding and the absence of herbivores. The plants partially compensated the moderate clipping, compensated totally from the traditional herbivore and over compensated the effect of the more intense clipping. The total aerial production in the growth period allowed an intense

grazing of 0.6 - 1 animal unit/hectare. This recommendation could be extended throughout the whole year if other management practices are implemented to prolong the production period in the savanna.

CAPITULO I.....	3
CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE PRODUCCIÓN Y UTILIZACIÓN DE LAS SABANAS NEOTROPICALES, EN ESPECIAL LAS DE VENEZUELA.....	3
I.1._ DISTRIBUCIÓN Y CARACTERÍSTICAS DE LAS SABANAS	3
I.2._ MANEJO Y UTILIZACIÓN DE LAS SABANAS NEOTROPICALES	10
I.3._ USO SUSTENTABLE DE LAS SABANAS HIPERESTACIONALES (BAJÍO).....	12
I.4._ BIBLIOGRAFÍA	17
CAPITULO II	21
PRODUCCIÓN AÉREA Y CALIDAD DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES PRESIONES DE CORTES Y FERTILIZACIÓN.....	21
II.1._ INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	21
II.2._ MATERIALES Y MÉTODOS	30
II.2.1. Descripción del área	30
II.2.2. Métodos.....	37
II.2.2.1. Determinación de la biomasa aérea disponible.....	39
II.2.2.2. Determinación de la biomasa residual.....	40
II.2.2.3. Determinación del tenor de humedad del suelo.....	40
II.2.2.4. Cálculo de la productividad primaria aérea disponible (corte a 10 cm) y total.....	40
II.2.2.5. Cálculo de la intensidad de pastoreo mensual del control con ganado basada en la biomasa total disponible (altura de corte de 10 cm) en 1997.....	42
II.2.2.6. Determinación de la concentración de N en la biomasa cosechada y del N-mineral en el suelo.....	42
II.2.2.7. Determinación del consumo	43
II.2.2.8. Cálculo de la tasa de crecimiento absoluto y relativo.....	43
II.3._ RESULTADOS.....	45
II.3.1. Biomasa total disponible y Producción primaria aérea en el año 1996.....	45
II.3.1.1. Comportamiento de la biomasa total, verde y seca disponibles a lo largo del periodo de producción	45
II.3.1.2. Comportamiento productivo de las principales gramíneas del bajo.....	51
II.3.1.3. Tasa de crecimiento de la biomasa aérea.....	56
II.3.1.4. N-mineral del suelo y % PB de las principales gramíneas.....	58
II.3.1.5. Productividad primaria aérea total en el primer año	65
II.3.2. Biomasa total disponible y Productividad primaria aérea en segundo año (1997).....	69
II.3.2.1. Comportamiento de la biomasa total, verde y seca disponible a lo largo del periodo de producción.....	69
II.3.2.2. Comportamiento productivo de las principales gramíneas del bajo.....	75
II.3.2.3. Tasa de crecimiento absoluto y tasa de crecimiento relativo de la biomasa aérea en el segundo año (1997).....	80
II.3.2.4. N-mineral del suelo y % PB de las principales gramíneas.....	83
II.3.2.5. Intensidad de pastoreo en el segundo año.....	89
II.3.2.6. Productividad primaria aérea total en 1997.....	92
II.4._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	96
II.5._ BIBLIOGRAFÍA.....	101

CAPITULO III.....	107
PRODUCCIÓN SUBTERRÁNEA BAJO DIFERENTES PRESIONES DE PASTOREO Y FERTILIZACIÓN	107
III.1._ INTRODUCCIÓN	107
III.2._ MATERIALES Y MÉTODOS.....	111
III.2.1. <i>Determinación de la biomasa subterránea</i>	111
III.3._ RESULTADOS.....	112
III.3.1. <i>Distribución vertical de las raíces</i>	112
III.3.2. <i>Biomasa subterránea al final del período de producción de 1996</i>	112
III.3.3. <i>Biomasa subterránea al final del período de producción de 1997</i>	112
III.3.4. <i>Biomasa subterránea del final del periodo de producción de los años 1996 y 1997</i> ..	116
III.3.5. <i>Biomasa subterránea al inicio y al final del periodo de producción en el área bajo pastoreo, en el año 1996</i>	116
III.3.6. <i>Biomasa subterránea del área pastoreada al final del periodo de producción de 1995, 1996 y 1997</i>	118
III.4._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	119
III.5._ BIBLIOGRAFÍA.....	123
CAPITULO IV	126
LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y LA BIOMASA RESIDUAL EN LA DETERMINACIÓN DEL USO SUSTENTABLE DE LAS SABANAS INUNDABLES	126
IV.1._ INTRODUCCIÓN.....	126
IV.2._ MATERIALES Y MÉTODOS.....	130
IV.2.1. <i>Determinación de la Composición Florística</i>	130
IV.2.2. <i>Determinación de la biomasa residual</i>	131
IV.3._ RESULTADOS	132
IV.3.1. <i>Composición florística de la sabana hiperestacional en 1995</i>	132
IV.3.2. <i>Composición florística de la sabana hiperestacional en 1996</i>	135
IV.3.3. <i>Composición florística de la sabana hiperestacional en 1997</i>	138
IV.4.1. <i>Biomasa residual en el año 1996</i>	141
IV.4.2. <i>Biomasa residual en el año 1997</i>	141
IV.4.3. <i>Comparación de la biomasa residual del control con ganado en el año 1995, 1996 y 1997</i>	143
IV.5._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	144
IV.6._ BIBLIOGRAFÍA	147
CAPITULO V	150
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	150
CONCLUSIONES FINALES	156
V._ BIBLIOGRAFÍA.....	158

COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN

CAPITULO I

CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE PRODUCCIÓN Y UTILIZACIÓN DE LAS SABANAS NEOTROPICALES, EN ESPECIAL LAS DE VENEZUELA

I.1._ DISTRIBUCIÓN Y CARACTERÍSTICAS DE LAS SABANAS

Las sabanas tropicales constituyen un ecosistema natural con características ecológicas y fisionómicas propias, localizado en áreas calientes y húmedas, siendo los factores que determinan su funcionamiento, la magnitud y distribución de las precipitaciones, los nutrientes del suelo, el fuego y la herbivoría (Huntley y Walker, 1982). En el Neotrópico cubren un área de 200 millones de ha, entre las latitudes 23° N y 25° S (Johnson y Tothill, 1985), ocupando una considerable proporción de las tierras de Brasil, Bolivia, Belice, Colombia, Guyana Francesa, Guyana, Suriname y Venezuela (Fig. I.1). De acuerdo con las diferencias del suelo, Cochrane (1990) las separa en dos categorías: sabanas bien drenadas (77%) y mal drenadas. En las sabanas mal drenadas predominan los Ultisoles (56%), seguida de los Entisoles (20%), Alfisoles (14%), y algunos Inceptisoles. Los Ultisoles y los Alfisoles poseen un sub-horizonte arcilloso que dificulta el movimiento del agua en los perfiles inferiores, siendo los Alfisoles más fértiles y más comunes en las Pampas de Mojos en Bolivia y en partes de los Llanos de Colombia y Llanos de Apure en Venezuela. Sarmiento (1990) menciona, además de estos tipos de suelos, los vertisoles, que son muy característicos de este sistema, y se caracterizan por poseer alto contenido en arcillas. En contraste, en las sabanas bien drenadas predominan los Oxisoles (76%) que son suelos ácidos con altos niveles de aluminio cambiables, muy bajas bases cambiables, baja disponibilidad de fósforo y baja capacidad de retención de agua.

Sarmiento (1990), distingue tres tipos de sabanas de acuerdo a la disponibilidad de agua en el suelo para el estrato herbáceo: estacional, hiperestacional y semiestacional. Las sabanas estacionales poseen una estación seca de hasta seis

meses consecutivos y una estación húmeda en el resto del año. Las sabanas hiperestacionales alternan cuatro períodos diferentes en cada ciclo anual: uno de deficiencia de agua; otro de exceso, provocando anegamiento, y dos estaciones sin ninguno de estos estreses; y, en las sabanas semiestacionales, el suelo permanece saturado en la mayor parte del año.

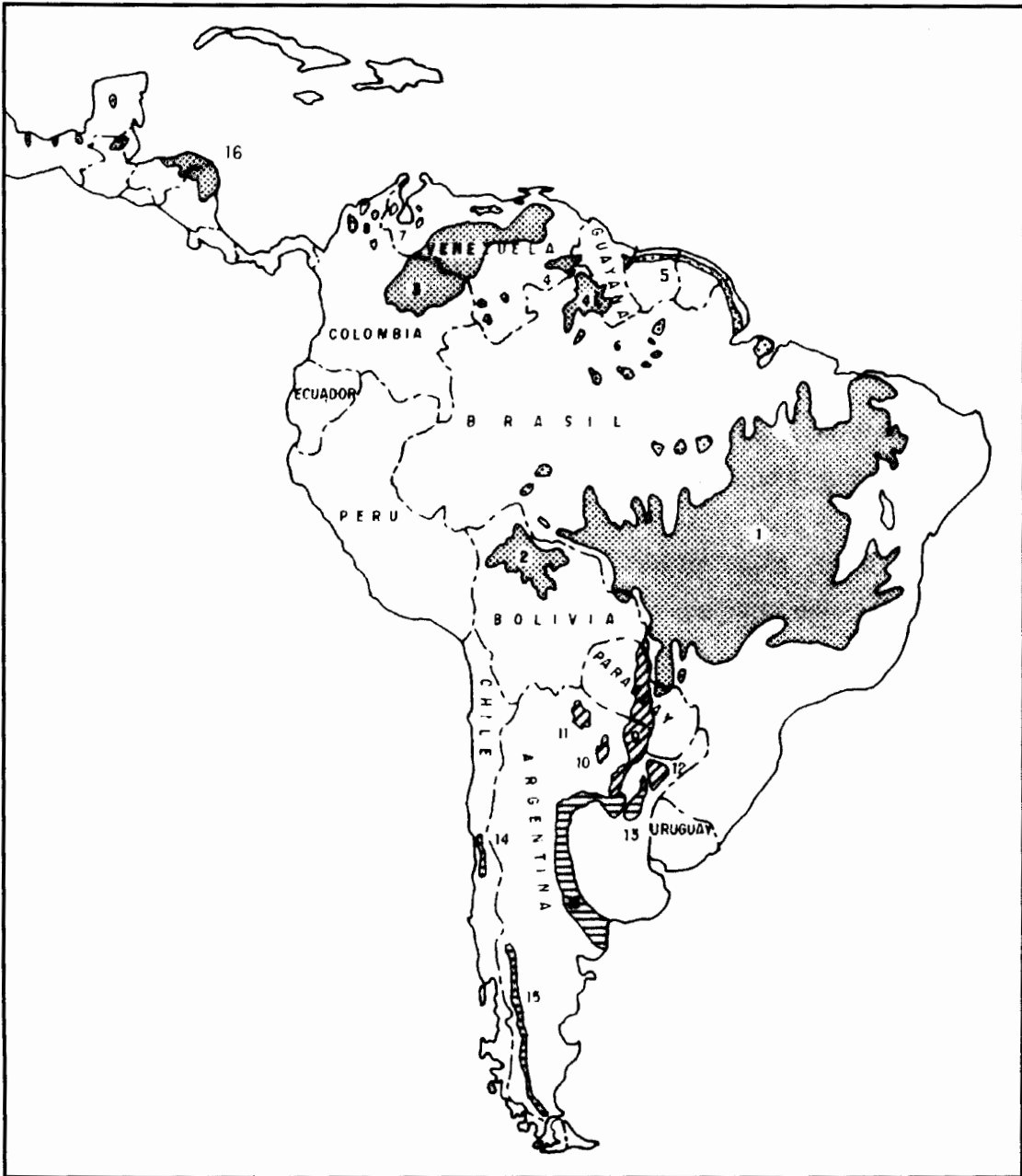


Figura I.1: Mapa de distribución de las sabanas en el Neotrópico, adaptado de Sarmiento (1990). 1. Cerrado; 2.; Llanos de Mojos; 3. Llanos del Orinoco; 4. Gran Sabana-Rupununi-Rio Branco; 5. Sabanas Costeras; 6. Sabanas Amazónicas; 7. Sabanas de la cuenca del Lago de Maracaibo; 8. Sabanas de Magdalena; 9. Chaco Oriental; 10. Chaco Central; 11. Chaco Occidental; 12. Sabanas de Iberá; 13. Sabanas peripampeanas; 14. Sabanas Mediterráneas; 15. Sabanas periforestales Andino-Patagónica; 16. Región de Miskito .

En Venezuela 20% del área total (18 millones de ha) corresponden al ecosistema sabana, de las que 15 millones forman parte de los Llanos del Orinoco, siendo la segunda gran extensión de sabanas en el continente Americano (González-Jiménez, 1979) (Fig. 1.2). Esta unidad se localiza sobre planicies Cuaternarias que unen las estribaciones de la cordillera de los Andes y el Caribe al Norte y Oeste, con los bordes del Escudo Guayanés y la Selva Amazónica al Sur (Sarmiento, 1983; 1990).

De acuerdo con la composición florística, Ramia (1967) reconoce tres tipos de sabanas en los Llanos del Orinoco (Fig. 1.3): 1. Sabana de *Trachypogon* (8.820.000); 2. Sabana de *Paspalum fasciculatum* (2.538.000 ha) y 3. Sabana de Banco-Bajío-Estero (1.730.000 ha). Estas diferencias se deben al drenaje del suelo, que está íntimamente asociado a la textura y la topografía, una vez que están bajo el mismo régimen de precipitación. Estas oscilan entre 1.000 y 2.000 mm de lluvia, distribuidos el 70-90% entre los meses de abril y octubre, presentando una marcada estacionalidad, con una acentuada estación seca de 3 a 7 meses.

Las sabanas de *Trachypogon* ocupan el 49% del total de 180.000 km² cubiertos por sabanas (Ramia, 1967). Están caracterizadas por una cobertura herbácea dominada por gramíneas de los géneros *Trachypogon* y *Axonopus*, y por un componente arbóreo que varía en su composición específica y su densidad, constituyendo varios tipos fisionómicos de Sabanas de *Trachypogon*. Uno de los tipos extremos son los pastizales de *Trachypogon*, situados en el Estado Monagas, al sureste del Estado Anzoátegui, al sur de los Estados Apure y Guárico. Están constituidos por una vegetación herbácea, con algunos árboles esparcidos de *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Byrsonima verbascifolia*, *Bowdichia virgilioides*, *Palicourea rigida*.

Un tipo peculiar de sabana enarbolada son las sabanas de médanos, situadas al sur de Estado Apure, entre los ríos Cunaviche y Sinaruco y al sur de Santa Rita en el Estado Guárico. Poseen una topografía suavemente ondulada, sobresaliendo los médanos. En las partes altas la vegetación es rala con dominancia de *Trachypogon*, mientras que las partes bajas son anegadizas y están cubiertas por *Paratheria prostrata*. Los animales pasan los meses de lluvia en los sitios altos de *Trachypogon* quemados y la estación de sequía en las partes bajas con *Paratheria* (Ramia, 1967).

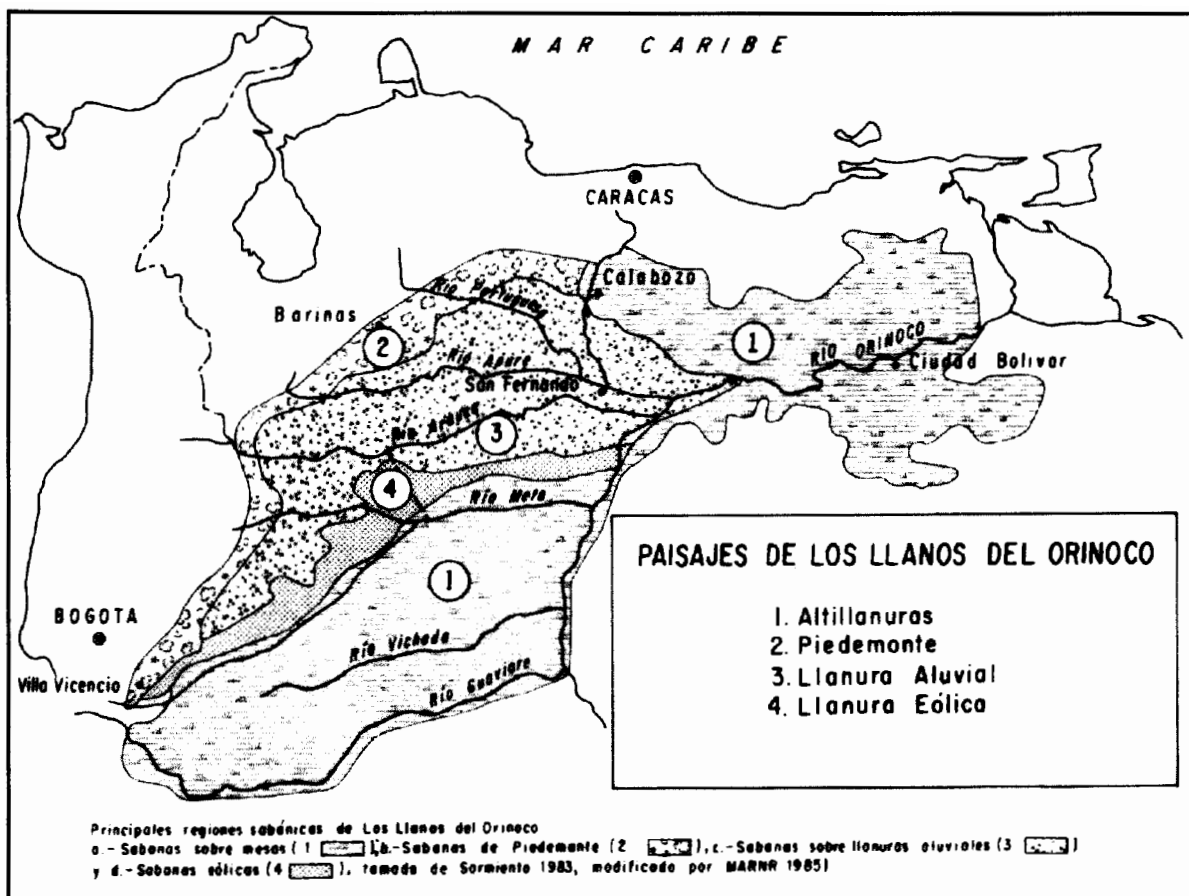


Figura 1.2: Distribución de las Sabanas del Orinoco, Venezuela y Colombia. Basado en Sarmiento (1983).

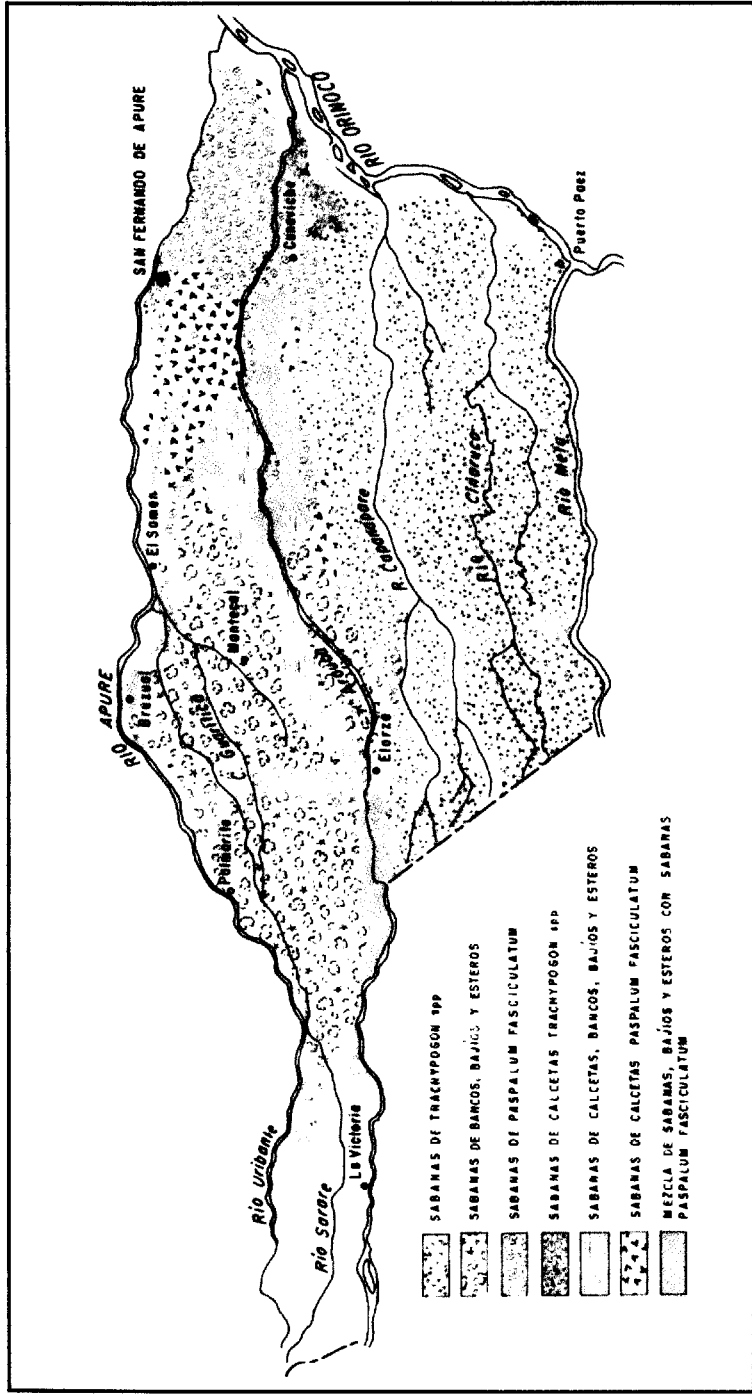


Figura 1.3: Tipos de Sabanas del Estado Apure, basado en Ramia (1967).

En el otro extremo fisionómico, se encuentran las sabanas denominadas por *Trachypogon-Curatella*, conocidas como chaparrales, que además del pastizal, poseen dos unidades fisionómicas muy peculiares: árboles de *C. americana*, *B. virgilioides*, *B. crassifolia*, *B. coccolobaefolia* y *Roupala complicata*, y árboles agrupadas en "matas" que constituyen bosques deciduos, con una diversidad y composición específica diferente a la otra unidad. (San José *et al.*, 1978). Estas sabanas están distribuidas en los Llanos de Guárico y Anzoátegui, constituyendo el 54% de las sabanas de *Trachypogon* de Venezuela (Ramia, 1967). La producción de materia orgánica está entre 400 y 600 g/m²/año de biomasa aérea y entre 120-290 g/m²/año de biomasa radical (Blydenstein, 1962; San José y Medina, 1975; San José y Medina, 1976). La presencia de un horizonte superficial, denominado litoplántico, determina suelos superficiales de baja capacidad de retención de humedad, además de restringir el crecimiento de la vegetación debido a su efecto mecánico sobre el crecimiento de las raíces. Los diversos análisis de suelos indican que son pobres en nutrientes, con saturación de bases de menos del 60%, materia orgánica alrededor de 1,4% y pH entre 5,2 y 5,6.

Las especies arbóreas de las sabanas de *Trachypogon* ocupan nichos distintos de las especies herbáceas. Estas utilizan preferentemente el recurso disponible en los horizontes superiores del suelo en cuanto que los árboles utilizan el agua acumulada en los horizontes más profundos, disminuyendo así la competencia (Sarmiento *et al.*, 1985).

Las sabanas de *Paspalum fasciculatum* abarcan casi todo el Bajo Apure (2,5 millones de ha), constituyendo una forma peculiar de estero, donde las inundaciones alcanzan niveles muy elevados, alternados con periodos de sequía. La especie dominante en este medio sólo es apetecida por el ganado cuando está muy tierna, el resto del año no es utilizada, por lo que son quemadas.

La porción sur de la zona centro occidental de Venezuela está ocupada por una gran área de sabanas inundables, clasificada por Ramia (1959) como sabanas de banco, bajo y estero. Estas, según Sarmiento (1990), corresponden a las sabanas estacionales, hiperestacionales y semiestacionales, y ocupan un área de 1.730.000 ha (Escobar y González-Jiménez, 1976). Los bajos son la porción dominante, representando más del 70% del área. Estas áreas son utilizadas principalmente para la bovinocultura de carne, con una carga animal muy baja (0,2-0,4 UA/ha). Sabanas similares a estas, en América del Sur, se encuentran en la región conocida como Pantanal en Brasil. Esta región en la

escala del mesorelieve posee pequeños desniveles que en interacción con la vegetación, resultan en tres unidades geomorfológicas conocidas regionalmente como "cordilheiras", "campo alto" y "campo baixo", que corresponden a las unidades banco, bajo y estero, respectivamente.

La producción aérea máxima de este sistema es de 775 g/m² (incluyendo las tres unidades y sus proporciones). El banco es menos productivo (7 t/ha) por tener un periodo de producción más corto. El bajo mantiene la producción por más tiempo y produce más materia verde por unidad de área comparado con el banco (8,0 t/ha). El estero es el más productivo con 9 t/ha de biomasa aérea.

Medina (1977), comparando el comportamiento fenológico de la sabana de *Trachypogon* con la sabana de banco-bajo-estero, observó que en ambos casos muchas especies florecieron durante la estación de lluvia, mientras que el florecimiento de las gramíneas es limitado. En la sabana de *Trachypogon*, durante la estación seca, no más que 5% de las especies herbáceas dicotiledóneas florecieron, mientras que en la sabana de banco 30% de las especies florecieron, incluso las gramíneas. Las especies arbóreas de las sabanas de *Trachypogon* presentan dos picos de florecimiento, el primero en el final del periodo seco y el segundo en la mitad del periodo de lluvia (Monasterio, 1968). Las hojas caen en la estación seca y desaparecen durante los primeros meses de lluvia, no acumulando materia orgánica en el suelo (Medina, 1977).

I.2._ MANEJO Y UTILIZACIÓN DE LAS SABANAS NEOTROPICALES

La utilización de las sabanas neotropicales en Brasil se inició con la explotación de minerales, principalmente oro y piedras preciosas. Más tarde, esa utilización se incrementó debido a la cría extensiva del ganado a base de pasturas naturales. Este sistema viene cambiando lentamente hacia un sistema de uso más intensivo a medida que crece la demanda por productos de origen animal y aumenta el precio de la tierra (Goedert, 1990). Las diferencias en el uso se deben a las situaciones socioeconómicas particulares de cada país. En Brasil y Venezuela se han recibido beneficios directos para el desarrollo de sus sabanas estacionales. Grandes áreas han sido incorporadas al sistema de producción a partir de la década del 70 para producción de granos. Un ejemplo de esto es Brasil, donde el arroz, la soya y el maíz producido en las sabanas representan 35%, 27% y 19% de la producción nacional. Además, estas sabanas

albergan entre 30-40% del ganado bovino (Vera, 1986). En Venezuela el desarrollo de este tipo de sabana esta relacionada con el incremento de las explotaciones de petróleo y la consecuente construcción de la red vial. Eso se tradujo en una rápida colonización e intensificación de la agricultura y la ganadería conjuntamente con subsidios auspiciados por el gobierno para esta actividad. Según Silva y Moreno (1993), a pesar de los subsidios del gobierno, no ocurrió en las sabanas de Venezuela expansión de la frontera agrícola. El principal uso de estas sabanas es la cría extensiva de ganado con bajos insumos. En las sabanas mal drenadas, se construyeron represas (embalses) para el cultivo de arroz y en Apure módulos para la ganadería. En Colombia, este proceso ha sido más lento, debido a la falta de incentivos por parte del gobierno para la construcción de infraestructuras como carreteras pavimentadas. A mediano plazo este cuadro puede cambiar debido al descubrimiento de petróleo en esta región (Thomas, 1990).

Según González-Jiménez *et al.* (1979), las sabanas de Venezuela en general se caracterizan por poseer suelos de baja fertilidad, mal drenaje interno y externo, marcada estacionalidad de la precipitación, bajo valor nutritivo de la producción forrajera, una baja utilización de los forrajes, que induce al uso de la quema como medio para permitir su renovación. Consecuentemente tienen una baja producción secundaria, en el orden de 210 kg de P.V./ha/año; eficiencia reproductiva de 0,21; tasa de extracción de 50% y producción de 21 kg/ha/año. Paladines y Leal (1979) concluyen que practicas de manejo como el uso del fuego y el control del pastoreo no son suficientes para mejorar los niveles de producción de la ganadería de carne. Vera *et al.* (1986) sugieren la introducción de algunos insumos, como la fertilización.

El Estado Apure es una de las principales regiones ganaderas del país, en 1984 había 1,78 millones de bovinos, con 14% de extracción anual. El ganado está formado 50% de sangre criollo, el restante son cruces con cebú y solamente 1,5% es cebú puro.

La capacidad de soporte de las unidades que forman las sabanas de banco, bajío y estero es variable con relación a la época del año. En la época de lluvia los bajíos y parcialmente los esteros están sometidos al pastoreo y en la seca los esteros y parcialmente los bajíos son pastoreados. Este comportamiento es agravado por la falta de cercas y el hábito del ganado llanero de pastorear en determinadas áreas o "querencias", determinando cierto sentido de propiedad en el comportamiento social de los individuos que integran el rebaño. La utilización de estas unidades por los herbívoros

ocurre en diferentes tiempos, la unidad banco es la más usada por caballos durante todo el año, los bovinos la utilizan menos y muy poco por el chigüire. Los bajíos son utilizados por bovinos, por caballos y chigüire en la misma proporción y el estero es el más utilizado por el chigüire. En general los bajíos son más utilizados en el final del período seco y los esteros al final del período húmedo, proveyendo el 50% de la dieta de los herbívoros (González-Jiménez y Escobar, 1977). Escobar y González-Jiménez (1973) estudiando la dieta de cuatro herbívoros de mayor biomasa en estas sabanas inundables (bovinos, equinos, chirrié y venado), observan competición entre estos herbívoros solamente al final del periodo de sequía, debido a la menor disponibilidad de forraje.

En general las sabanas distróficas poseen un alto potencial de producción, pero con baja concentración de proteína y otros nutrientes, limitando de esta forma la producción de los herbívoros (Chacón y Stobbs, 1976; Wilson y Minson, 1980). Esta condición puede cambiarse con el pastoreo moderado, a través del aumento de la producción de biomasa, de la densidad de las gramíneas, de la digestibilidad, y así aumenta la eficiencia del forraje.

I.3._ USO SUSTENTABLE DE LAS SABANAS HIPERESTACIONALES (BAJÍO)

Los principales elementos perturbadores en este tipo de sabanas están íntimamente relacionados con el pastoreo y el fuego. En la época seca ocurre sobrepastoreo debido a la competencia alimenticia, en la época lluviosa debido a la reducción del área pastoreable, cuando la profundidad de la lámina del agua es superior a 10 cm. El elemento perturbador relacionado con el manejo es la quema en el verano.

La sabana hiperestacional presenta una estacionalidad hídrica en la que cada ciclo anual se suceden cuatro estaciones contrastantes (Sarmiento, 1990). Entre estas estaciones, podemos considerar el periodo de producción involucrando todo el periodo de lluvia (mayo-noviembre), que dependiendo de las diferencias entre años en la pluviosidad, el ganado puede permanecer todo este periodo en esta sabana. Hay años en que la precipitación es superior al promedio, la lámina de agua en este período puede alcanzar alturas que fuerzan al ganado a abandonar estas áreas, restringiendo así la utilización de estas sabanas.

La distribución irregular en la oferta de alimento, debido a la marcada estacionalidad de estas sabanas, hace que en el período de producción ocurra una sobre oferta de forraje (80 - 90% de la biomasa aérea es producida), ya que la capacidad de carga está regulada por el periodo de sequía (menor oferta de forraje). El material no consumido por los herbívoros es quemado en el período seco, provocando pérdidas de algunos nutrientes y, además, perdiéndose la oportunidad de aumentar la producción de carne, que es muy baja (21 kg/ha/año).

Una ventaja que presenta este tipo de sabana para la producción de herbívoros en general, es extenderse por tres unidades geomorfológicas (banco, bajío y estero), que como describimos antes son utilizadas en diferentes épocas del año. Esta característica hace que se extienda el periodo de utilización, pero sabemos que la distribución y la proporción de estas unidades del paisaje no son iguales en las distintas propiedades. Como consecuencia, en los periodos extremos (de sequía y de exceso de lluvia), el ganado no encuentra la misma proporción de área de pastizal cuando es trasladado de un sitio a otro. Esto causa una situación de sobrepastoreo en las unidades utilizadas y subutilización del bajío en el periodo de producción. Intentando solucionar este problema en la producción de estas sabanas el Gobierno Venezolano construyó módulos en un área de 190.000 ha, con el objetivo de prolongar el periodo productivo. Como hemos observado en muchas propiedades este sistema ha funcionado, pero en otras, por el mal manejo de los módulos, no se lograron buenos resultados.

El mayor problema de los utilizadores de estas sabanas es establecer una carga animal sostenible en términos del mantenimiento de la actividad ganadera. En la literatura existen muchas revisiones sobre respuestas de las plantas a la herbivoría, principalmente en las sabanas paleotropicales (Jameson, 1963; McNaughton, 1984; Belsky, 1986). Según McNaughton (1979) la respuesta de la planta a la remoción de los tejidos está relacionada con diversos factores como: genética de la planta, intensidad y frecuencia de herbivoría, estadio de desarrollo cuando es cortada, parte de la planta cortada, y modificaciones de factores ambientales tales como luz, nutrientes, temperatura y agua. Muchos de estos factores están bajo el control de los herbívoros, que a través de la herbivoría pueden causar modificaciones en la planta que favorezca su propio consumo. Entre estas modificaciones ha sido reportado el aumento de la calidad nutritiva de la planta a través de la producción de nuevos vástagos (Gordon y Lindsay, 1990) y del aumento en la disponibilidad de material verde (Coppock *et al.*,

1983). La densidad de las especies palatables también puede cambiar con el pastoreo, la mayoría de los estudios señalan una disminución de estas especies con el pastoreo, pero existen algunas evidencias en que el pastoreo aumenta la densidad de las especies palatables. De acuerdo con Milchunas *et al.* (1988), esto depende del tenor de humedad y de la historia de pastoreo. En las praderas semiáridas de América del Norte, con larga historia de pastoreo, la mayor intensidad de pastoreo aumentó la densidad de las gramíneas palatables.

En general, el efecto de la herbivoría sobre la producción de las plantas es deletéreo (Ellison, 1960; Jameson, 1963). Sin embargo, en los últimos 15 años muchos trabajos demuestran que los herbívoros y las plantas pueden haber coevolucionado. Las plantas responden a la herbivoría con un aumento de su productividad aérea, aumentando así la disponibilidad de alimento para los herbívoros y aumentando su propia adaptabilidad (Westoby, 1985; 1986; McNaughton, 1986; Belsky, 1986, 1987). Hilbert *et al.* (1981), proponen tres escenarios para el efecto de la herbivoría sobre la producción de las plantas. En el primero la productividad declina con el aumento de la herbivoría. En el segundo las plantas mantienen el crecimiento hasta un cierto nivel de herbivoría (compensación), a partir de esto el crecimiento declina. En el tercero, el nivel de herbivoría de bajo a moderado aumenta la productividad primaria de la planta, es decir, la producción de la planta bajo herbivoría es superior a la planta no desfoliada (sobrecompensación) (Fig. I.4).

De acuerdo con la hipótesis de la optimización por la herbivoría formulado por McNaughton (1979), según la cual el pastoreo moderado estimula la productividad primaria neta de la fracción aérea por encima de los niveles alcanzados en ausencia de herbívoros, existe un punto en el cual el aumento en la intensidad de pastoreo (punto de inflexión de la curva) disminuiría la producción primaria neta hasta niveles menores que el de las plantas no desfoliadas. En términos de manejo esta intensidad de pastoreo podría provocar alteraciones en la estructura y funcionamiento de la sabana, tornando esta actividad no sustentable con el tiempo.

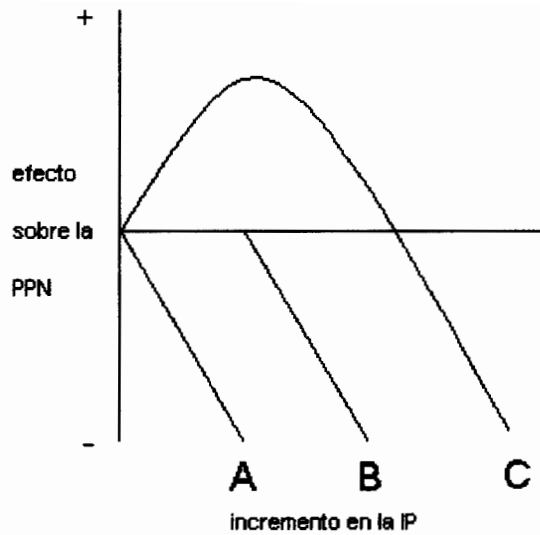


Figura I.4. Hipótesis de la respuesta a la desfoliación de acuerdo con la intensidad de pastoreo (IP), basado en Hilbert *et al.* (1981) y McNaughton (1983). Las letras significan: A_ no compensación y disminución de la producción; B_ compensación a bajos niveles de intensidad de pastoreo; C_ sobrecompensación e incremento de la aptitud a moderados niveles de herbivoría.

La principal pregunta es si las sabanas neotropicales, por presentar una corta historia de pastoreo por grandes mamíferos, presentan un crecimiento compensatorio. Según Milchunas *et al.* (1988), los mecanismos de retroalimentación entre plantas y herbívoros no están bien desarrollados en sistemas con corta historia de pastoreo, pero este modelo no se basa en el problema de la compensación, no en el efecto del pastoreo sobre la estructura de la comunidad. Uno de los pocos trabajos que trata de la compensación en la sabana hiperestacional es el de Ojasti (1978), quien evalúa el efecto del pastoreo del chigüire sobre la vegetación natural. Este autor observó que las plantas compensaron los efectos de la herbivoría a una densidad de 1,5 a 3,0 chigüires/ha. Eso significa un consumo de 3,5% de la producción primaria. Mientras que Barreto (1994), en el mismo tipo de sabana, no observó efecto compensatorio en las especies de gramíneas consumidas por los chigüires, como *Hymenachne amplexicaulis*, *Reimarochloa acuta* y *Paratheria prostrata*. Una de las explicaciones presentadas por el autor es que la relación entre los chigüires y las gramíneas de las sabanas inundadas de Venezuela es muy reciente (finales del Pleistoceno a Holoceno), comparada con la relación existente entre gramíneas y ungulados de África, que se remonta al Eoceno. Sin embargo, la relación entre gramíneas y ungulados en ecosistemas de sabana de Sur América se remonta al Período Terciario (Oligo-Mioceno), pero esta relación fue interrumpida con las masivas extinciones que tuvieron lugar en el Pleistoceno superior (Ojasti, 1990). Estas distintas opiniones sobre el mismo tema sugieren que este problema requiere más estudio.

I.4. BIBLIOGRAFÍA

- BARRETO, G. R. (1994). Herbivoría en chigüire: un estudio de campo de las relaciones planta-animal. Tesis de Maestría. Universidad Simón Bolívar.
- BELSKY, A. J. (1987). The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *Am. Nat.*, **129**: 777-783.
- BELSKY, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.*, **127**: 870-892.
- BLYNDENSTEIN, J. (1962). La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **23**: 139-206.
- COCHRANE, T. T. (1990). Diferenciación regional de los suelos en sabanas neotropicales. pp. 99-124. En: G. Sarmiento (Comp.) **Las Sabanas Americanas**. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- COPPOCK, D. L.; DETLING, J. K.; ELLIS, J. E. y DYER, M. L. (1983). Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of blacktailed prairie dogs on intraseasonal above ground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia*, **56**: 1-9.
- CHACON, E. A. y STOBBS, T. D. (1976). Influences of progressive defoliation of a grass sward on the eating behaviour of cattle. *Australian Journal of Agricultural Research* **27**: 709-727.
- ELLISON, L. (1960). Influence of grazing on plant succession of rangeland. *Botanical Review*, **26**: 1-78.
- ESCOBAR, A. y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1973). Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del llano inundable, con referencia al chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Agron. Trop.* **3**: 53-70.
- ESCOBAR, A. y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1976). Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del Llano Inundable con especial al chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Rev. Agronomía Tropical XXVI* (3): 215-227. Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Natur.*, **27**: 477-524.
- GOEDERT, W. (1990). Estrategias de manejo de las sabanas. pp. 191-218. En: G. Sarmiento (Comp.) *Las Sabanas Americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1977). Digestive physiology and feeding of capybaras. pp. 163-177. En: M. Rechdigl (ed.). *Handbook Series in Nutrition and Food*. CRC Press, Boca Ratón.

- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1979). Primary and secondary productivity in flooded savannas. En: *Tropical grazing land ecosystems*. Paris, UNESCO/UNEP/FAO, pp. 620-625.
- GORDON, I. J. y LINDSAY, W. K. (1990). Could mammalian herbivores "manage" their resources? *Oikos* **59**: 270-280.
- HILBERT, D. W.; SWIFT, D. M.; DETLING, J. K. y DYER, M. I. (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* **51**: 14-18.
- HUNTLEY, B. J. y WALKER, B. H. (1983). Conclusion: Characteristic features of tropical savanna. En: Huntley, B. J. and Walker, B. H. (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42: Springer-Verlag, Berlin. pp. 657-660.
- JAMESON, D. A. (1963). Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* **29** (4): 532-594.
- JOHNSON, R. W. y TOTHILL, J. C. (1985). Definition and broad geographic outline of savanna lands. En: *Ecology and Management of the World's Savannas* (Eds. J. C. Tothill and J. J. Mott). Australian Academy of Science, Canberra, Australia: 1.
- McNAUGHTON, S. J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* **113**: 691-703.
- McNAUGHTON, S. J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *Am. Nat.* **128**: 863-886.
- McNAUGHTON, S. J. (1986). On plants and herbivores. *Am. Nat.* **128**: 765-770.
- MEDINA, E.; MENDOZA, A. y MONTES, R. (1977). Balance nutricional y producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon* de Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* **33**: 101-120.
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. y LAUENROTH, W. K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* **132**: 87-105.
- MONASTERIO, M. y SARMIENTO, G. (1968). Análisis ecológico y fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* **33**: 101-120.
- OJASTI, J. (1978). The relation between population and production of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Tesis Doctoral. University of Georgia, Athens.
- OJASTI, J. (1990). Las comunidades de mamíferos en sabanas neotropicales. pp. 259-293. En: G. Sarmiento (Comp.) *Las Sabanas Americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.

- PALADINES, O. y LEAL, J. A. (1979). Manejo y productividad de las praderas en los Llanos Orientales de Colombia. En: *Producción de Pastos en Suelos Ácidos de los Trópicos* (Eds. P. A. Sánchez y L. E. Tergas). CIAT, Cali, Colombia: 331.
- RAMIA, M. (1959). *Las sabanas de Apure*. Caracas, Ministerio de Agricultura y Cría. 134p.
- RAMIA, M. (1967). Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Natur.* **27** (112): 264-288.
- RUESS, R. W.; McNAUGHTON, S. J. y COUGHENOUR, M. B. (1983). The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an east African sedge. *Oecologia*, **59**: 253 - 261.
- SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. (1975). Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. pp. 151-164, En: F. B. Golley y E. Medina (Eds.). *Tropical Ecological Systems*. Springer Verlag, New York.
- SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. (1976). Organic matter production in the *Trachypogon* savanna at Calabozo, Venezuela. *Tropical Ecology*, **17** (2): 113-123.
- SARMIENTO, G. (1983). The savannas of Tropical America. En: F. Bourliere (ed.). *Ecosystems of the world. Tropical Savannas*, pp. 245-288. Elsevier, Amsterdam.
- SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G. y MEINZER, F. (1985). Adaptive strategies of woody species in Neotropical savannas. *Biological Reviews*, **60**: 315-355.
- SARMIENTO, G. (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. pp. 15-56. En: G. Sarmiento (Comp.) *Las Sabanas Americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SILVA, J. F. y MORENO, A. (1993). Land use in Venezuela. pp.239-256. En: M. D. Young y O. T. Solbrig (Comp.) **The world's savannas**. Man and the Biosphere series.
- THOMAS, D.; VERA, R. R.; LASCANO, C. y FISCHER, M. J. (1990). Uso y mejoramiento de pasturas en las sabanas neotropicales. pp. 141-162. En: G. Sarmiento (Comp.) *Las Sabanas Americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- VERA, R. R. y TERGAS, L. E. (1986). Development of improved grazing systems in the savanna of tropical America. *Proceedings of the II International Rangeland Congress*, Adelaide, Australia: 107.
- WESTOBY, M. (1985). Does heavy grazing usually improve the food resource for grazers? *Am. Nat.*, **126**: 870-871.
- WESTOBY, M. (1986). Mechanisms influencing grazing success for livestock and wild herbivores. *Am. Nat.*, **128**: 940-941.

WILSON, J. R. y MINSON, D. J. (1980). Prospects for improving the digestibility and intake of tropical grasses. *Tropical Grasslands*, **14**: 253-259.

COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN

CAPITULO II

PRODUCCIÓN AÉREA Y CALIDAD DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES PRESIONES DE CORTES Y FERTILIZACIÓN

II.1._ INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

La pronunciada estacionalidad en la producción primaria aérea de las sabanas en el estado Apure tiene como causa principal los períodos de sequía (diciembre - abril) y de lluvia (mayo - noviembre), que determinan una oferta irregular de forraje durante el año. La época principal de deficiencia de forraje se produce al final del período de sequía y al comienzo del lluvioso, cuando la mayor parte de la biomasa aérea de las sabanas de banco y bajo están secas ó comienzan a producir retoños, y cuando el estero está sobrepastoreado. Otro período crítico ocurre al final del período de lluvia, cuando los esteros y bajos están totalmente anegados, de modo que los bovinos solamente pueden comer en las áreas de banco y las áreas menos anegadas del bajo (Sarmiento y Monasterio, 1975).

Otro factor de gran importancia para el manejo de las sabanas es la rápida pérdida de la calidad del forraje (proteína y digestibilidad), restringiendo el período de aprovechamiento de las mismas. Sin embargo, las especies de estas sabanas presentan una gran diversidad de estrategias fenológicas para adecuar los ritmos vegetativos y reproductivos a la distribución espacial de los recursos, limitados en cada ciclo de vegetación (Sarmiento, 1978), permitiendo así una extensión del período en la que los forrajes presentan condiciones óptimas de herbivoría (> 7 % de Proteína Bruta).

Morales y Berroterán (1991) estudiando el crecimiento de *Axonopus purpusii*, en las sabanas de los Altos Llanos Venezolanos, obtuvieron valores de PB superiores al 7%

en los primeros 90 días de la estación de crecimiento en suelos profundos y, en 30 días en suelos poco profundos, presentando un segundo período de crecimiento después de la floración y fructificación, con persistencia de la biomasa verde hasta el inicio de la época seca, característica esta favorable para el consumo animal. González-Jiménez (1977), estudiando la misma especie en Mantecal, no obtuvo valores superiores al 7% en ninguna época del año. Sin embargo, las sabanas de bajío y estero, compuestas básicamente por *Leersia hexandra* y *Hymenachne amplexicaulis*, presentan altos valores de PB (en la mayoría de los meses >7%), comprobando que los forrajes de sitios húmedos son más ricos en tenores de proteína (González-Jiménez, 1979). Estas especies fueron las más consumidas por bovinos, conjuntamente con *Panicum laxum*, *Sporobolus indicus*, *Panicum dichotomiflorum* y *Axonopus sp.*, sumando 80,79 % de la dieta en diciembre de 1972 (salida de las aguas) (Escobar y González-Jiménez, 1976).

Tejos *et al.* (1990), evaluando los cambios en la relación suelo-animal en sabanas con y sin módulos en la región de Mantecal y El Rosero, observó una producción de 2 a 3 ton/ha en área de bajío en la sabana control. El contenido promedio de nutrientes en el período de lluvia cambió del 7,5% al 11,8% de proteína bruta, 0,24 hasta 0,38% de Ca y 0,8 a 0,25% en P. En la estación seca los niveles disminuyeron hasta 5,2% de proteína, 0,18 de Ca y 0,15 de P. Estas sabanas pueden mantener potencialmente 0,43 hasta 0,67 UA/ha, pero el forraje es deficiente en proteína, Ca y P, durante la estación de sequía. Considerando la información anterior, la producción secundaria de estas sabanas es muy baja manteniendo de una producción de carne del orden de 21 kg/ha/año (Escobar y González-Jiménez, 1976), dado que la capacidad de carga animal está determinada por el período de más baja oferta de forraje (época de sequía). En la época de producción ocurre un exceso de forraje, por lo que el material no consumido generalmente es quemado al final del período de sequía.

González-Jiménez y Escobar (1977), obtuvieron valores similares a los de Tejos (1984) para *Axonopus purpusii* y *Leersia hexandra* o sea 0,15% de P; 0,4% de K; 0,16% de Ca y 0,17% de Mg, estos valores corresponden al pico de la estación de producción, que son los más altos. Los valores mínimos se obtuvieron en enero.

Estudios de animales con fístulas, en sabanas estacionales de Brasil y Colombia (Thomas *et al.*, 1990), sugieren que en las sabanas quemadas la energía puede tener mayor significación en la producción animal que el contenido de proteína, una vez que los animales sin restricción en la disponibilidad de alimento, seleccionan su dieta.

Las sabanas hiperestacionales y de esteros son relativamente más productivas que las estacionales, aún cuando presentan un período seco acentuado. El Gobierno Venezolano construyó módulos en estas áreas con la finalidad de controlar las inundaciones y represar el agua para el período seco, con el objetivo de mejorar la producción de las pasturas naturales para la ganadería extensiva de bovinos. Esta práctica de manejo, conjuntamente con el uso del fuego, constituyen los principales factores de control ambiental en estas sabanas.

Pocos estudios fueron realizados para evaluar el efecto de los módulos sobre la vegetación y el suelo en las sabanas hiper y semiestacionales (Ramia, 1972; García-Bastos, 1972; Ramia, 1974; Bulla *et al.*, 1980; López-Hernández, 1994). En general, la construcción de los módulos cambió la composición botánica de las sabanas (Ramia, 1972) y la biomasa de la vegetación se duplicó (López-Hernández, 1994).

Una de las propuestas para aumentar la producción de carne sería mejorar el aprovechamiento de los forrajes en la época de mayor producción y calidad. Esto puede ser implementado aumentando la capacidad de carga en la época favorable (*status* hídrico favorable). Este procedimiento evita el uso del fuego, con una ganancia positiva en el balance de nutrientes.

La producción aérea primaria de las sabanas hiperestacionales puede oscilar de 500 hasta 900 g/m², (Escobar y González-Jiménez, 1975). Estas permite una capacidad de carga de hasta 1 UA/ha, en el período de crecimiento activo de la vegetación, tomando en cuenta un consumo anual del 50% de la biomasa aérea y basado en el 50% de Nutrientes Digestibles Totales (Sarmiento y Monasterio, 1975). Otras sabanas, como las del sur de la India, poseen productividad primaria aérea (PPNA) similar, con 710 g/m² (Devidas y Puyravaud, 1995) y un consumo de 64% de la producción aérea. En el pastizal de La Pampa, Argentina (Wysiecky, 1993), la PPNA fue de 561, 508 y 161 g/m²

en 1982, 1983 y 1984, respectivamente y en la Pampa húmeda (Sala *et al.*, 1981) fue encontrada en 1975, 532 g/m², que corresponde a 1,46 g/m²/día. En las sabanas del Parque Nacional de Nairobi, Kenya, África, Deshmukh (1986) encontró 651 g/m² para el periodo de lluvia de marzo-abril y 420 g/m² para el segundo periodo de lluvia de octubre-diciembre, totalizando 1.071 g/m², valor este superior a las sabanas hiperestacionales de Venezuela. En esta sabana el consumo fue estimado en 4% de la producción primaria anual.

La herbivoría es una de las mayores fuerzas que determina la productividad de las sabanas y este efecto puede ser benéfico o deletéreo (McNaughton, 1979). Respuestas positivas a la remoción de los tejidos de las plantas por el pastoreo son conocidas como crecimiento compensatorio: el pastoreo estimula la tasa de crecimiento relativo (TCR) de las plantas desfoliadas, dándose que las pérdidas de tejido pueden ser parcialmente, totalmente o sobre compensadas (Oesterheld y McNaughton, 1991a).

Según McNaughton (1979), el pastoreo moderado estimula la productividad primaria aérea más allá de los niveles alcanzados sin herbivoría. Cuando la intensidad del pastoreo es baja la diversidad también es baja, por las pocas especies dominantes, entonces la diversidad es alta con intensidad de pastoreo moderado, debido al mosaico de las formas de crecimiento. Con el incremento del pastoreo la diversidad disminuye porque las especies bajas son dominantes en la comunidad (Milchunas *et al.*, 1988).

La respuesta compensatoria en las sabanas africanas fue estudiada por diversos investigadores bajo diferentes aspectos. Generalmente, la producción de la biomasa aérea de las gramíneas puede ser estimulada por el pastoreo; mientras que, la respuesta de las gramíneas a la desfoliación puede cambiar mucho con la compleja interacción de los factores ecológicos (Georgiadis *et al.*, 1989).

La disponibilidad de nutrientes es uno de los factores asociados a la respuesta de la planta a la desfoliación (Coughenour *et al.*, 1985; McNaughton y Chapin III, 1985). En condiciones de deficiencia de P y N, las gramíneas no presentan crecimiento compensatorio, por lo tanto, no tienen recursos para aumentar la productividad en respuesta al pastoreo. Mientras que, la acción del pastoreo en suelos pobres puede

aumentar la diferencia en la tasa de ciclado de nutrientes entre los ecosistemas de diferentes fertilidades (Chapin III y McNaughton, 1989).

La respuesta de las gramíneas nativas a la fertilización han sido poco estudiadas. Hasta ahora no se conoce si las respuestas de las especies nativas son las mismas que las de las especies introducidas. En sabanas de Carimagua fertilizadas con nitrógeno, en suelos arcilloso y arenoso, se obtuvieron respuestas en suelos arenosos solamente cuando recibían aplicaciones de P y K y con suelos arcillosos solamente con la aplicación de Ca. Las producciones fueron el doble en comparación con la sabana no fertilizada, pero 20% inferior a la tasa de crecimiento de las gramíneas africanas *Andropogon gayanus* y *Brachiaria sp.* (Fischer *et al.*, 1992). Igualmente García-Miragaya *et al.* (1983) en una sabana de *Trachypogon plumosus* y *Axonopus canescens* obtuvieron producciones significativamente superiores con la adición de N, P y K, pero los resultados indican una baja capacidad de utilización de los nutrientes por estas gramíneas. Bilbao y Medina (1990), comparando la respuesta a la fertilización NPK de las especies *Andropogon gayanus* y *Paspalum plicatulum*, verificaron que la gramínea africana es mas eficiente en la extracción de nitrógeno de un suelo pobre y tiene una mejor respuesta a la fertilización NPK que la gramínea nativa.

Medina *et al.* (1977), encontraron que la fertilización en la sabana de *Trachypogon* aumenta significativamente la concentración de N, P y K en la biomasa aérea, pero su producción sólo aumenta en el caso de los pastizales quemados y fertilizados con nitrógeno. San José y García-Miragaya (1978), encontraron que en una sabana de *Trachypogon-Curatella* la adición de N, P y K determinó un aumento significativo en su biomasa de hasta 1,65 veces. En las sabanas del Parque Nacional de Serengeti, África (Banyikwa, 1988), la fertilización nitrogenada aumentó la producción en 168% en una sabana pastoreada. Ruess *et al.* (1983), en Serengeti, concluyen que el nitrógeno frecuentemente limita la producción primaria de los ecosistemas terrestres, y la alta movilidad del nitrato y la volatilización del amonio generan pérdidas irreversibles de nitrógeno.

En sabanas hiperestacionales se dispone de poca información sobre las respuestas a la fertilización. Tejos (1979; 1982) estudió este tipo de pastizal y encontró

respuestas favorables y significativas a la aplicación de fertilizantes, se produjeron 5.922 kg MS/ha/año para el tratamiento testigo; 8.787 kg MS/ha/año para el de 100 kg N y 50 kg P₂O₅/ha/año; y 11.430 kg MS/ha/año para el de 100 kg N, 50 kg de P₂O₅, 150 kg K₂O y 100 kg S/ha, superando el testigo en 62% y 111%, respectivamente.

La deficiencia de agua en el suelo afecta la tasa de crecimiento de plantas sometidas a la defoliación. Las gramíneas bajo corte presentan mayor potencial hídrico que las no cortadas en las mismas condiciones, lo cual indica que el pastoreo conserva el agua en el suelo, una vez que menos lluvia es interceptada por los follajes de las gramíneas pastoreadas y menos agua se pierde por transpiración reduciendo la cantidad de lluvia necesaria para soportar el crecimiento de las mismas (Georgiadis *et al.*, 1985; Simoes y Baruch, 1991).

La productividad de las pasturas está íntimamente relacionada con la disponibilidad del agua, como demostraron San José y Medina (1976), en experimentos de irrigación en el periodo seco (diciembre-marzo) en las sabanas de *Trachypogon*, donde la biomasa aérea viva se duplicó en este periodo. Mientras que comparando la eficiencia en el uso de la agua de estas sabanas con las sabanas de África, las sabanas de *Trachypogon* son menos eficientes debido a la mayor pobreza de nutrientes de estos suelos. El exceso de agua en determinados periodos, inundaciones periódicas, puede revertir parcialmente el efecto del pastoreo sobre la composición florística de las pasturas, mejorándolas del punto de vista forrajero (Chaneton *et al.*, 1988). Oosterheld y McNaughton (1991b), estudiando los efectos interactivos de la inundación y pastoreo en gramíneas en Serengeti, observaron que las gramíneas que están bajo influencia de ambos disturbios crecieron menos que cuando los dos factores actuaron individualmente. Las especies tolerantes a la inundación crecieron más y dispusieron más recursos en los tallos, así toleran menos pastoreo que aquellas especies sensibles a la inundación.

Entre los factores relacionados con las respuestas de las gramíneas a la defoliación, la historia evolutiva de las mismas parece ser responsable de muchas respuestas frente a la defoliación. Así, gramíneas sometidas a una fuerte presión de

pastoreo por un largo período, presentan hábito prostrado (Detling y Painter, 1983; Painter *et al.*, 1993).

Simoes y Baruch (1991) compararon el efecto de la defoliación y del estrés provocado por la falta de agua en *Hyparrhenia rufa* y *Trachypogon plumosus*. Estas gramíneas reaccionaron de manera distinta ya que *H. rufa* presentó un crecimiento compensatorio. Los autores atribuyen este fenómeno al posible proceso de coevolución entre esta gramínea africana y grandes mamíferos herbívoros en las sabanas africanas.

En las sabanas Neotropicales son escasas las informaciones sobre las respuestas de las gramíneas sometidas a diferentes intensidades de pastoreo. Existen evidencias de que las gramíneas de las sabanas estacionales no soportan defoliaciones frecuentes, por tener una corta historia evolutiva (Sarmiento, 1992); sin embargo, la relación entre gramíneas y ungulados en América del Sur se remonta al Terciario (Oligo-Mioceno) (Webb, 1978 citado por Barreto, 1994).

Uno de los pocos estudios que evalúa el efecto de los herbívoros sobre la vegetación natural es el de Ojasti (1978). Este utilizó chigüires (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en sabanas. Determinó densidades óptimas entre 1,5-3,0 chigüire/ha, lo que significa un consumo del 3,5% de la producción primaria en sabanas. Las plantas compensaron los efectos de la herbivoría a esta densidad. Otro estudio sobre el tema fue desarrollado por Barreto (1994), el cual no observó efecto compensatorio en las especies de gramíneas consumidas por los chigüires, como *Hymenachne amplexicaulis*, *Reimarochloa acuta* y *Paratheria prostrata*.

Simoes y Baruch (1991) y Berroterán (1994), estudiando la respuesta de *Trachypogon plumosus* a la defoliación en una sabana estacional, observaron que la biomasa aérea y la tasa de crecimiento no estuvieron influenciadas por este factor, es decir, no hubo crecimiento compensatorio. Raventós (1991), estudiando la competencia entre tres gramíneas en sabana estacional, constató que la defoliación estimuló el crecimiento de *Leptocoryphium lanatum*, bajo competencia con otras gramíneas.

Analizando la diferencia de comportamiento frente a la defoliación entre *T. plumosus* y *L. lanatum*, podemos decir, que la forma de crecimiento es distinta. *T. plumosus* es una especie que pertenece al grupo 1A según la clasificación de Sarmiento (1978), o sea, son plantas perennes con una fase anual de semi-reposo de floración tardía. Esto determina un período de producción de vástagos más cortos que *L. lanatum*, que pertenece al grupo 1B, es decir, perennes de floración precoz con período vegetativo más largo.

En las sabanas africanas, los principales factores ecológicos que determinan el crecimiento relativo de las plantas son: la disponibilidad de agua, de nitrógeno y la frecuencia e intensidad de la defoliación (Georgiadis *et al.*, 1989). En las sabanas estacionales de Venezuela, la disponibilidad de agua en el suelo controla el desarrollo del área foliar de las gramíneas (San José y Medina, 1975). Esto ocurre cuando se mantiene la humedad en el suelo provocada por la prolongación de la época de lluvia, observándose un aumento en la producción de las pasturas (San José y Medina, 1976).

Las sabanas hiperestacionales, manejadas con módulos, presentan un gran potencial para ser utilizadas por los herbívoros. El estudio de la capacidad de soporte de las mismas puede contribuir al aumento de la producción agropecuaria, bajo un uso sustentable.

El objetivo general es:

Estudiar el comportamiento productivo de una sabana hiperestacional bajo diferentes intensidades de corte, y con fertilización NPK+S.

Los objetivos específicos del presente trabajo son:

- 1) Evaluar la productividad aérea de una sabana hiperestacional relacionando diferentes intensidades de corte, con la disponibilidad de nitrógeno mineral y con los cambios en la humedad del suelo durante el periodo de producción;
- 2) Estudiar la productividad aérea de las principales especies forrajeras con relación a diferentes intensidades de corte, con la disponibilidad de nitrógeno mineral y con los cambios en la humedad del suelo durante el periodo de producción;

- 3) Analizar el comportamiento del contenido de nitrógeno y proteínas de las principales especies de gramíneas bajo diferentes intensidades de corte durante el período de producción;
- 4) Evaluar el comportamiento productivo de la sabana hiperestacional bajo una alta intensidad de corte cuando se fertiliza con NPK+S.

Para este trabajo fueron planteadas las siguientes hipótesis:

- H1: Las sabanas hiperestacionales están sub-utilizadas en el periodo de máxima producción.
- H2: Las plantas nativas están adaptadas al pastoreo o corte y son capaces de compensar las consecuentes pérdidas de tejidos.
- H3: Los contenidos de proteína de las principales gramíneas de la sabana hiperestacional aumentan con la frecuencia del corte y fertilización NPK+S.
- H4: Los contenidos de N-mineral y humedad del suelo explican gran parte de la producción primaria de la sabana hiperestacional.

II.2._ MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1. Descripción del área

El área de estudio está ubicada en el Hato El Frío (7° 45 Lat. N, 68° 55 Long. W), situado en los Llanos Inundables, región del Alto Apure, entre los pueblos de El Samán y Mantecal, con un área de 80.000 ha (Figura II.1).

El relieve es plano con una pendiente mínima en sentido Este de 0,02%. Los datos de precipitación de la Figura II.2 se refieren a una serie de 27 años (1969-1996) de la estación Samán de Apure (20 km al este del área de estudio), y durante los años de 1996 y 1997 de la misma estación. En la Figura II.3 tenemos datos promedios de los años 1969-1996 y el promedio anual de esta serie. El clima es marcadamente estacional con un período de lluvias entre los meses de mayo y octubre, siendo este período responsable por el 90 % de la precipitación anual y un período de estrés hídrico extremo entre enero y abril. La precipitación promedio es de 1.465,7 mm, en el año 1996 este valor estuvo muy por encima del promedio, 1.826 mm, ocasionando inundación en toda el área de bajío - estero, incluso de banco, por un período de aproximadamente 45 días, llegando a más de 1 m de altura. En 1997 la precipitación fue inferior al promedio, 1.348,4 mm.

El clima es caliente con una temperatura promedio de 27 °C. La amplitud promedio diaria es de 9,5 °C.

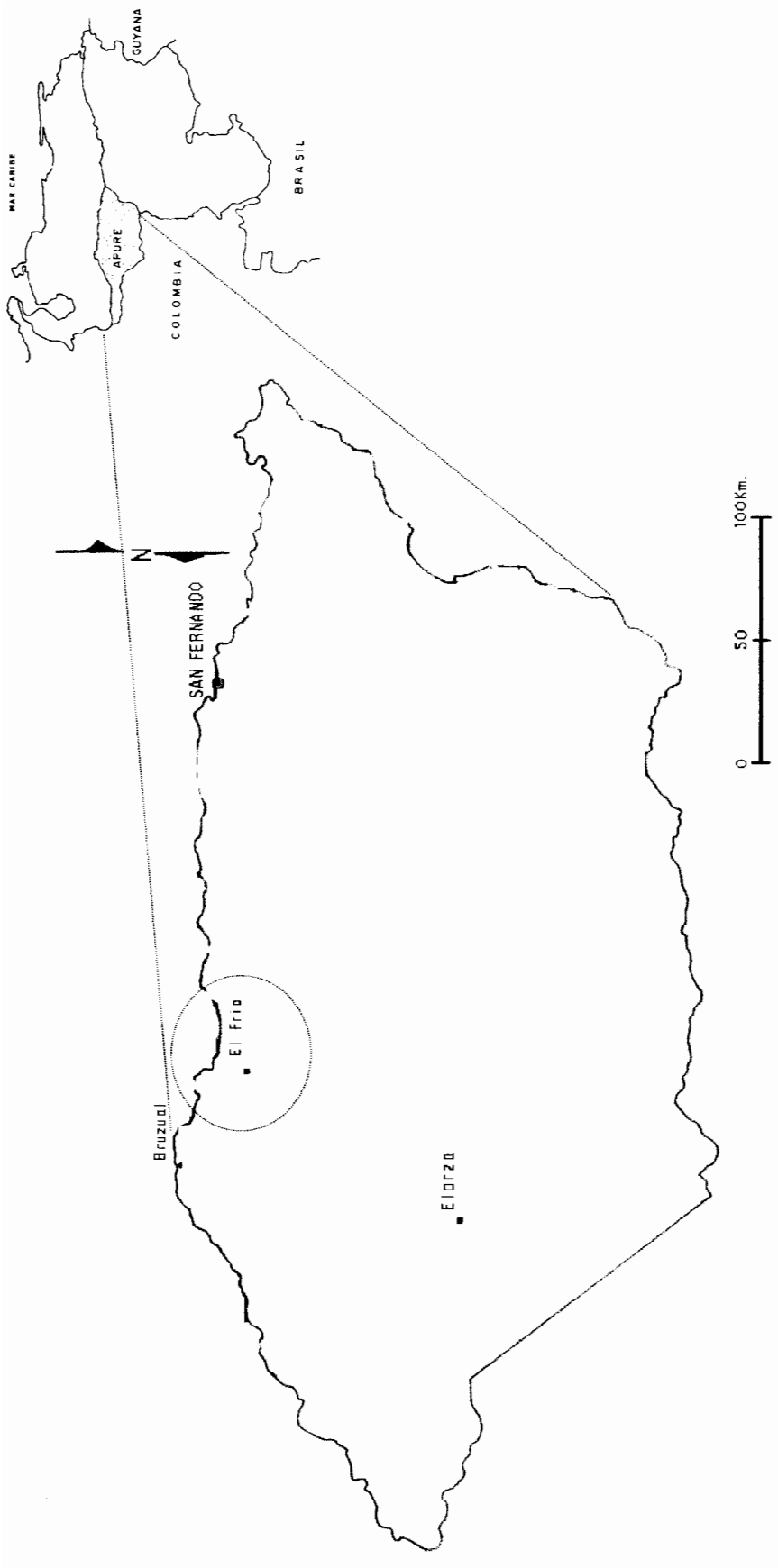


Figura II.1: Localización del área de estudio, Hato El Frío, Estado Apure - Venezuela.

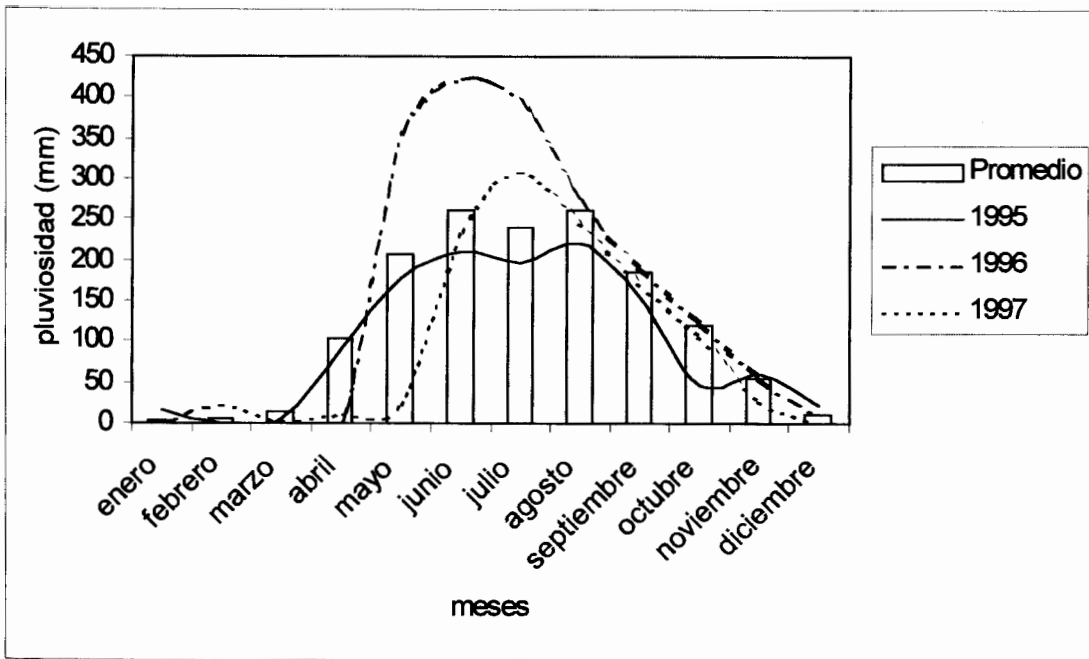


Figura II.2: Pluviosidad del área de estudio mostrando el promedio de una serie de 27 años (1969-1996), así como de los años de esta tesis. Datos de la Estación Samán de Apure.

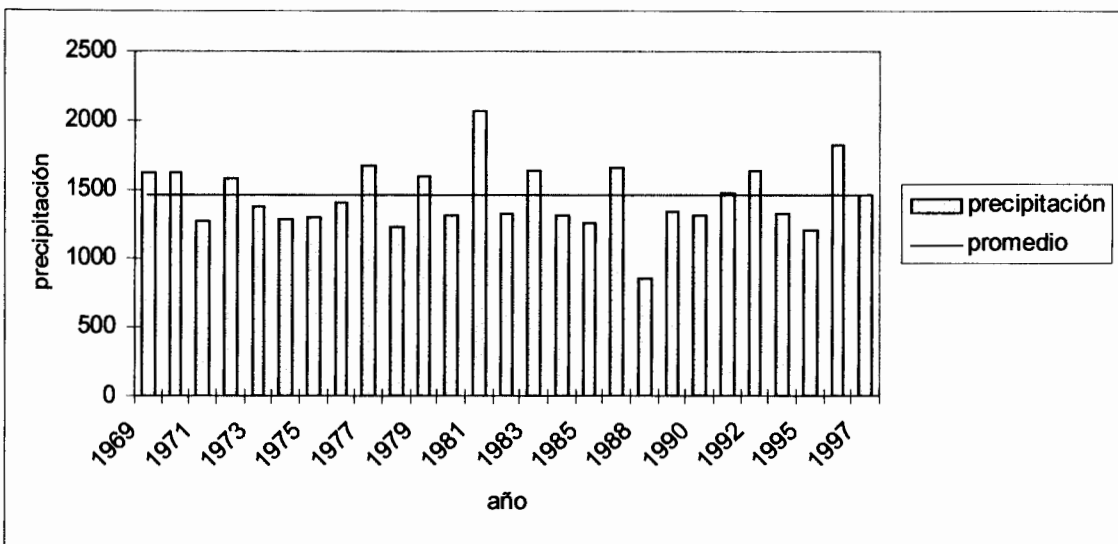
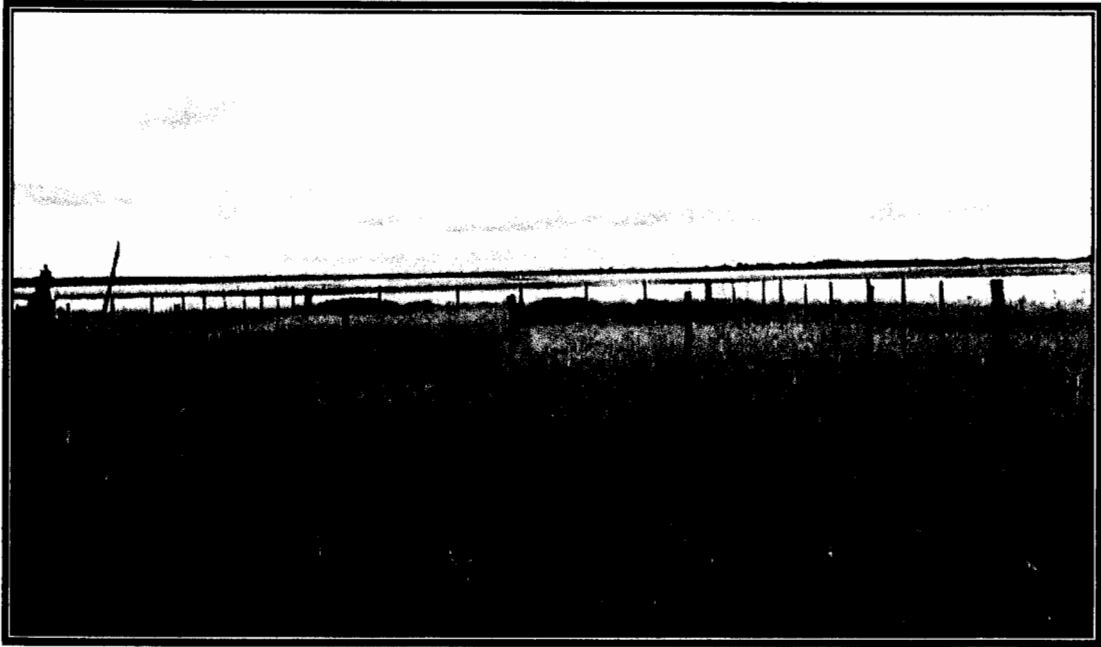


Figura II.3: Pluviosidad del área de estudio mostrando los valores anuales y el promedio de una serie de 27 años (1969-1996).

En estas sabanas se pueden separar topográfica, edáfica y florísticamente tres unidades: la parte alta y no inundable conocida localmente como "banco", la parte baja inundable "estero" y un área intermedia llamada "bajío" (Tejos *et al.*, 1990). Los bajíos constituyen entre 60-70 % del área (Fergusson-Laguna, 1984).

Los bajíos son áreas planas con una leve pendiente en dirección a los esteros. Se inundan en los meses de lluvia de forma superficial, de 10-40 cm, y discontinua perdiendo agua rápidamente al cesar las lluvias (Fig. II.4). El substrato está formado principalmente por arcilla ferruginosa del Cuaternario Medio, en donde predomina la caolinita (Fergusson-Laguna, 1984). Su contenido de nutrientes y materia orgánica es mayor, y la fertilidad más elevada que las áreas de banco. Estos suelos son clasificados como Vertic Tropaqualfs y Udorthentic Pellusterts (Bulla *et al.*, 1980). En la Tabla II.1 se presentan los análisis físico-químicos del suelo en el área de estudio.



a)



b)

Figura II.4: Imagenes de las parcelas en un bajío durante la época lluviosa a) 1996, b) 1997, Hato El Frío, Edo. Apure.

Tabla II.1: Análisis fisico-química de los suelos del área de estudio, Hato El Frío, Edo. Apure.

Prof. Horizonte	Granulometría		Retención de Humedad		pH	Bases Cambiables													
	arena	arcilla limo	Clase Textural	1/3 Atm.		15 Atms.	KCL	Carbono Orgánico %	Materia Orgánica %	Nitrógeno Total %	Relación C/N	Fósforo ppm	C.I.C. meq/100g	Calcio meq/100g	Magnesio meq/100g	Sodio meq/100g	Potasio meq/100g	Saturación Bases %	
0-12	60	6	34	Fa	12,61	5,08	4,8	3,66	1,91	3,29	0,11	17,36	20	3,41	0,43	0,23	0,05	0,27	28,74
12-27	66	10	24	Fa	12,14	5,19	4,73	3,64	0,83	1,43	0,05	16,6	18	1,89	0,29	0,14	0,06	0,07	29,63
27-41	44	20	36	F	20,29	10,68	5,29	3,49	0,54	0,94	0,05	10,8	12	5,68	0,00*	0,11	0,09	0,19	6,86*
41-48	46	26	28	F	21,54	11,83	5,63	3,46	0,54	0,94	0,05	10,8	12	6,81	0,28	0,22	0,09	0,16	11,01
48-65	40	30	30	FA	23,29	14,86	6,00	3,44	0,54	0,94	0,05	10,8	8	8,71	0,65	0,93	0,09	0,15	20,89
65-120	46	30	24	FAa	21,74	14,35	7,28	4,84	0,20	0,35	0,04	5,00*	12	11,36	0,24	3,6	0,09	0,12	35,65

* Datos no confiables

Los bajíos están caracterizados también por poseer una serie de pequeños montículos planos de 10-20 cm de alto, separados entre sí por zonas más bajas, producidos por la acción de las oligoquetas (lombrices de tierra). Durante el período de lluvia el tope de estas elevaciones no se inunda, determinando así una composición florística diferente entre el tope de las elevaciones y las partes más bajas (Bulla *et al.*, 1980).

Según Ramia (1974), se distinguen tres tipos fisionómicos y florísticos de bajíos: 1)_ bajío alto, 2)_ bajío mediano, 3)_ bajío bajo. Las diferencias fisionómico-florísticas se deben a la influencia de la mesa de agua, la cual estaría determinada por: 1)_ diferencia de altura del bajío con el borde del estero más cercano, 2)_ distancia del bajío al estero, 3)_ profundidad de inundación del estero en cuestión. Los ríos y las lagunas tienen el mismo efecto de los esteros.

La composición florística puede cambiar según la microtopografía, las partes más elevadas que se inundan parcialmente y durante períodos muy breves o, a veces, no llegan a inundarse, y las comunidades de las partes más bajas (depresiones y charcos). En la primera, aparece una comunidad denominada **Spilantho-Paspaletum orbiculati**, debido fundamentalmente a las especies hemcriptofíticas, tales como: *Paspalum orbiculatum*, *Panicum laxum*, *Luziola pittieri*, *Spilanthus uliginosa*, *Eragrostis acutiflora* y por algunas especies terofíticas (anuales) como *Cyperus flavescens*, *Fimbristylis dichotoma*, *F. miliacea*, *Sacciolepis myurus*. Las comunidades de las partes más bajas (depresiones y charcos), mantienen la inundación por un cierto tiempo, pero la constancia del agua y la profundidad no permiten la instalación de comunidades de estero. Estas están ocupadas por la asociación **Sagittario-Marsilietum deflexae**, integrada por hidrófitas enraizadas de hojas flotantes en la superficie del agua (Castroviejo y López, 1985).

El Hato El Frío está dedicado a la cría de ganado de manera extensiva, basado en la utilización de pasturas naturales, en un área con módulos y otra sin módulos. Posee 38.000 cabezas de ganado, con una densidad de 0,25-0,5 UA/ha, 6.000 caballos y una fauna nativa de herbívoros estimada en 27.000 chigüires, 5.000 venados (Ramia, 1972; Herrera, 1992).

II.2.2. Métodos

El experimento se inició en noviembre de 1995, con una duración de 2 años. Se realizaron estudios sobre el comportamiento productivo de una sabana hiperestacional bajo diferentes frecuencias de corte.

Los muestreos fueron realizados en áreas de bajíos alto durante el periodo de producción, o sea desde el inicio de las lluvias, cuando la vegetación alcanzaba una altura superior a 10 cm, hasta el final del periodo lluvioso. En el año 1996 este periodo fue de 255 días y en 1997 de 225 días.

Las pasturas en esta área estaban sometidas a una carga animal de 0,4 UA/ha durante el periodo experimental. El experimento se hizo en parcelas de 5x10 m, con 4 repeticiones distribuidas en bloques, totalmente al azar, dentro de los siguientes tratamientos (Fig. II.5):

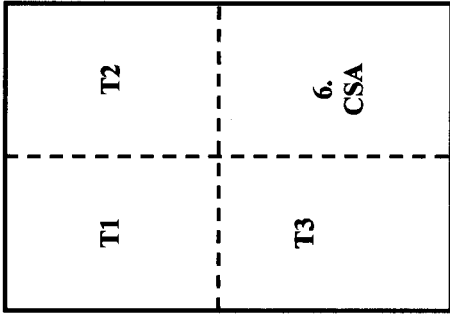
1. T1 Corte cada 4 semanas;
2. T2 Corte cada 8 semanas;
3. T3 Corte cada 12 semanas (solamente en el año 1996);
4. T4 Corte cada 4 semanas con fertilizante (solamente en el año 1997);
5. Control con animal - carga actual (0,4 UA/ha);
6. Control sin animal - exclusión.

Los parámetros evaluados fueron:

- biomasa aérea verde, biomasa aérea seca y total disponible;
- biomasa aérea verde, seca y total disponible de las principales gramíneas (*Paspalum chafanjonii*, *Panicum laxum*, *Axonopus purpusii* y *Leersia hexandra*);
- biomasa residual (es decir la que queda por debajo de 10 cm y por lo tanto no es cortada);
- tenor de humedad del suelo;
- tenor de nitrógeno de las principales gramíneas;
- tenor de nitrógeno mineral;
- consumo (1997).

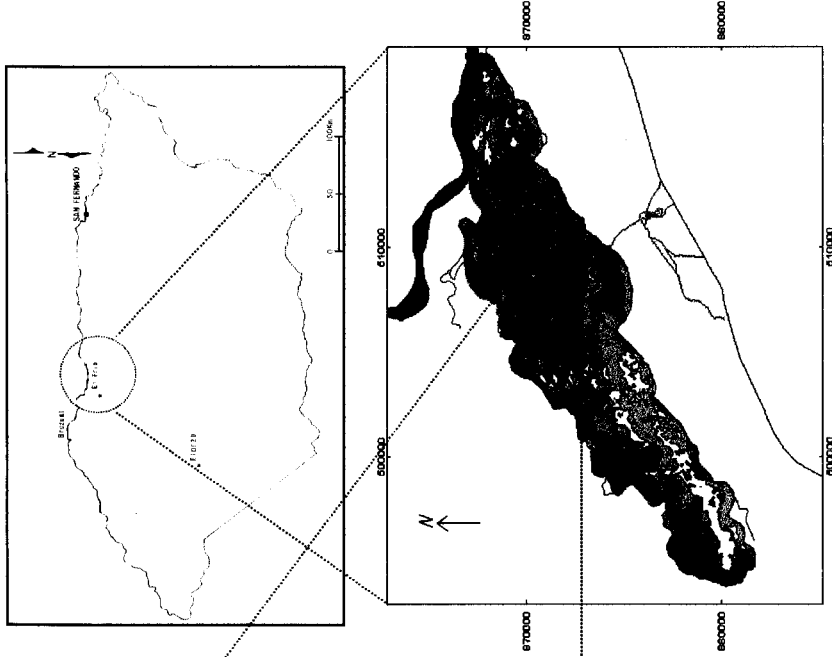
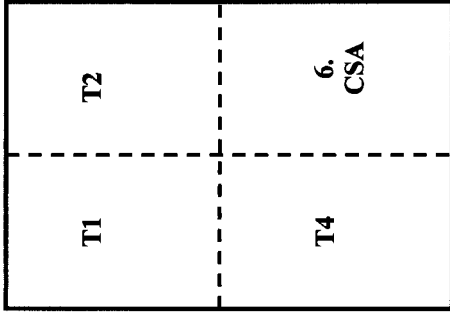
1996

5 metros



1997

10 metros



1. T1 Corte cada 4 semanas;
2. T2 Corte cada 8 semanas;
3. T3 Corte cada 12 semanas (solamente en el año 1996);
4. T4 Corte cada 4 semanas con fertilizante (solamente en el año 1997);
5. Control con animal - carga actual (0,4 UA/ha);
6. Control sin animal - exclusión.

Figura II.5: Área experimental en el Hato El Frío, Estado Apure.

La recolección de los datos fue mensual para los tratamientos T₁, T₄ y Control con y sin ganado, bimestral para el T₂ y trimestral para T₃, durante el período de producción (mayo-diciembre).

Se cortaron 4 cuadrados de 0,25 m² por tratamiento y por réplica, a una altura de 10 cm del suelo o bajo la superficie del agua, durante el período de inundación. El material fue separado en gramíneas dominantes y otras especies, dividiéndose en material verde y seco. Después del corte, se hizo un corte total de emparejamiento en todas las parcelas de los tratamientos de corte. En las parcelas del control sin animales los cuadrados fueron marcados para evitar que los sucesivos cortes se hicieran en los mismos sitios.

En el año 1996 debido a la inundación no fue posible hacer colectas en los meses de julio a septiembre.

En el año 1997 se implementó el tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante, en 4 parcelas de 5 x 10 m fertilizadas con el equivalente a 150 kg de N, 100 kg de P₂O₅, 100 kg de K₂O y 100 kg de S/hectárea en una única aplicación en el inicio de la estación de lluvia

Al final de cada periodo de producción, las parcelas fueron quemadas, como es de práctica usual en estas sabanas del Edo. Apure.

II.2.2.1. Determinación de la biomasa aérea disponible

La biomasa aérea disponible fue determinada a través del corte a 10 cm, de 4 cuadrados de 0,25 m² por parcela. El material fue separado en el campo en gramíneas dominantes y otras especies. En el laboratorio, este material fue separado en partes verdes y secas. Luego, se procedió la determinación de la materia seca, sometiendo las plantas a una temperatura de 70 °C hasta peso constante.

Los efectos de las frecuencias de corte y de los controles con y sin animales sobre la biomasa aérea total y verde fueron analizados con un diseño factorial de

varianza con tres factores: tratamiento y controles, bloque y época del año, a través de un modelo lineal estadístico (SAS, 1985). Donde fueron detectadas diferencias significativas ($P < 0,05$), fue usado el análisis de medias (Snedecor y Cochran, 1980).

Un análisis de regresión fue utilizado para examinar la relación de los factores contenido de nitrógeno mineral del suelo y humedad con la producción total (Snedecor y Cochran, 1980).

II.2.2.2. Determinación de la biomasa residual

Para la determinación de la biomasa residual fueron cortadas 4 muestras de $0,25\text{m}^2$ por parcela, a nivel del suelo, en los sitios donde había sido cortado para biomasa aérea o sea, la biomasa residual es el material vegetal que quedó por debajo de 10 cm. Las colectas fueron realizadas en los meses de noviembre de 1995, 1996 y 1997.

II.2.2.3. Determinación del tenor de humedad del suelo

El contenido de humedad del suelo fue determinado utilizando 3 muestras compuestas de suelo por parcela, las cuales fueran tomadas entre 0-10 cm de profundidad utilizando un barreno. Cada muestra compuesta se obtuvo por mezcla de 3 muestras individuales. El material fue colocado en bolsas plásticas dobles y acondicionado en una cava térmica. En el laboratorio las muestras fueran pesadas y llevadas a estufa hasta peso constante. La frecuencia de recolección de los datos fue hecha de acuerdo con la frecuencia de muestreo establecida para los tratamientos y controles.

II.2.2.4. Cálculo de la productividad primaria aérea disponible (corte a 10 cm) y total

Se calculó la producción primaria aérea disponible para el control sin ganado (exclusión) utilizando la metodología propuesta por Singh y Yavada (1974) (difference method), pero modificada, donde se suman sobre las distintas fechas de muestreo las diferencias positivas encontradas en el total de biomasa del sistema (material verde más

muerto) más la descomposición del material seco en pie entre los periodos de muestreo, según la ecuación:

$$PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BT + \sum_{i=1}^n X$$

donde $\sum \Delta BT$ representa los cambios positivos en la biomasa disponible total entre cada periodo de muestreo y X es la descomposición entre periodos de muestreo calculada según la siguiente ecuación:

$$X = \frac{(BS_i + BS_{i-1})}{2} \cdot Dt$$

siendo BS la biomasa seca disponible en los dos períodos sucesivos, t el intervalo de tiempo en días y D la tasa de descomposición. Esta última fue calculada por Bulla *et al.*, (1980) en una sabana similar en el modulo de Mantecal, siendo las siguientes tasas de descomposición (mg / g día): 0,47 marzo-abril; 2,63 abril-mayo; 3,07 mayo-junio; 9,00 junio-agosto; 4,53 agosto-septiembre; 4,53 septiembre-octubre; 3,20 octubre-diciembre y 2,10 diciembre-enero.

Para el control con ganado se estimó el consumo ($C \text{ g.m}^2/\text{mes}$) en los muestreos del año 1996 a través de la inferencia de ingestión de 2,3 Kg de materia seca/100 Kg de peso vivo/día. En los muestreos de 1997 a través de la diferencia entre la biomasa disponible mensual de las jaulas y la biomasa disponible mensual del control con ganado, siendo considerada en el calculo de la productividad solamente cuando el incremento de biomasa total sea positivo, según la ecuación:

$$PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BT + \sum_{i=1}^n X + \sum_{i=1}^n \Delta C$$

En los tratamientos de corte la producción aérea disponible fue estimada a través de la suma de las biomazas totales mensuales disponibles (cosechadas) durante el

periodo de producción más la descomposición del material seco en pie entre los periodos de muestreo, según la ecuación:

$$PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BC + \sum_{i=1}^n X$$

Para calcular la producción aérea total de los distintos tratamientos de corte y controles se sumó a la producción aérea disponible la biomasa residual del final del periodo de producción, según las ecuaciones:

Tratamientos de corte: $PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BC + \sum_{i=1}^n X + Br$

Control sin ganado: $PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BT + \sum_{i=1}^n X + Br$

Control con ganado: $PPA = \sum_{i=1}^n \Delta BT + \sum_{i=1}^n X + \sum_{i=1}^n C + Br$

II.2.2.5. Cálculo de la intensidad de pastoreo mensual del control con ganado basada en la biomasa total disponible (altura de corte de 10 cm) en 1997

El cálculo de la intensidad de pastoreo para el área con ganado (carga actual) se basó en la formula 1- (Bp/Bnp), donde Bp es la media mensual de la biomasa aérea del área pastoreada (biomasa disponible no consumida) y Bnp es la media mensual de la biomasa aérea del área no pastoreada (jaulas) (McNaughton, 1985).

II.2.2.6. Determinación de la concentración de N en la biomasa cosechada y del N-mineral en el suelo

Para determinar el N-total en la vegetación se utilizó el material originado del corte para determinación de la biomasa verde de las principales gramíneas en los

tratamientos de corte y controles de toda la estación de producción. Este material fue secado en estufa a 75 °C hasta peso constante, enseguida fue molido y tamizado a 0,001 mm. Para la determinación del N se utilizó el método de Kjeldahl descrito por Müller (1961).

El N-mineral fue medido en las mismas muestras tomadas para humedad del suelo, utilizando 3 muestras compuestas del suelo por parcela, las cuales fueran tomadas 3 muestras tomadas entre 0 y 10 cm de profundidad utilizándose un barreno. La frecuencia de recolección de los datos fue hecha de acuerdo con la frecuencia de muestreo establecida para los tratamientos y controles.

II.2.2.7. Determinación del consumo

Fueron colocadas 4 jaulas de 1 m² al rededor de los bloques en el año de 1997. A partir de junio fue hechos cortes a 10cm de altura utilizándose cuadrados de 0,25 m². Después del corte las jaulas eran colocadas en otro sitio. El cálculo del consumo fue obtenido por la substracción de la biomasa disponible de la jaula con la biomasa disponible del control con ganado.

En los muestreos de 1996, el consumo fue estimado a partir de la ingestión de 1,5 % de materia seca/Kg de peso vivo/día. Para una área con 0,4 unidad animal, que corresponde a 180 kg, el consumo estimado seria de 2,7 Kg de materia seca/ ha /día.

II.2.2.8. Cálculo de la tasa de crecimiento absoluto y relativo

Utilizándose los datos de biomasa aérea disponible (corte 10 cm) se calcularon los siguientes parámetros del crecimiento:

A. Tasa de crecimiento absoluto (\bar{R})

$$\bar{R} = B_2 - B_1 / T_2 - T_1$$

donde B₂ es biomasa disponible en el tiempo 2 y B₁ es la biomasa disponible en el tiempo 1; t₂ - t₁ es el intervalo de tiempo t₁ para t₂

B. Tasa de crecimiento relativo (\overline{TCR})

$$\overline{TCR} = \bar{R} / \{(B_2 + B_1) / 2\}$$

II.3._ RESULTADOS

II.3.1. Biomasa total disponible y Producción primaria aérea en el año 1996

II.3.1.1. Comportamiento de la biomasa total, verde y seca disponibles a lo largo del periodo de producción

El comportamiento de la biomasa verde y seca a lo largo del tiempo de producción y el tenor de humedad del suelo en los distintos tratamientos de corte y en los controles son presentados en las Figuras de 6 a 10. En el tratamiento de corte cada 30 días y controles se observó una distribución en forma de campana para la biomasa verde y biomasa seca, resultando que la curva de biomasa verde esta desplazada más hacia la izquierda y la de la biomasa seca más para la derecha. Esto significa una producción inicial alta de biomasa verde disponible (mayo-junio), pero con un rápido descenso en el transcurrir de la estación de producción. El máximo "standing crop" de material verde más seco ocurrió en noviembre en el tratamiento de corte cada 30 días y en los controles.

En el año de 1996 la precipitación estuvo por encima del promedio para este periodo (Figura II.2), causando el anegamiento del bajío, disminuyendo el periodo de utilización por el ganado. El bajío estudiado quedó inundado por aproximadamente 45 días, con una altura que variaba de 0,5 a 1m, imposibilitando las colectas de vegetación en los meses de julio, agosto y septiembre. En estos meses hubo alta mortalidad de la biomasa aérea, promoviendo la acumulación de material seco en los meses siguientes.

El tenor de humedad estuvo siempre por encima de la capacidad de campo (>10%). A partir del mes de diciembre los valores de humedad caen bruscamente, alcanzando el punto de marchitez permanente. Desde la mitad de julio hasta el final de setiembre el suelo se encontraba saturado, ya que había una lámina de agua por encima del mismo.

Estimando un consumo de 1,5 % de materia seca/día y una unidad animal de 450 kg PV/ha, el consumo diario seria de 6,75 Kg de MS/ha o 0,67 g.m⁻² y 20,1 g.m⁻².mes.

Considerando una utilización de 40% de la biomasa disponible total, podemos hacer la siguiente afirmación: las pasturas de todos los tratamientos y controles tiene capacidad de soportar por lo menos 1UA/ha en los meses en que la sabana no se encuentra inundada (>50 cm de lámina del agua), es decir presentan valores de biomasa disponible mensual por encima de 20,1 g.m⁻² de materia seca. En el inicio y final del periodo de lluvias, el ganado tiene que buscar otras unidades para el pastoreo. Se observa que la mayor intensidad de pastoreo simulado afectó negativamente la disponibilidad de biomasa aérea.

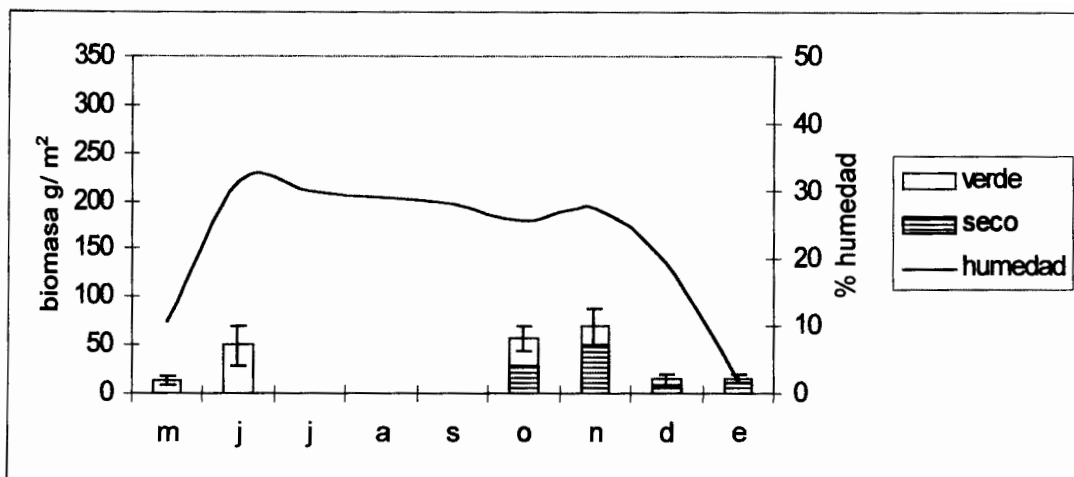


Figura II.6: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del suelo en el tratamiento de corte cada 30 días en el período de producción de 1996. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

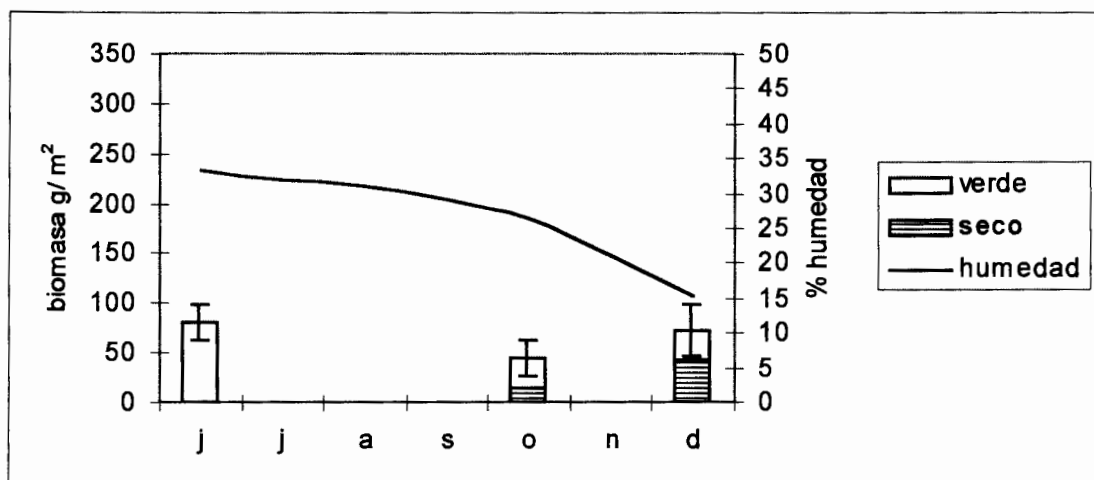


Figura II.7: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del suelo en el tratamiento de corte cada 60 días en el período de producción de 1996. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

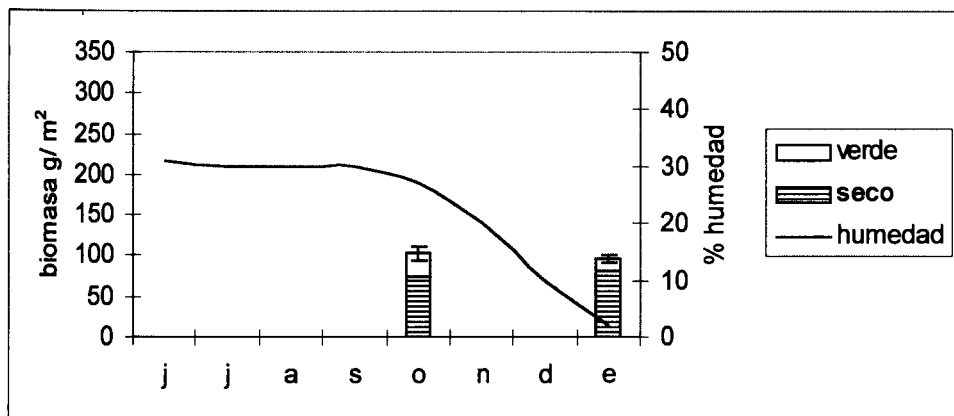


Figura II.8: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del suelo en el tratamiento de corte cada 90 días en el período de producción de 1996. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

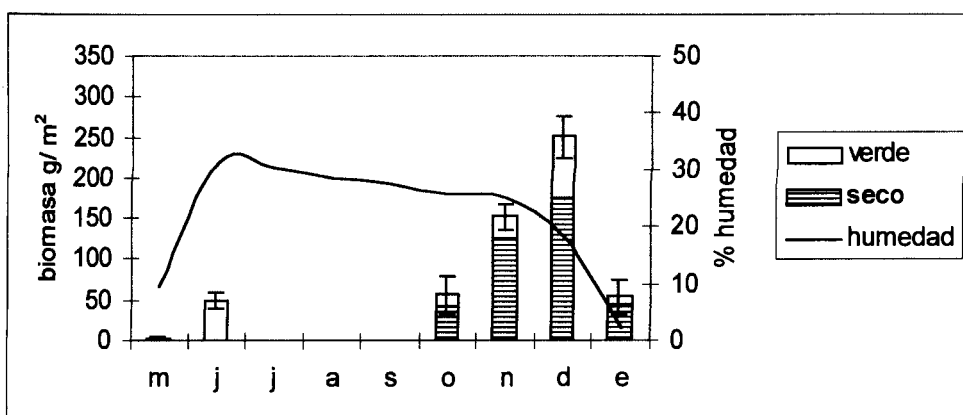


Figura II.9: Biomasa aérea disponible no consumida total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del suelo en el control con ganado, en el período de producción de 1996. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

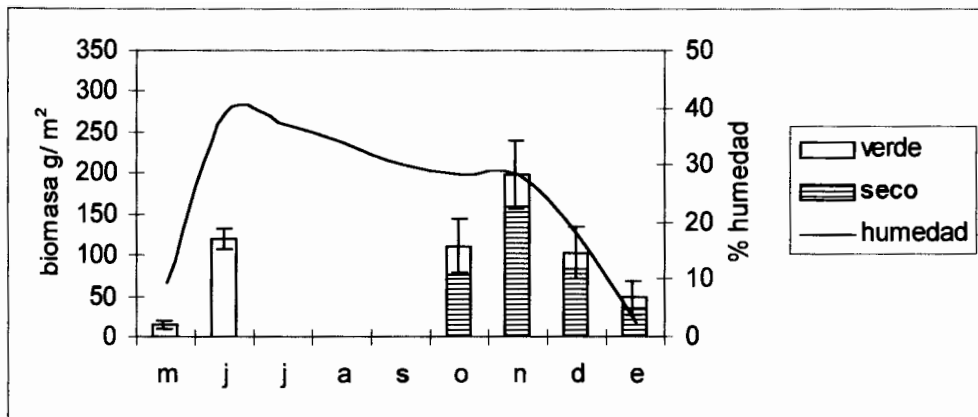


Figura II.10: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m²) y contenido de humedad del suelo en el control sin ganado en el período de producción de 1996. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

La relación biomasa verde disponible biomasa total disponible (Figura II.11) fue similar al inicio y al final de la estación de producción entre el tratamiento de corte cada 30 días y los controles; pero fue superior en octubre en el tratamiento de corte cada 30 días, debido en parte a que con esta frecuencia de corte la biomasa disponible cuando la sabana quedó inundada era muy baja, por lo tanto el material cosechado en octubre se produjo en el mes de septiembre y no era material seco acumulado, como en los controles.

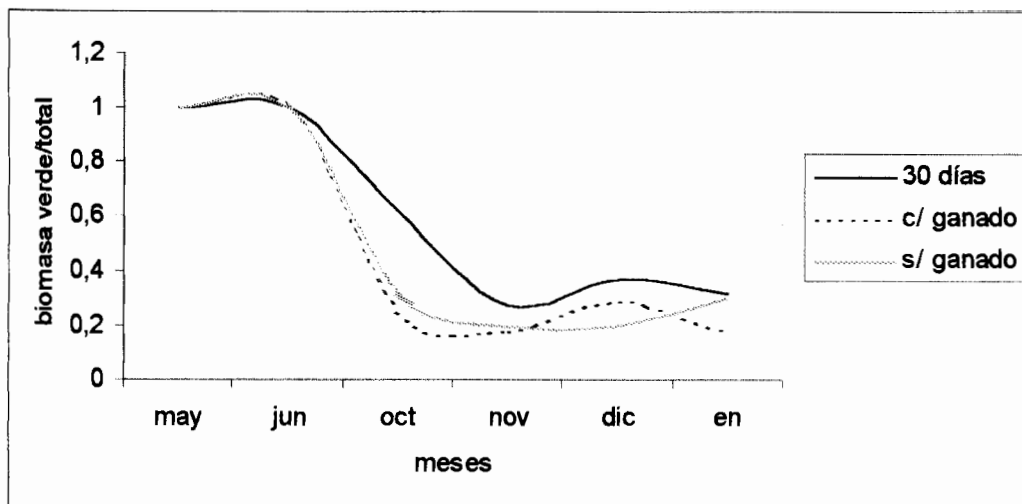


Figura II.11: Relación biomasa verde y total disponible en el tratamiento de corte cada 30 días y en los controles en la estación de producción de 1996

Comparando las diferentes frecuencias de corte, observamos que en la frecuencia de 90 días hubo una gran acumulación de biomasa seca. Por ello se suprimió esta frecuencia de corte en 1997.

II.3.1.2. Comportamiento productivo de las principales gramíneas del bajío

La biomasa total disponible del bajío está compuesta básicamente por cuatro especies de gramíneas en todos los tratamientos: *Paspalum chaffanjonii*, *Leersia hexandra*, *Panicum laxum* y *Axonopus purpusii* (Figura II.12 a II.16). La proporción de estas especies no cambió con el tiempo bajo efecto de los tratamientos de corte y en los controles. En todos los tratamientos y controles *Paspalum chaffanjonii* fue la especie dominante. Su participación en la biomasa total disponible varió de 72,47 % en el tratamiento 90 días a 86,50 % en el tratamiento 60 días.

El comportamiento fenológico de esta especie a lo largo de la estación de crecimiento es de una especie temprana, que alcanza el máximo de producción de biomasa verde en junio, cuando florece. La relación entre biomasa verde y biomasa seca de *P. chaffanjonii* varía en los distintos tratamientos (Figura II.11), siendo mayor en el

tratamiento 60 y 30 días, respectivamente 1,32 y 0,93, y menores en los controles con y sin ganado, respectivamente 0,33 y 0,49. Esto explica una acumulación de material seco en los tratamientos con menor presión de pastoreo y/o ausencia de pastoreo.

Las especies subdominantes *Leersia hexandra*, *Axonopus purpusii* y *Panicum laxum* no cambian su participación en los distintos tratamientos, no sobrepasando 8% de la biomasa total. Estas especies permanecen verdes hasta principio de noviembre, presentando un comportamiento fenológico de especies más tardías.

En el compartimento "Otros" están contempladas otras especies menos frecuentes, generalmente no gramíneas. Su participación en la biomasa total es inferior a 6% para todos los tratamientos de corte y controles. Alcanza el máximo de biomasa total en junio, con excepción del tratamiento 30 días que es en octubre. En estos meses su participación en la biomasa total alcanzó a 22,8% en la exclusión y en los tratamientos 30 días de corte y carga actual 15%. Las especies responsables por esta producción en este periodo son ciperáceas además de algunas gramíneas como *Eragrostis acutiflora*, *Acroceras zizanioides*, *Sporobolus indicus*, *Sacciolepis myurus* y *Panicum* sp.

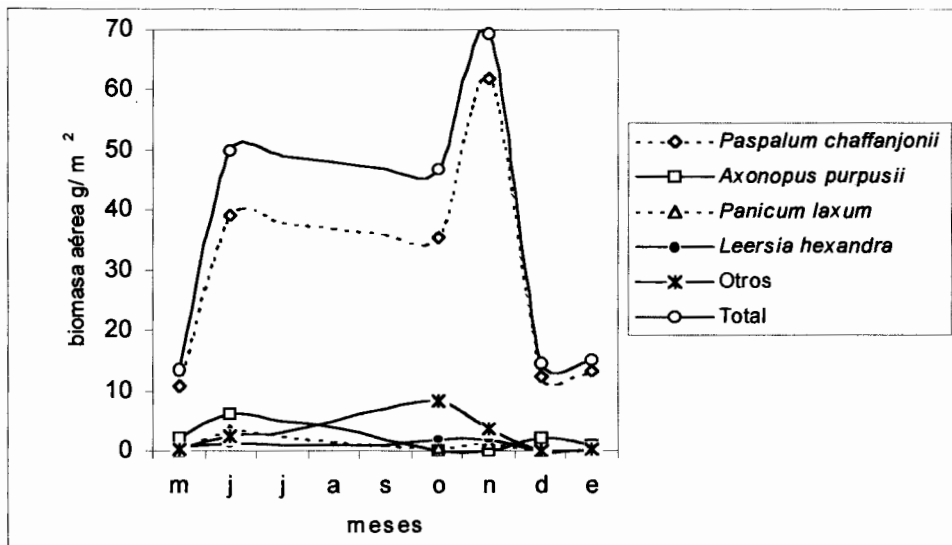


Figura II.12: Biomasa aérea disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 30 días, en la estación de producción de 1996.

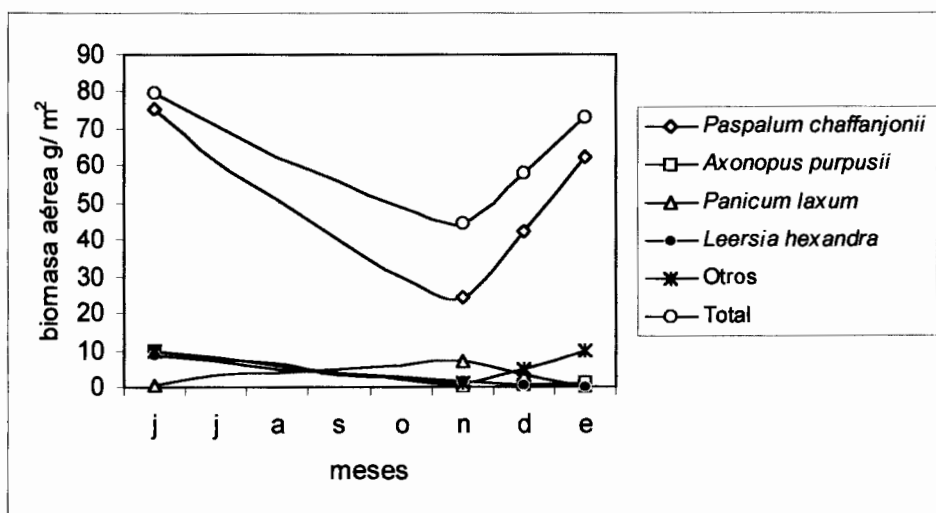


Figura II.13: Biomasa aérea disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 60 días, en la estación de producción de 1996.

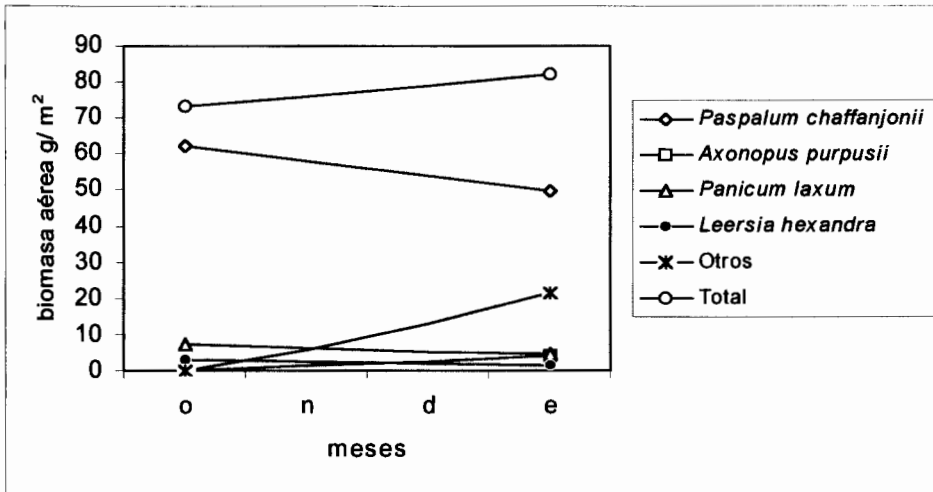


Figura II.14: Biomasa aérea disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 90 días, en la estación de producción de 1996.

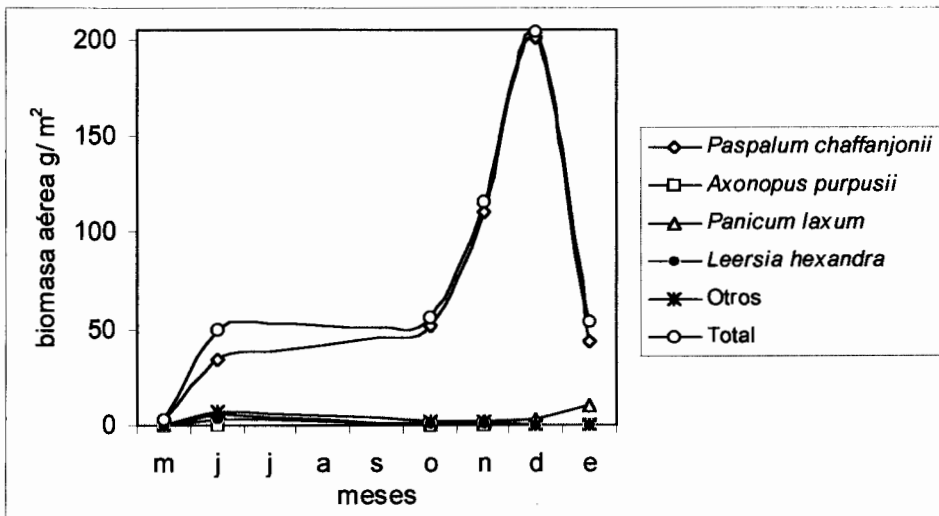


Figura II.15: Biomasa aérea disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el control con ganado, en la estación de producción de 1996.

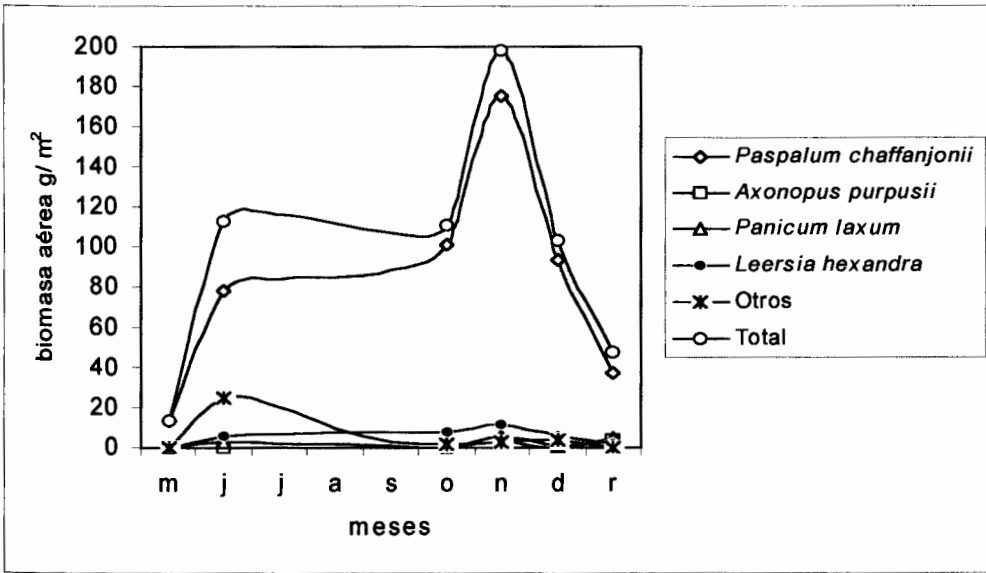


Figura II.16: Biomasa aérea disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el control sin ganado, en la estación de producción de 1996.

II.3.1.3. Tasa de crecimiento de la biomasa aérea

En las Tablas II.2 y II.3 se presentan las tasas de crecimiento absoluto (\bar{R}) y tasas de crecimiento relativo (\overline{TCR}) para los tratamientos de corte y control con y sin ganado en los diferentes periodos de cosecha. Se observa que la tasa de crecimiento absoluto fue aumentando gradualmente en el tiempo para el tratamiento de corte cada 30 días hasta el mes de noviembre, disminuyendo en los dos últimos meses del periodo de producción. En el tratamiento de corte cada 60 días el mayor valor fue en el primero bimestre. Para los controles el \bar{R} fue menor en el inicio de la estación de producción, teniendo valores mas altos de junio hasta noviembre para el control sin ganado y hasta diciembre para el control con ganado. En los últimos meses obtuvieron valores negativos. Cuando analizamos la \overline{TCR} y comparamos los tratamientos de corte con el control sin ganado, observamos que presentaron valores similares con excepción de los dos últimos meses en que el control sin ganado presentó valores negativos. El mismo comportamiento fue observado con relación al control con ganado, pero este también presentó valor negativo de \overline{TCR} en enero.

Tabla II.2: Tasa de crecimiento absoluto (\bar{R}) g/m².día, tasa de crecimiento relativo mg/g.día (\overline{TCR}) de una sabana hiperestacional para las frecuencias de corte 30 y 60 días, durante el año 1996. Bio1 = biomasa disponible inicial (g/m²) y Bio2 = biomasa disponible final (g/m²).

Mes	30 días				60 días			
	Bio1	Bio2	\bar{R}	\overline{TCR}	Bio1	Bio2	\bar{R}	\overline{TCR}
Mayo (15 días)	0	13,35	0,89	0,13	-	-	-	-
Junio	0	50,03	1,67	0,06	0	79,81	1,77	0,04
Octubre	0	57,36	1,91	0,06	0	44,67	1,48	0,06
Noviembre	0	69,38	2,31	0,06	-	-	-	-
Diciembre	0	14,56	0,48	0,06	0	73,09	1,21	0,03
Enero	0	15,21	0,51	0,06	-	-	-	-

Tabla II.3: Tasa de crecimiento promedio (\bar{R}) g/m².día y tasa de crecimiento relativo g/g.día (\overline{TCR}) de una sabana hiperestacional para control con y sin ganado, durante el año 1996. Bio 1= biomasa inicial (g/m²); Bio 2= biomasa final (g/m²).

Mes	Con Ganado				Sin Ganado			
	Bio 1	Bio 2	\bar{R}	\overline{TCR}	Bio 1	Bio 2	\bar{R}	\overline{TCR}
Mayo	0,0	3,24	0,21	0,13	0,0	14,22	0,95	0,13
Junio	3,24	87,43	2,80	0,06	14,22	119,26	3,50	0,05
Octubre	0,0	112,23	2,49	0,04	0,0	110,78	3,69	0,06
Noviembre	112,23	189,75	2,58	0,02	110,78	198,43	2,92	0,02
Diciembre	189,75	288,16	3,28	0,01	198,43	102,92	-3,18	-0,02
Enero	288,16	53,23	-7,83	-0,04	102,92	47,83	-1,84	-0,02

II.3.1.4. N-mineral del suelo y % PB de las principales gramíneas

Los valores de N-mineral del suelo a lo largo del periodo de producción en los distintos tratamientos de corte y controles son presentados en la Tabla II.4. Estos valores fueron menores en el inicio y al final de la estación de producción. El mayor valor fue en el mes de octubre, que corresponde al periodo final de inundación. Este comportamiento se repite en todos los tratamientos de corte y controles. Con excepción del tratamiento de corte cada 30 días que en el mes de diciembre presentó un aumento del N-mineral, siendo diferente significativamente ($P < 0,05$) de los demás meses y del control con ganado. No hubo diferencias significativas ($P > 0,05$) en N-mineral entre los distintos tratamientos de corte y los controles, sugiriendo que las distintas intensidades de uso no afectaron el ciclo de este elemento.

En la Tabla II.5 son presentados los valores de %PB de *Paspalum chaffanjonii*. En general se observa que los menores valores son encontrados en los dos últimos meses de la estación de producción (noviembre-diciembre) y en el mes de junio en todos los tratamientos de corte y controles. Solamente en junio el %PB es inferior al valor considerado crítico ($< 7\%$ PB) para el ganado, a pesar que estos valores son solamente del material verde y considerando que en este año la relación biomasa verde/ biomasa total disminuye en los últimos meses de la estación de producción para todos los tratamientos de corte y controles, se espera que los animales en este periodo presenten deficiencia proteica. No hubo diferencia significativa ($P > 0,05$) en el % PB entre los tratamientos de corte y controles entre todos los meses de la estación de producción, con excepción del mes de diciembre, donde el tratamiento de corte cada 30 días fue superior a los demás tratamientos y a los controles. Esto sugiere que el aumento de la intensidad de pastoreo (0,80) mantuvo por más tiempo la calidad de *Paspalum chaffanjonii*.

Tabla II.4: Nitrógeno mineral (ppm) en los distintos tratamientos de corte y controles a lo largo del periodo de producción del año 1996. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas entre fechas ($P < 0,05$).

Tratamientos	Mayo	Junio	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
30 días	5,05 ± 0,38 ^c	5,31 ± 1,20 ^c	20,39 ± 1,17 ^a	5,38 ± 0,99 ^c	8,22 ± 1,91 ^b	3,29 ± 0,66 ^c
60 días	-	5,95 ± 1,6 ^b	19,13 ± 6,7 ^a	-	6,06 ± 0,81 ^b	-
Control con ganado	6,69 ± 0,50 ^b	5,82 ± 1,60 ^b	15,81 ± 4,94 ^a	9,06 ± 6,15 ^{ab}	7,06 ± 0,52 ^b	3,32 ± 0,22 ^b
Control sin ganado	5,96 ± 0,36 ^b	6,12 ± 1,83 ^b	16,98 ± 4,31 ^a	5,41 ± 0,98 ^b	7,39 ± 0,70 ^b	3,72 ± 0,34 ^b

Tabla II.5: Porcentual de proteína bruta (N.6,25) de la gramínea *Paspalum chaffanjonii* en los distintos tratamientos de corte y controles en el año 1996. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas entre fechas ($P < 0,05$).

Tratamientos	Mayo	Junio	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
30 días	11,87 ± 1,06 ^a	5,75 ± 0,75 ^b	11 ± 1,56 ^b	9,18 ± 0,25 ^b	10,62 ± 1,06 ^{ab}	6,75 ± 0,81 ^b
60 días	-	5,56 ± 0,12 ^c	10,56 ± 1,50 ^a	-	7,62 ± 0,62 ^b	-
90 días	-	-	10,31 ± 0,20 ^a	-	5,81 ± 0,36 ^b	-
Control con ganado	15,81 ± 0,75 ^a	6,39 ± 0,25 ^b	12,12 ± 2,60 ^a	11,93 ± 2,87 ^a	7,93 ± 1,62 ^b	6,62 ± 1,20 ^{bc}
Control sin ganado	12,68 ± 1,06 ^a	5,62 ± 0,5 ^b	11 ± 4,62 ^a	9,06 ± 1,50 ^a	6,75 ± 0,68 ^b	6,93 ± 0,44 ^b

Los valores de % PB de las gramíneas *Panicum laxum* y *Axonopus purpusii* fueron similares a los de *Paspalum chaffanjonii*, mientras que *Leersia hexandra* presentó valores superiores, a pesar de haber sido imposible hacer los análisis estadísticos de estos datos por la insuficiencia de muestras en algunos meses y bloques (Tabla II.6).

Con las ecuaciones de regresión simple y múltiple de la humedad y N-mineral (Tabla II.7 a II.9) de los tratamientos de corte cada 30 y 60 días y los controles, podemos observar que la humedad solo explica la mayor parte (78%) de la producción en 30 días y en los controles la mitad (50%). N-mineral explica solamente 8% en el tratamiento de corte 30 días y el 30% en los controles. Ya en el tratamiento de corte 60 días el N-mineral es responsable por el 48% de la producción y la humedad por solamente 0,1%. Cuando analizamos la interacción de % de humedad con % de N-mineral en relación a la producción, estos valores no son distintos del factor que fue responsable por el mayor porcentaje de participación o sea en el tratamiento de corte 30 días y controles la adición del N-mineral en la ecuación no tuvo influencia en el porcentual total, el mismo con relación al tratamiento de corte 60 días cuando se acrecentó humedad en la ecuación. Con excepción del tratamiento de corte 30 días, en los demás tratamientos y controles otros factores además de % de humedad y % de N-mineral pueden estar relacionados con la producción de biomasa aérea.

Tabla II.6: Porcentual de PB (N.6,25) de las gramíneas *Leersia hexandra*, *Panicum laxum* y *Axonopus purpusii*, en los diferentes tratamientos de corte y controles, en el año de 1996.

Tratamientos	Espécies	Mayo	Junio	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
T. 30 días	<i>L. hexandra</i>	15,75	7,50	13,12	11,93	9,62	-
T. 30 días	<i>P. laxum</i>	-	-	-	14,12	8,41	10,18
T. 30 días	<i>A. purpusii</i>	13,50	5,68	-	8,56	6,35	6,12
T. 60 días	<i>L. hexandra</i>	-	7,12	-	-	7,37	-
T. 60 días	<i>P. laxum</i>	-	-	9,87	-	7,12	-
T. 60 días	<i>A. purpusii</i>	-	5,44	-	-	6,53	-
T. 90 días	<i>L. hexandra</i>	-	-	12,31	-	-	6,19
T. 90 días	<i>P. laxum</i>	-	-	8,68	-	-	6,84
T. 90 días	<i>A. purpusii</i>	-	-	-	-	-	4,87
C/ ganado	<i>L. hexandra</i>	-	7,87	19,93	11,87	7,05	6,36
C/ ganado	<i>P. laxum</i>	-	6,93	15,39	13,87	7,24	8
C/ ganado	<i>A. purpusii</i>	13	6,50	-	-	6,21	5,83
S/ ganado	<i>L. hexandra</i>	14,50	9,62	13,75	10,92	7,09	6,66
S/ ganado	<i>P. laxum</i>	-	6,12	-	11,06	6,41	5,94
S/ ganado	<i>A. purpusii</i>	13	6,44	-	7,50	6,03	5,56

Tabla II.7: Regresión simple entre la humedad y la producción aérea de los tratamientos de corte cada 30 y 60 días y los controles, en la estación de producción de 1996.

Tratamiento	N	Constante	Humedad	R ²	P
30 días	6	2,120	1,635	0,778	0,020
60 días	12	62,453	0,059	0,001	0,935
Con ganado	6	-26,311	3,571	0,522	0,105
Sin ganado	6	-19,414	2,809	0,461	0,138

Tabla II.8: Regresión simple entre N-mineral y la producción aérea de los tratamientos de corte cada 30 y 60 días y los controles, en la estación de producción de 1996.

Tratamiento	N	Constante	N-mineral	R ²	P
30 días	6	25,795	0,952	0,081	0,586
60 días	12	85,117	-2,044	0,484	0,012
Con ganado	6	-2,063	4,953	0,215	0,354
Sin ganado	6	-7,859	5,652	0,301	0,260

Tabla II.9: Regresión múltiple entre la humedad, N-mineral y la producción aérea de los tratamientos de corte cada 30 y 60 días y los controles, en la estación de producción de 1996.

Tratamiento	N	Constante	Humedad	N-mineral	R ²	P
30 días	6	2,985	1,682	-0,223	0,782	0,102
60 días	12	73,143	0,596	-2,290	0,549	0,028
Con ganado	6	-32,175	3,236	1,435	0,535	0,317
Sin ganado	6	-31,523	2,237	3,054	0,530	0,323

II.3.1.5. Productividad primaria aérea total en el primer año

La productividad aérea total para la frecuencia de corte 30 días fue de $1,08 \pm 0,19$ g/m².día, $1,35 \pm 0,006$ g/m².día en las de 60 días y $1,47 \pm 0,21$ g/m².día en la de 90 días de muestreo. No hubo diferencias significativas entre los valores de producción ($P > 0,05$) de los tratamientos de corte cada 60 días y 90 días y 30 días fue estadísticamente inferior a los demás. Cuando comparadas con el control con ganado (0,4 UA/ha) ($1,83 \pm 0,17$ g/m².día) y sin pastoreo ($1,81 \pm 0,38$ g/m².día) los tratamientos de corte fueran inferiores (Tabla II.10). Según estos resultados, la vegetación sometida a las frecuencias de corte de 30, 60 y 90 días no compensaran los efectos del corte (herbivoría simulada) al alcanzar valores de producción inferiores a los de la exclusión (control sin pastoreo). El control con ganado presentó valores similares ($P < 0,05$) que las parcelas de exclusión, sugiriendo una compensación. Indicando que el pastoreo moderado beneficia la vegetación.

El consumo estimado de $32,4$ g/m², fue basado en los 120 días que los animales permanecerán en el bajío alto, representando 11% de la biomasa total disponible.

Con respecto a la biomasa total y verde disponibles producidas (Tabla II.11) de las distintas frecuencias de corte y controles, que es la biomasa realmente disponibles para el consumo por el ganado, observamos que la biomasa total disponible no diferirán en los distintos tratamientos de corte, pero fueran inferiores a los controles y estos no diferirán entre si. Confirmando que el pastoreo moderado no es deletéreo para la vegetación. Cuando consideramos la biomasa verde disponible esta relación cambia. Lo tratamiento con mayor frecuencia de corte (90 días) tiene menor biomasa verde disponible, indicando que este intervalo de corte es perjudicial para el consumo animal. A pesar que el control sin ganado tener el mayor valor de biomasa verde.

Tabla II.10: Biomasa aérea total disponible (g/ m²), descomposición (g/m²), consumo (g/m²), biomasa residual (g/m²) y producción aérea total en g/m² y g/m².día en los distintos tratamientos de corte y en los controles en la estación de producción 1996 (255 días). Letras diferentes como superíndices indican diferencias significativas (P<0,05).

	30 días	60 días	90 días	Control con ganado	Control sin ganado
Biomasa aérea total disponible (Δ BT o Δ BC)	220,17	197,37	199,78	296,75	303,47
Descomposición (Σ X)	4,97	5,48	22,32	22,41	15,11
Consumo (Σ C)				32,4	
Biomasa residual (Br)	50,45	142,74	155,04	115,92	142,30
Producción aérea total (PPAT) gr/m ² y gr/m ² /día	275,59 \pm 48,72 ^c 1,08 \pm 0,19	345,59 \pm 15,64 ^b 1,35 \pm 0,06	377,14 \pm 54,24 ^b 1,47 \pm 0,21	467,48 \pm 43,84 ^a 2,2 \pm 0,17	460,88 \pm 36,72 ^a 1,81 \pm 0,14

Tabla II.11: Biomasa aérea disponible total producida (g/m^2) y biomasa aérea disponible verde producida (g/m^2) en los distintos tratamientos de corte y en los controles en la estación de producción 1996 (255 días). Letras diferentes como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

	30 días	60 días	90 días	Control con ganado	Control sin ganado
Biomasa aérea total disponible	220,17 \pm 13,67 ^b	197,37 \pm 20,80 ^b	199,78 \pm 18,65 ^b	296,75 \pm 29,59 ^a	303,47 \pm 33,78 ^a
Biomasa aérea verde disponible	123,13 \pm 28,46 ^b	111,09 \pm 28,18 ^b	55,17 \pm 9,31 ^c	96,69 \pm 18,62 ^b	169,18 \pm 16,43 ^a

Al analizar la biomasa aérea verde disponible de los tratamientos de corte con los controles con ganado ($96,69 \pm 18,62 \text{ g/m}^2$) y sin ganado ($169,18 \pm 16,43 \text{ g/m}^2$), se observa que corte cada 30 y 60 días no presentaron diferencia significativa ($P < 0,05$) del control con ganado, pero fue diferente del control sin ganado ($P < 0,05$). La mayor utilización de estas sabanas disminuye la acumulación de biomasa seca, favoreciendo la ganadería de cría, pero aun la intensidad de corte a cada 30 días no superó la producción de biomasa verde del control sin ganado.

El tratamiento de corte cada 90 días fue extremadamente diferente ($P < 0,001$) del control sin ganado (exclusión), esta diferencia en parte se debe que el acompañamiento del desarrollo de esto fue mensual distinto al del tratamiento de corte 90 días trimestrales lo que determinó que parte de la producción verde no fuese computado como tal.

Diferente del comportamiento con relación a la biomasa total disponible, el control con ganado fue diferente ($P < 0,05$) en la relación a la producción de biomasa verde disponible del control sin ganado, oponiéndose a los resultados esperados, que un área no pastoreada debería presentar menor producción de biomasa verde, pues no hay efecto físico del pastoreo que provoque el perfilamento en las gramíneas, lo que a esta intensidad de pastoreo no es suficiente para provocar este efecto.

II.3.2 Biomasa total disponible y Productividad primaria aérea en segundo año (1997)

II.3.2.1. Comportamiento de la biomasa total, verde y seca disponible a lo largo del periodo de producción

Las figuras II.17 a II.21 muestran el comportamiento de la biomasa verde, seca y total disponibles a lo largo del año y su relación con el tenor de humedad del suelo. La biomasa total presenta un comportamiento unimodal, alcanzando el máximo en el mes de junio para el tratamiento de corte cada 30 días y 30 días con fertilizante, en octubre para el control con ganado y septiembre para el control sin ganado. En el tratamiento de corte cada 60 días la máxima biomasa total se obtuvo en el periodo de octubre-diciembre, mientras la mayor parte (0,64) era de biomasa seca. La biomasa verde tuvo el mismo comportamiento que la biomasa total en los distintos tratamientos de corte y controles, con excepción de la frecuencia de corte cada 60 días que el máximo fue en el bimestre anterior (septiembre-octubre).

Como en el año anterior la biomasa disponible total de todos los tratamientos de corte y controles permitieron una capacidad de soporte superior a 1 UA/ha, considerando un consumo de 1,5% del peso vivo de un animal de 450 kg. Mientras que en el tratamiento de corte cada 30 días, si consideramos una utilización de 40% de la biomasa aérea disponible total, la capacidad de soporte de estas áreas se reduce a 0,5 UA/ha, con excepción de los meses de junio y julio. La mayor intensidad de pastoreo simulada disminuyó la oferta de forraje.

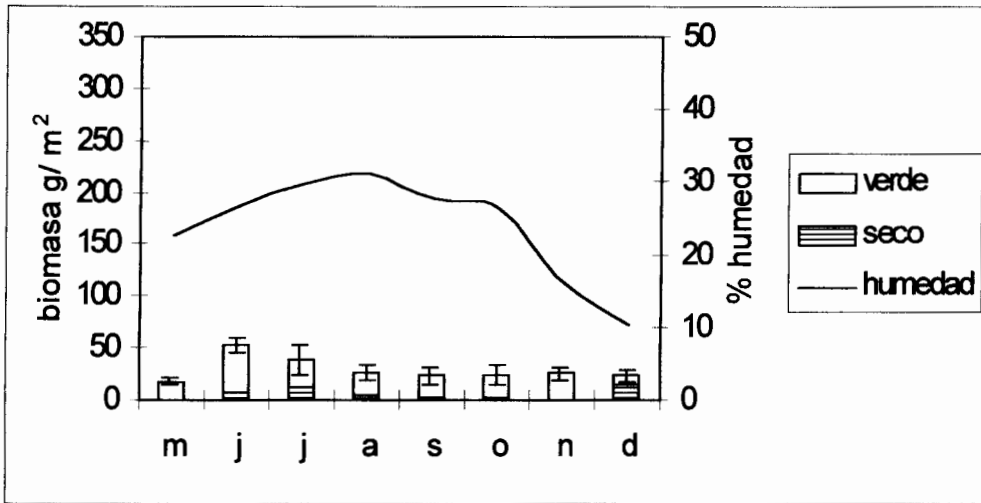


Figura II.17: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del tratamiento de corte cada 30 días en el período de producción de 1997. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

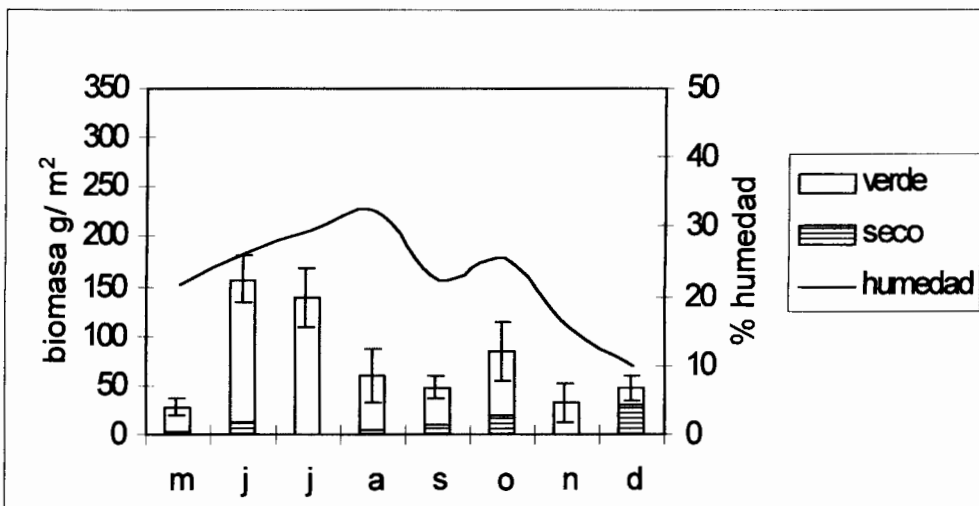


Figura II.18: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante en el período de producción de 1997. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

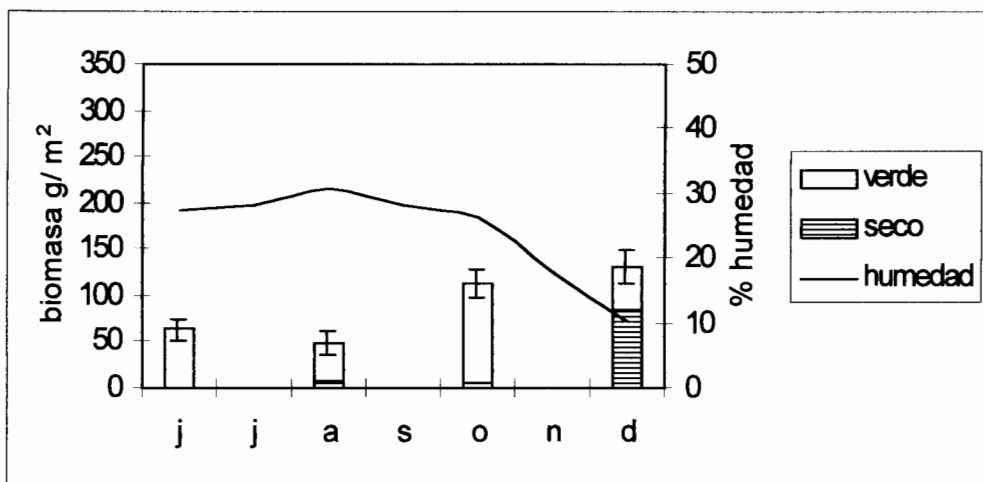


Figura II.19: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del tratamiento de corte cada 60 días en el período de producción de 1997. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

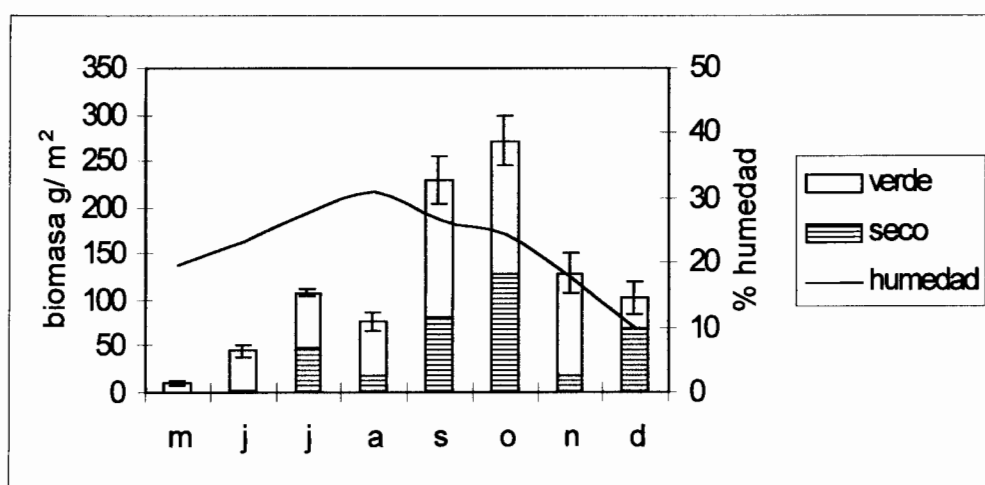


Figura II.20: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del control con ganado en el período de producción de 1997. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

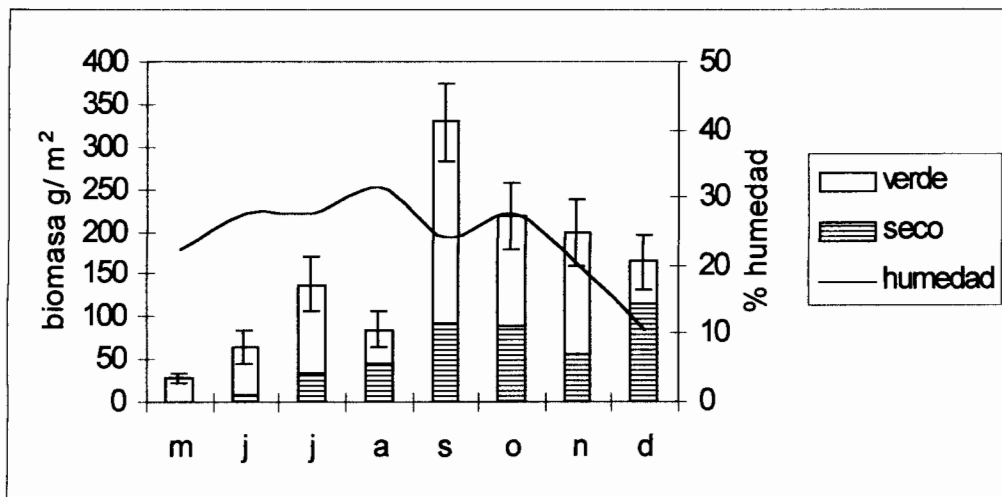


Figura II.21: Biomasa aérea disponible total, verde y seca (g/m^2) y contenido de humedad del control sin ganado en el período de producción de 1997. Sabana hiperestacional, Hato El Frío, Edo. Apure.

La relación biomasa verde y biomasa total (Figura II.22) varió poco en el tiempo en los tratamientos de corte 30 días, 30 días con fertilizante y 60 días, el mayor cambio ocurrió en diciembre alcanzando valores de 0,41, 0,38 y 0,36 % respectivamente. En los controles el cambio fue más acentuado, indicando que a una mayor intensidad de uso disminuye la producción de biomasa seca, mientras que este efecto no es válido cuando comparamos el área pastoreada con 0,4 UA/ha y las parcelas de exclusión. En el mes de noviembre hubo aumento de esta relación verde/total en todos los tratamientos de corte y controles. Este hecho ocurrió debido a la transferencia del material seco en pié al mantillo (caída), disminuyendo así el material seco.

La producción de biomasa total y verde disponible está íntimamente relacionada con el tenor de humedad del suelo, coincidiendo los valores más bajos con el tenor de humedad del suelo inferior a 20%.

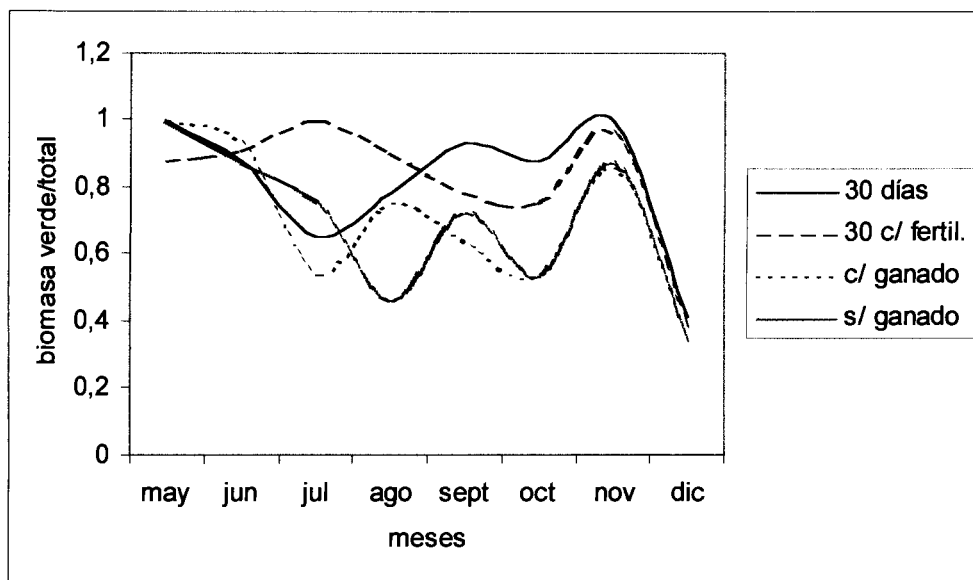


Figura II.22: Relación biomasa verde y total disponible en los tratamientos de corte y en los controles en la estación de producción de 1997

II.3.2.2. Comportamiento productivo de las principales gramíneas del bajo

Las principales especies que componen el bajo son las siguientes gramíneas *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, igual que en año anterior, pero su relación es distinta en este año (1997). *Paspalum chaffanjonii* disminuyó su participación en la biomasa total, aumentando la participación de las otras gramíneas.

En el inicio de la estación de producción (mayo-junio), en la frecuencia de corte cada 30 días las especies *Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum* son las que más contribuyen con la biomasa total, dando se que *Paspalum chaffanjonii* disminuye su participación en los meses siguientes (junio-octubre), siendo reemplazado por *Axonopus purpusii* y *Panicum laxum* en este periodo. En el último bimestre *Paspalum chaffanjonii* vuelve a ser la especie dominante contribuyendo con 80% de la biomasa total. En el tratamiento 30 días con fertilizante *Paspalum chaffanjonii* alcanza el valor máximo en junio (81%), disminuyendo su participación al 50% en los demás periodos. Las demás gramíneas tienen una participación constante a lo largo del tiempo, con excepción en el mes de octubre donde *Panicum laxum* es responsable por el 50% de la biomasa total (Figura II.23 y II.24).

En la frecuencia de corte cada 60 días *Paspalum chaffanjonii* es la especie dominante en el primer bimestre, siendo responsable por 90% de la biomasa total. En los demás periodos esta especie contribuye solamente con 40%, participando con mayor intensidad *Axonopus purpusii*, con media de 30% y *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* con 10%. En el segundo bimestre otras especies tuvieron una contribución efectiva de 22%, donde aparece la gramínea anual *Sacciolepis myurus*, coincidiendo con el periodo más húmedo (Figura II.25).

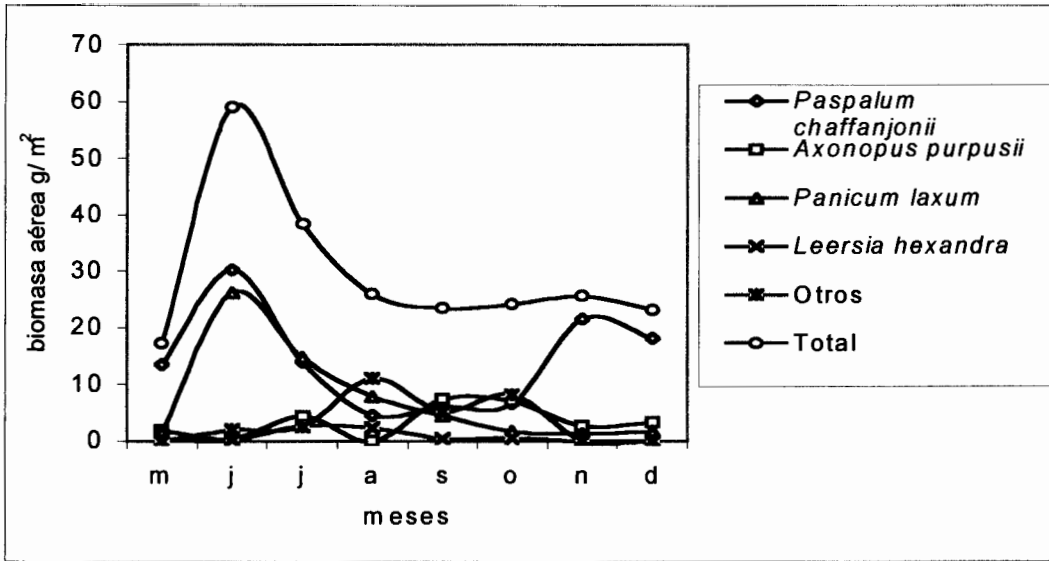


Figura II.23: Biomasa disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 30 días, en la estación de producción de 1997.

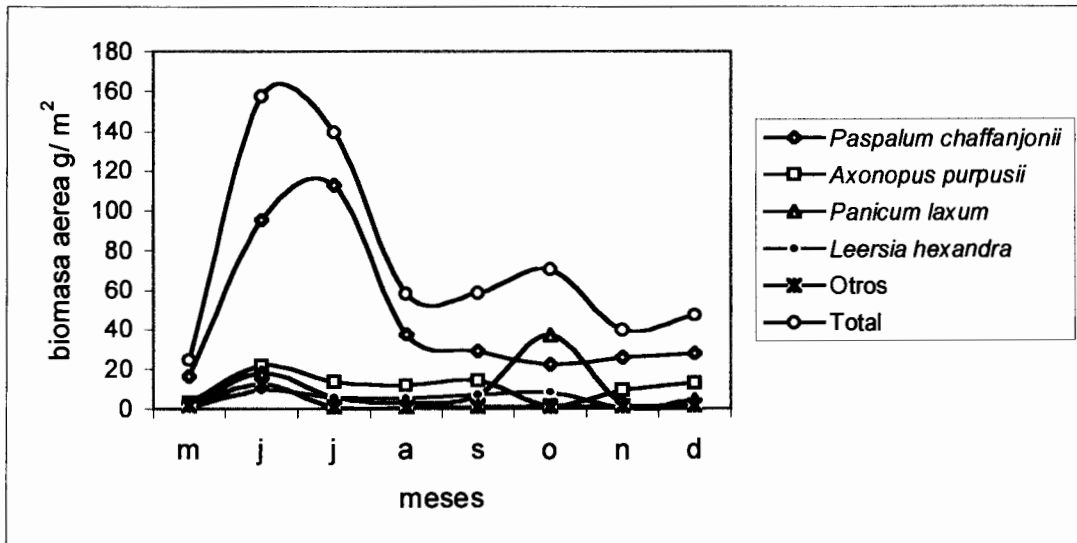


Figura II.24: Biomasa disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante, en la estación de producción de 1997.

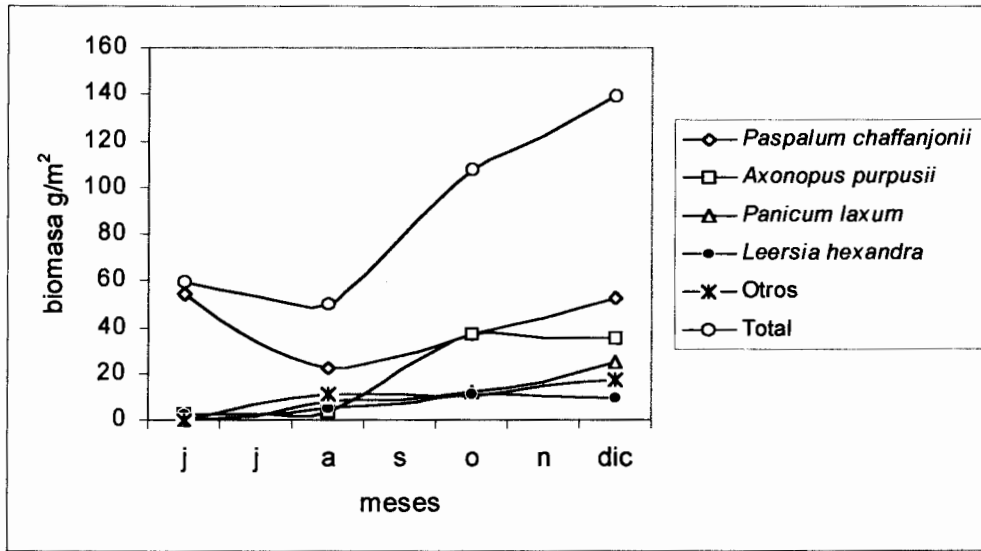


Figura II.25: Biomasa disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el tratamiento de corte cada 60 días, en la estación de producción de 1997.

En el control con ganado *Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum* son las especies dominantes, teniendo en mayo una participación similar. En los meses siguientes *Paspalum chaffanjonii* aumenta su participación alcanzando el máximo en julio (76%), siendo que *Panicum laxum* disminuye. A partir del mes de agosto esta relación cambia, con un aumento gradual de *Panicum laxum* y disminución de *Paspalum chaffanjonii*. Ocurre también la aparición de *Leersia hexandra*, que presenta participación efectiva de 22% en agosto, alcanzando 28% en septiembre, siendo estos meses los más húmedos (Figura II.26). En el control sin ganado además de *Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum*, *Axonopus purpusii* también contribuye para la biomasa total, con valor máximo de 37% en junio, manteniéndose constante el resto del periodo (promedio 16%). *Leersia hexandra* aparece en septiembre y se mantiene hasta el final del periodo de producción (diciembre) con una participación media de 16%. En junio surgen otras especies, principalmente ciperáceas y las gramíneas *Panicum sp.*, *Reimarochloa acuta* que en conjunto participan con 24% de la biomasa total (Figura II.27).

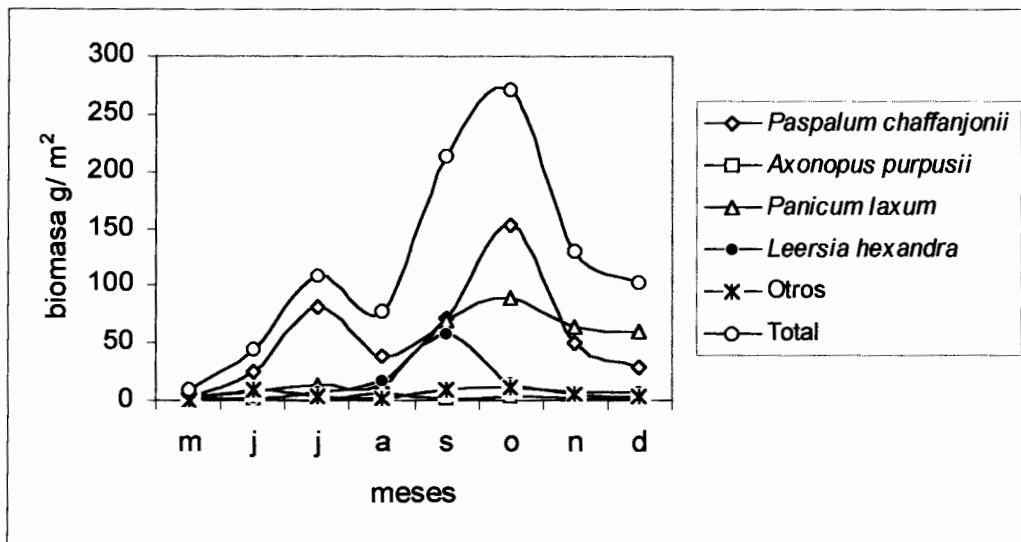


Figura II.26: Biomasa disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el control con ganado, en la estación de producción de 1997.

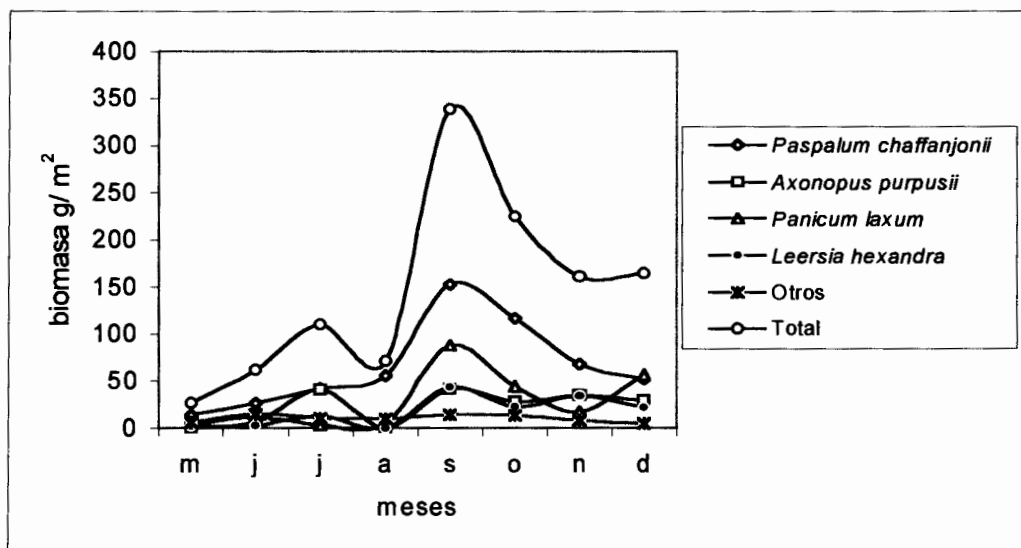


Figura II.27: Biomasa disponible total de las principales gramíneas de una sabana hiperestacional en el control sin ganado, en la estación de producción de 1997.

II.3.3.3. Tasa de crecimiento absoluto y tasa de crecimiento relativo de la biomasa aérea en el segundo año (1997)

La tasa de crecimiento absoluto del tratamiento de corte cada 30 días fue mayor en los tres primeros meses de la estación de producción, a partir del mes de agosto disminuye pero no cambia hasta el final del periodo de lluvias (Tabla II.12). La aplicación de fertilizante hizo aumentar la tasa de crecimiento absoluto durante todo el periodo de producción. En corte cada 60 días la mayor tasa de crecimiento fue encontrada en el ultimo bimestre. En el control con y sin ganado la tasa de crecimiento absoluto aumentó hasta julio, presentando valores negativos en agosto. La producción si recuperó en septiembre cuando alcanzó el mayor valor y volvió a tener valores negativos en los últimos meses (Tabla II.13). La tasa de crecimiento relativo fue igual para el tratamiento de corte cada 30 días y 30 días con fertilizante ganado, siendo mayor en el mes de mayo. En los demás meses permaneció constante. Para el tratamiento de corte cada 60 días la tasa de crecimiento relativa fue mayor en el primero bimestre y permaneció constante hasta el final del periodo de producción.

Obsérvase que la tasa de crecimiento relativo de los tratamientos de corte tuvieron un comportamiento mas uniforme que los controles, debido a la mayor intensidad de corte de los tratamientos.

Tabla II.12: Tasa de crecimiento absoluto (\bar{R}) g/m².día y tasa de crecimiento relativo g/g.día (\overline{TCR}) de una sabana hiperestacional para diferentes frecuencias de corte, durante el año 1997. Bio1 = biomasa disponible inicial (g/m²); Bio2 = biomasa disponible final (g/m²).

Mes	30 días			30 días con fertil.			60 días					
	Bio1	Bio2	\bar{R}	\overline{TCR}	Bio1	Bio2	\bar{R}	\overline{TCR}	Bio1	Bio2	\bar{R}	\overline{TCR}
Mayo (15 días)	0	17,27	1,15	0,13	0	27,90	1,86	0,13	-	-	-	-
Junio	0	52,98	1,76	0,06	0	148,54	4,95	0,06	0	62,73	1,40	0,04
Julio	0	38,34	1,28	0,06	0	138,10	4,60	0,06	-	-	-	-
Agosto	0	25,89	0,86	0,06	0	59,13	1,97	0,06	0	48,58	0,81	0,03
Septiembre	0	23,44	0,78	0,06	0	58,14	1,94	0,06	-	-	-	-
Octubre	0	24,12	0,80	0,06	0	84,44	2,81	0,06	0	113,56	1,89	0,03
Noviembre	0	25,48	0,85	0,06	0	31,73	1,05	0,06	-	-	-	-
Diciembre	0	23,08	0,77	0,06	0	47,31	1,57	0,06	0	130,35	2,17	0,03

Tabla II.13: Tasa de crecimiento promedio (\bar{R}) g/m².día y tasa de crecimiento relativo g/g.día (\overline{TCR}) de una sabana hiperestacional para control sin ganado, durante el año 1997. Bio 1= biomasa inicial (g/m²); Bio 2= biomasa final (g/m²).

Mes	Con Ganado				Sin Ganado			
	Bio 1	Bio 2	\bar{R}	\overline{TCR}	Bio 1	Bio 2	\bar{R}	\overline{TCR}
Mayo	0,0	9,75	0,65	0,13	0,0	27,57	1,84	0,13
Junio	9,75	53,89	1,47	0,05	27,57	63,90	1,21	0,02
Julio	53,89	141,32	2,91	0,03	63,90	138,46	2,48	0,02
Agosto	141,32	96,27	-1,50	-0,01	138,46	84,94	-1,78	-0,01
Septiembre	96,27	259,01	5,42	0,03	84,94	329,58	8,15	0,04
Octubre	259,01	368,31	3,64	0,01	329,58	218,35	-3,70	-0,01
Noviembre	368,31	128,96	-7,97	-0,03	218,35	198,54	-0,60	-0,003
Diciembre	128,96	102,75	-0,87	-0,007	198,54	164,46	-1,13	-0,006

II.3.3.4. N-mineral del suelo y % PB de las principales gramíneas

En la Tabla II.14 se presentan los datos promedios de N-mineral del suelo al lo largo del periodo de producción. En general, se observa que al inicio (mayo-junio) y final (noviembre-diciembre) de la estación de producción los valores de N-mineral son menores y en muchos tratamientos y controles estos valores son similares. Los mayores valores son encontrados en la mitad del periodo (julio-octubre). Este comportamiento del N-mineral está directamente asociado con la distribución de las lluvias, coincidiendo los meses de mayor precipitación con los mayores valores de N-mineral.

Los valores de N-mineral no difieren ($P>0,05$) entre los tratamientos de corte y controles en toda la estación de producción, indicando que las diferentes intensidades de uso aún no interfieren en el ciclado de este elemento.

El comportamiento de % de PB de *Paspalum chaffanjonii* al lo largo del periodo de producción es distinto entre los tratamientos de corte y controles (Tabla II.15). En el tratamiento de corte cada 30 días el mayor valor de % PB fue en mayo ($12,43 \pm 1,62$), en los demás meses se mantuvieron constantes ($P>0,05$), con valores por encima del nivel crítico (% PB). Con fertilizante (NPK+S) el mayor valor ($14,06 \pm 1,18$) es obtenido en junio después de la fertilización (mayo), este efecto se extiende hasta julio, igual que sin fertilizante en los demás meses el % PB se mantiene constante. En el corte cada 60 días en los dos primeros bimestres los valores de % PB no variaron, estando sobre el valor crítico, ya en los dos últimos bimestres estos valores fueron inferiores al 7%. En los controles el comportamiento de % PB de *Paspalum chaffanjonii* a lo largo del periodo de producción fue igual, con valores más altos en mayo, disminuyendo en junio y en el restante del periodo (julio-diciembre) presentaron valores inferiores al valor crítico.

Tabla II. 14: Nitrógeno Mineral (ppm) en los distintos tratamientos de corte y controles a lo largo del periodo de producción del año 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Tratamientos	Mayo	Junio	Julio	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
30 días	5,93 ±0,30 ^{bc}	4,26 ±0,76 ^c	9,32 ±0,67 ^a	9,90 ±1,28 ^a	9,60 ±0,25 ^a	7,90 ±0,92 ^{ab}	4,31 ±0,57 ^c
30 días con fertilizante	5,46 ±0,41 ^b	4,32 ±0,89 ^{bc}	9,38 ±1,03 ^a	9,85 ±1,06 ^a	10,14 ±1,33 ^a	6,59 ±0,57 ^b	4,05 ±0,43 ^c
60 días	-	3,58 ±0,48 ^b	-	-	8,90 ±1,67 ^a	-	4,23 ±0,76 ^b
Control con ganado	5,04 ±0,90 ^b	3,29 ±0,39 ^{bc}	8,39 ±1,66 ^a	8,63 ±1,66 ^a	8,38 ±0,61 ^a	6,34 ±0,52 ^b	4,04 ±0,91 ^b
Control sin ganado	5,92 ±0,20 ^c	5,02 ±1,31 ^c	9,38 ±1,13 ^a	9,37 ±1,28 ^a	7,35 ±1,26 ^{ab}	6,50 ±0,63 ^{bc}	4,18 ±0,08 ^d

Tabla II.15: Porcentual de proteína bruta de la gramínea *Paspalum chafricanonii* en los distintos tratamientos de corte y controles en el año 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Tratamientos	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
30 días	12,43 ±1,62 ^{ab}	8,31 ±0,62 ^b	7,43 ±0,31 ^b	7,56 ±1,93 ^b	9,25 ±1,5 ^b	9 ±0,18 ^b	8,87 ±0,18 ^b	7,56 ±0,21 ^c
30 días con fertilizante	11,87 ±0,81 ^b	14,06 ±1,18 ^a	13,50 ±0,18 ^{ab}	9,68 ±0,5 ^c	8,43 ±1,06 ^c	9 ±1,06 ^c	9 ±0,12 ^c	8,61 ±0,37 ^c
60 días	-	7,68 ±0,37 ^a	-	7 ±1,25 ^a	-	6,62 ±0,5 ^{ab}	-	5,64 ±1,02 ^c
Control con ganado	13,75 ±0,50 ^a	8,81 ±0,37 ^b	5,37 ±0,56 ^c	6,12 ±0,75 ^c	6,56 ±1,06 ^c	6,37 ±1,19 ^c	6,31 ±1,12 ^c	5,67 ±0,31 ^c
Control sin ganado	12,50 ±1,62 ^a	8 ±0,31 ^b	5,56 ±0,31 ^c	5,18 ±0,56 ^c	4,87 ±0,31 ^c	5,18 ±0,81 ^c	5,68 ±1,18 ^c	5,04 ±0,54 ^c

Comparando los valores de % PB entre meses en los diferentes tratamientos de corte y controles, se observa que en mayo todos los tratamientos de corte y controles presentaron valores similares ($P > 0,05$), mientras en junio ya se nota el efecto del fertilizante, siendo este tratamiento superior a los demás tratamientos y controles ($P < 0,05$), este efecto se extiende hasta agosto (Tabla II.16). En los demás meses el tratamiento 30 días y 30 días con fertilizante son superiores al tratamiento de corte cada 60 días y los controles.

Los resultados arriba están de acuerdo con el comportamiento fenológico de *Paspalum chaffanjonii*, de especie temprana, que produce la mayor parte del material vegetativo en el inicio de la estación de producción, para luego florecer (junio-julio). En los meses siguientes aumenta la proporción de tallos en relación a la producción de hojas. Este efecto es más acentuado con la menor intensidad de utilización, o sea el tratamiento de corte cada 30 días y 30 días con fertilizante presentaron valores de % PB superiores al valor considerado crítico para el ganado en toda la estación de producción.

La gramínea *Axonopus purpusii* presentó valores y comportamiento de % PB similar al *Paspalum chaffanjonii*. Las especies *Leersia hexandra* y *Panicum laxum* tuvieron en general valores superiores y mantuvieron la calidad por más tiempo en la estación de producción, especialmente en los controles (Tabla II.17). *Leersia hexandra* y *Panicum laxum* son especies características de áreas más húmedas (bajío bajo), mientras que *Axonopus purpusii* y *Paspalum chaffanjonii* son especies de banco o de la transición banco-bajío (bajío alto).

Tabla II.16: Porcentaje de proteína bruta de la gramínea *Paspalum chaffanjonii* en los distintos tratamientos de corte y controles en el año 1997, en un análisis entre meses y entre tratamientos. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

	30 días	30 días con fertilizante	60 días	Control con ganado	Control sin ganado
Mayo	12,43 ± 1,62 ^a	11,87 ± 0,81 ^a	-	13,75 ± 0,5 ^a	12,50 ± 1,62 ^a
Junio	8,31 ± 0,62 ^b	14,06 ± 1,18 ^a	7,68 ± 0,37 ^b	8,81 ± 0,37 ^b	8 ± 0,31 ^b
Julio	7,43 ± 0,31 ^b	13,50 ± 0,18 ^a	-	5,37 ± 0,56 ^c	5,56 ± 0,31 ^c
Agosto	7,56 ± 1,93 ^b	9,68 ± 0,50 ^a	7 ± 1,25 ^b	6,12 ± 0,75 ^b	5,18 ± 0,56 ^b
Septiembre	9,25 ± 1,5 ^a	8,43 ± 1,06 ^a	-	6,56 ± 1,06 ^c	4,87 ± 0,31 ^c
Octubre	9 ± 0,18 ^a	9 ± 1,06 ^a	6,62 ± 0,5 ^b	6,33 ± 1,19 ^{bc}	5,18 ± 0,81 ^c
Noviembre	8,87 ± 0,18 ^a	9 ± 0,12 ^a	-	6,31 ± 1,12 ^b	5,63 ± 1,18 ^b
Diciembre	7,56 ± 0,21 ^a	8,61 ± 0,37 ^a	5,64 ± 1,02 ^b	5,67 ± 0,31 ^b	5,04 ± 0,54 ^b

Tabla II.17: Porcentaje de PB de las gramíneas *Leersia hexandra*, *Panicum laxum* y *Axonopus purpusii*, en los diferentes tratamientos de corte y controles, en el año de 1997.

	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
T. 30 días	19,48	14,12	8,87	9,68	11,43	10,28	7,51	6,26
T. 30 días	19,31	13,71	7,81	11,25	9,27	9,84	-	6,04
T. 30 días	12,31	10,35	6,75	7,31	8,43	8,37	6,43	5,36
T. 30 días f.	14,18	16,62	-	14,75	12,12	11,12	7,62	6,05
T. 30 días f.	17,06	16,31	18	18,50	9,18	11,62	-	6,26
T. 30 días f.	11,12	12,12	10,87	8,12	8,06	8,87	6,56	5,29
T. 60 días	-	7,87	-	8,81	-	7,87	-	6,45
T. 60 días	-	8,06	-	7,87	-	7,25	-	6,33
T. 60 días	-	6,12	-	6,44	-	6,50	-	5,17
C/ ganado	-	8,81	7,18	8,68	7,12	7,31	5,31	5,05
C/ ganado	17,56	8,81	7,37	-	7,62	11,12	8,12	6,09
C/ ganado	-	6,43	-	-	6,75	8,87	-	5,52
S/ ganado	17,12	9,31	8,56	8,25	7,62	5,31	6,25	5,43
S/ ganado	15,87	6,93	6,44	5,94	6,44	5,68	7,18	6,14
S/ ganado	10,87	6,50	6,18	5,56	5,37	6,37	5,31	5,11

En la Tabla II.18 a II.20 se presentan los datos de los análisis de regresión entre los factores % humedad , % de N-mineral y producción aérea para los tratamientos de corte y controles. En los tratamientos de corte tanto el % de humedad como el % N-mineral explicaron un porcentaje muy bajo de la variaciones en la producción de biomasa aérea (<25 %), así como la interacción de estos dos factores. En el control con ganado los dos factores tuvieron la misma participación (50 %) y en control sin ganado la humedad fue responsable por 50 % de la producción mientras que el N-mineral tuvo una participación muy pequeña (18 %). La interacción de los factores en los controles no alteró el resultado dado por el factor que más explicó la producción aérea. Como en el año anterior existe otras variables además de humedad y N-mineral relacionadas con la producción de biomasa aérea, que podría ser los distintos manejo (tratamientos de corte) al que fueron sometidas las pequeñas áreas de esta sabana.

II.3.3.5. Intensidad de pastoreo en el segundo año

En la Tabla II.21 se presentan los datos de la intensidad de pastoreo del control con ganado, que igual que en el año anterior estaba sujeto a un pastoreo de 0,4 UA/ha. La intensidad se mantuvo en promedio de 25 %, con excepción de lo mes de septiembre cuando el área se inundó por rompimiento del dique, haciendo con que los animales buscasen otras áreas de pastoreo y en el mes de octubre, donde la intensidad de pastoreo fue en el orden de 62 %. En los dos últimos meses del periodo de producción, el ganado se movieron hacia sitios mas húmedos.

Tabla II.18: Regresión simple entre la humedad y la producción de los tratamientos de corte y los controles, en la estación de producción de 1997.

Tratamiento	N	Constante	humedad	R ²	P
30 días	8	16,753	0,473	0,106	0,431
30 días con fertilizante	8	3,303	3,158	0,240	0,218
60 días	4	135,353	-2,218	0,477	0,309
Con ganado	6	-203,453	15,812	0,493	0,120
Sin ganado	6	-76,102	6,514	0,182	0,399

Tabla II.19: Regresión simple entre el N-mineral y la producción de los tratamientos de corte y los controles, en la estación de producción de 1997.

Tratamiento	N	Constante	N-mineral	R ²	P
30 días	8	36,708	-1,106	0,051	0,591
30 días con fertilizante	8	60,396	2,260	0,013	0,787
60 días	4	86,838	-0,935	0,007	0,916
Con ganado	6	-153,873	45,668	0,485	0,125
Sin ganado	6	-176,199	36,018	0,50	0,116

Tabla II.20: Regresión múltiple entre la humedad, N-mineral y la producción de los tratamientos de corte y los controles, en la estación de producción de 1997.

Tratamiento	N	Constante	Humedad	N-mineral	R ²	P
30 días	8	27,151	1,038	-3,199	0,381	0,302
30 días con fertilizante	8	18,096	4,111	-5,035	0,283	0,435
60 días	4	122,293	-3,259	5,955	0,656	0,586
Con ganado	6	-248,976	9,725	27,203	0,592	0,261
Sin ganado	6	-169,042	-0,887	37,941	0,502	0,351

Tabla II.21: Intensidad de pastoreo del control con ganado en la estación de crecimiento del año 1997. Bio 1= biomasa media total disponible (g/m²) en el control con ganado; Bio 2= biomasa media total disponible (g/m²) de la jaula; IP= intensidad de pastoreo.

Mes	Bio 1	Bio 2	I. P.
Mayo	9,75	-	-
Junio	37,6	46,36	0,19
Julio	58,05	90,91	0,36
Agosto	63,01	82,52	0,23
Septiembre	215,02	244,33	0,12
Octubre	57,25	153,73	0,62
Noviembre	110,14	93,84	-
Diciembre	102,75	100,23	-

II.3.3.6. Productividad primaria aérea total en 1997

La productividad aérea total de los tratamientos de corte y de los controles presentó diferencias extremadamente significativas entre si ($F= 50,53$; $P<0,001$). Por el test de comparación de medias de Tukey-Kramer (Tabla II.22), podemos observar que la frecuencia de corte 30 días ($1,29 \pm 0,30 \text{ g/m}^2\cdot\text{día}$) es extremadamente inferior ($P<0,001$) del corte 30 días con fertilizante ($3,03 \pm 0,38 \text{ g/m}^2\cdot\text{día}$) y control con ganado ($3,00 \pm 0,38 \text{ g/m}^2\cdot\text{día}$). Presenta diferencia significativa ($P<0,05$) con corte 60 días ($2,07 \pm 0,38 \text{ g/m}^2\cdot\text{día}$) y control sin ganado ($1,91 \pm 0,42 \text{ g/ m}^2\cdot\text{día}$), apuntando que el corte con este intervalo es muy intenso, disminuyendo la producción total del bajío, cuando no hay fertilización.

La vegetación del bajío tuvo una respuesta muy positiva con relación a la fertilización (NPK+S), presentando una producción de biomasa aérea total 2,33 veces superior al tratamiento de corte 30 días, teniendo en cuenta que estaba sometida a la misma intensidad de corte que este tratamiento. Con respecto al tratamientos de corte cada 60 días y control sin ganado fue extremadamente superior ($P<0,001$) al corte cada 30 días. En relación al control con ganado fue similar ($P>0,05$). Apuntando que cuando la sabana es fertilizada con NPK+S el uso más intenso no causa daños a la vegetación, y ocurre sobrecompensación.

El tratamiento de corte cada 60 días tuvo una producción similar al control sin ganado y inferior al control con ganado ($P<0,05$). El control con ganado tuvo fue extremadamente superior ($P< 0,001$) al control sin ganado. De acuerdo con la hipótesis de Hilbert *et al.* (1981) el tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante y control con ganado, hubo sobrecompensación. En lo tratamiento de corte cada 60 días hubo compensación.

El consumo estimado a través de las jaulas del control con ganado representó 27,67 % de la producción aérea total del sistema y 63,62 % de la biomasa aérea disponible total producida.

Al considerar las biomásas aérea disponibles total y verde producidas (Tab II.23), observamos que solamente el tratamiento de corte cada 30 días fue inferior al control sin ganado. Corroborando con lo resultado observado cuando hicimos el análisis en relación la producción aérea total, donde la mayor intensidad de corte fue perjudicial a la vegetación. La fertilización NPK+S provocó un efecto contrario, es decir, el fertilizante contribuyó para el mayor valor de biomasa disponible total y verde en relación a los otros tratamientos de corte y control sin ganado. La biomasa aérea disponible total representó un promedio de 79% de la producción aérea total y la biomasa verde disponible 60%. Con excepción del control con ganado en que la biomasa verde disponible representó solamente 42% de la producción aérea total.

Considerando las variables biomasa aérea total y verde disponibles y la producción aérea total se puede afirmar que una intensidad de corte mas intensa (30 días) es perjudicial para la vegetación, pero con la fertilización NPK esto efecto negativo en la vegetación puede ser amortiguado.

Tabla II.22: Biomasa aérea total disponible (g/m^2), descomposición (g/m^2), consumo (g/m^2), biomasa residual (g/m^2) y producción aérea total en g/m^2 y $g/m^2 \cdot día$ en los distintos tratamientos de corte y en los controles en la estación de producción 1997 (225 días). Letras diferentes como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

	30 días	60 días	30 días con fert.	Control con ganado	Control sin ganado
Biomasa aérea total	230,58	355,12	593,83	293,78	355,53
disponible (ΔBT o ΔBC)					
Descomposición (ΣX)	6,75	10,45	8,93	16,42	15,11
Consumo (ΣC)				186,92	
Biomasa residual (Br)	54,39	101,28	79,73	178,37	58,77
Producción aérea total (PPAT) gr/m^2 y $gr/m^2/día$	$291,72 \pm 68,02^c$ $1,29 \pm 0,30$	$466,85 \pm 86,43^b$ $2,07 \pm 0,38$	$682,49 \pm 64,31^a$ $3,03 \pm 0,38$	$675,49 \pm 86,65^a$ $3,00 \pm 0,26$	$429,41 \pm 96,31^b$ $1,91 \pm 0,42$

Tabla II.23: Biomasa aérea disponible total producida (g/ m^2) y biomasa aérea disponible verde producida (g/ m^2) en los distintos tratamientos de corte y en los controles en la estación de producción 1997. Letras diferentes como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

	30 días	60 días	30 días con fert.	Control con ganado	Control sin ganado
Biomasa aérea total disponible	230,58 \pm 11,79 ^d	355,12 \pm 28,38 ^c	593,83 \pm 24,91 ^a	480,70 \pm 23,25 ^b	355,53 \pm 29,14 ^c
Biomasa aérea verde disponible	187,42 \pm 9,34 ^c	258,07 \pm 24,21 ^b	510,69 \pm 25,23 ^a	282,20 \pm 12,45 ^b	289,54 \pm 15,53 ^b

II.4._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El comportamiento de la biomasa aérea en la sabana hiperestacional (bajo-alto) estudiada es netamente estacional, existiendo un periodo de producción que corresponde al periodo de lluvias y un periodo seco donde prácticamente no hay crecimiento. Dentro del periodo de producción, desde el inicio de las lluvias en mayo hasta el final en diciembre, las gramíneas se desarrollan obedeciendo a un ciclo fenológico específico de un grupo de especies o de una especie. En la sabana hiperestacional, las principales gramíneas que participan de forma efectiva en la biomasa aérea, presentan un comportamiento de especie precoz, es decir, luego de las primeras lluvias ocurre un crecimiento vegetativo vigoroso hasta finales de julio, cuando se inicia la fase reproductiva, floreciendo por un periodo de pocas semanas. Después de esta fase reproductiva (septiembre- noviembre) presentan un nuevo periodo de crecimiento en el que la biomasa permanece verde. Esta fase es más larga en las gramíneas *Leersia hexandra*, *Panicum laxum* y *Axonopus purpusii*, como denota la mayor relación biomasa verde biomasa seca de estas especies en este periodo en comparación con *Paspalum chaffanjonii*. Según Morales y Berroterán (1991) *Axonopus purpusii* extiende su crecimiento hasta la estación seca.

La participación de las principales gramíneas en la biomasa aérea total no fue afectada por las intensidades de uso de la sabana en los dos años de evaluación, pero esta participación varió entre los 2 años. En el primer año, *Paspalum chaffanjonii* fue la especie dominante (70 %) mientras que en el segundo año la dominancia fue compartida con las otras gramíneas. Este comportamiento está relacionado con el disturbio provocado por la inundación del año 1996, cuando la precipitación estuvo por encima del promedio, esta situación solamente ocurrió en 1981, en una serie de 30 años. La brusca subida de las aguas provocó la mortalidad de las gramíneas que solo pueden tolerar láminas de agua menores. Después del descenso del agua *Paspalum chaffanjonii* tuvo un rápido restablecimiento en relación con las otras gramíneas.

Las diferentes intensidades de uso de la sabana hiperestacional tuvieron influencia directa sobre el contenido de proteína de las gramíneas. En general la mayor intensidad de uso aumentó el contenido de proteína foliar, debido a la menor

senescencia, en otras palabras, a una mayor relación biomasa verde/biomasa seca. Este comportamiento ya fue reportado en otros trabajos (Jameson, 1963, Zhang y Romo, 1995), donde concluyen que el corte o pastoreo son menos perjudiciales para la producción de proteína que para la producción de materia seca. Otro factor que aumentó el contenido de proteína en las gramíneas fue la fertilización con NPK+S, en *Paspalum chaffanjonii* este efecto se mantuvo por 90 días luego de la aplicación del fertilizante. García-Miragaya *et al.* (1983) en la sabana de *Trachypogon-Axonopus* en Venezuela, observaron un aumento en la concentración y en el contenido de nutrientes en la biomasa aérea con la aplicación de N, P y K (dosis de 100 kg.ha⁻¹ cada uno).

La respuesta del crecimiento de las plantas a los distintos intervalos de corte fue negativa para la mayor y menor intensidad de corte, o sea la frecuencia de corte cada 30 días y 90 días. Con un intervalo de corte cada 60 días hubo compensación parcial solamente en el segundo año de evaluación, y en tanto que en el área bajo manejo tradicional (0,4 UA/ha) hubo compensación total. La aplicación de fertilizante (NPK+S) estimuló el crecimiento de las plantas bajo mayor intensidad de corte promoviendo sobre-compensación. De acuerdo con Chapin *et al.* (1987), otros factores además del pastoreo pueden afectar el crecimiento compensatorio tales como: luz, nutrientes, temperatura, y agua. En el caso de la sabana estudiada, los nutrientes fueron un factor limitante para el crecimiento, así como el exceso de agua causó disminución en la producción aérea. Georgiadis *et al.* (1989) usaron el corte para simular el pastoreo y concluyeron que la producción fue reducida, no afectada o estimulada, dependiendo de los regímenes de agua y de fertilización. La máxima producción se obtuvo con pastoreo moderado y buena disponibilidad de agua, que coincidió con óptimas condiciones para los herbívoros es decir, la máxima concentración de nitrógeno en las hojas. Semmartin y Oosterheld (1996), indican que la inundación limita la habilidad de las plantas para compensar la remoción de tejidos. Kozłowski (1984), afirma que la inundación durante la estación de crecimiento es más perjudicial que durante la estación de reposo. Pero no fue posible hacer predicciones de la producción aérea del sistema estudiado basado solamente en el tenor de humedad y nitrógeno del suelo.

El intervalo entre cortes, mejor dicho el tiempo que las plantas tienen para recuperarse de la defoliación, fue fundamental para el crecimiento compensatorio. La

respuesta del pastoreo como una función de la frecuencia de defoliación puede ser curvilínea (Oesterheld y McNaughton, 1991). A la izquierda del pico de la curva, las plantas pueden no poseer suficiente área foliar para alcanzar los niveles de crecimiento del área no pastoreada (30 días) y a la derecha la tasa de crecimiento es similar al área no pastoreada (90 días). El pico de la curva ocurre con frecuencias intermedias de defoliación (60 días).

Existe una relación compleja entre la tasa de crecimiento relativo y la producción seguida del pastoreo. El pastoreo aumenta la tasa de crecimiento relativo (TCR) de las plantas. Pero, no está claro bajo que condiciones esto resulta en un efecto positivo sobre la productividad primaria. En algunas circunstancias, pequeños aumentos en la tasa de crecimiento relativo son suficientes para aumentar la producción mientras que en otros casos se necesitan grandes cambios. Uno de los requisitos para la compensación, es que la planta cortada debe tener una mayor tasa de crecimiento relativo que la planta no cortada (mayor tasa de crecimiento por unidad de biomasa) (Hilbert *et al.*, 1981). En el intervalo de corte de 60 días y en el área con manejo tradicional no se produjo crecimiento compensatorio, la TCR no fue superior a la área de exclusión en el caso del tratamiento de corte 60 días. Pero en el caso del intervalo de corte de 30 días, la igualdad de la TCR no promovió crecimiento compensatorio, debido a la menor área foliar remanente, pero con la fertilización hubo sobre-compensación o sea la producción aérea fue superior al área sin pastoreo. Las gramíneas y ciperáceas del Serengeti perdieron su potencial de crecimiento compensatorio cuando crecieron bajo condiciones de deficiencia de nitrógeno (McNaughton *et al.*, 1983). La fertilización acompañada de pastoreo resulta una condición ecológica óptima para la convergencia de plantas y animales, en tanto que la fertilización sin pastoreo parece limitar la tasa de crecimiento de las hierbas (Georgiadis *et al.*, 1989).

La producción aérea de la sabana hiperestacional de El Frío está dentro del promedio para este tipo de sabana. La producción aérea en la sabana bajo manejo tradicional en el según año varió entre 467-675 g/m², pudiendo alcanzar 682 g/m² con fertilizante y un uso más intenso (corte cada 30 días). En la sabana de Jaboncillo, Sarmiento y Vera (1979) encontraran valores de 600-700 g/m²/año, Tejos (1990) en las sabanas de Mantecal 200-300 g/m² y Escobar y González-Jiménez (1975) 500-900 g/m²

para la sabana de El Frío. Dentro de este rango de producción, Tejos (1990) estima una capacidad de carga de 0,43-0,67 UA/ha/año y Escobar y González-Jiménez (1975) de hasta 1 UA/ha, en el período de crecimiento activo. Considerando solamente el parámetro biomasa aérea total disponible en el según año, se pudo estimar una capacidad de carga de 0,6 UA/ha en el inicio del periodo de producción y de 1 UA/ha de agosto hasta diciembre, considerando la producción del área de exclusión. Mientras con fertilización (NPK+S) y sometida a una presión de corte mas intensa, esta sabana puede soportar hasta 1 UA/ha en este periodo inicial (junio-julio). En términos de calidad (%PB), basándose en el contenido de proteína de *Paspalum chaffanjonii*, la sabana solamente presenta déficit en PB a partir de noviembre y durante el periodo seco. El mayor contenido de proteína de las gramíneas *Leersia hexandra* y *Panicum laxum* (>7 %) favorecen el consumo por el ganado, lo que hace que estas sabanas más húmedas se consideren más productivas que las estacionales (González-Jiménez, 1979).

El consumo en el según año de evaluación estuvo asociado con la mayor disponibilidad de forrajeen, tanto que en el mes de octubre se obtuvo el mayor índice de pastoreo (62%), en los demás meses estuvieron en lo entorno de 25%. El ganado permaneció en esta sabana hasta noviembre, cuando la humedad del suelo fue inferior a 15%. Cuando relacionamos el consumo con la producción aérea total del sistema, este representó 27,67% en 1997. Pero cuando consideramos la producción de biomasa total disponible (arriba de 10 cm), que es realmente el material disponible para el pastoreo, esto valores son bien superior, 63,62%. Devidas y Puyravaud (1995) en las sabanas de Bandipur, India, encontraran valores de consumo bien superiores, en la orden de 64% de la producción aérea del sistema. Mientras estos autores admiten que este valor encontrado son superiores a otras sabanas del sur de la India y similares al de las sabanas del oeste del Africa.

Considerando los datos del comportamiento productivo y la calidad forrajera de la sabana hiperestacional, se pueden sacar las siguientes conclusiones:

1) Las principales gramíneas responsables de la producción aérea de la sabana estudiada son: *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*.

2) La mayor intensidad de uso aumentó el contenido de proteína foliar de las principales gramíneas de la sabana;

3) La fertilización con NPK+S aumentó la producción y el contenido de proteína de las principales gramíneas de la sabana;

4) Las plantas compensaron parcialmente el efecto de corte moderado (60 días) y compensaron totalmente el de la herbivoría tradicional (0,4 UA/ha);

5) Las plantas sobre-compensaron el efecto del corte más intenso (30 días) con fertilización NPK+S;

6) La sabana de bajío-alto está sub-utilizadas en el periodo de lluvia.

7) No es posible hacer predicciones de la producción aérea basado solamente en la humedad y nitrógeno del suelo.

II.5._ BIBLIOGRAFÍA

- BANYIKWA, F. F. (1988). The growth response of two East African perennial grasses to defoliation, nitrogen fertilizer and competition. *Oikos*, **51**: 25 - 30.
- BARRETO, G. R. (1994). Herbivoría en chigüires: un estudio de campo de las relaciones planta-animal. Tesis de Grado. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Vzla.
- BERTILLER, M. B. y DEFOSSÉ, G. E. (1990). Clipping effects upon primary productivity and senescence: study case on *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi in Patagonia semiarid grassland, Argentina. *Acta Oecologica*, **11** (1): 79 - 92.
- BERROTERÁN, J. L. (1994). Respuestas de *Trachypogon* a la frecuencia de defoliación en sabana de los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, **15** (1): 39-50.
- BILBAO, B. y MEDINA, E. (1990). Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. *Journal of Biogeography*, **17**: 421-425.
- BULLA, L.; PACHECO, J. y MIRANDA, R. (1980). Producción, descomposición, flujo de biomasa y diversidad en una sabana de banco del módulo experimental de Mantecal. *Acta Cienc. Venezuélica*, **31** (4): 331-338.
- CASTROVIEJO, S. y LÓPEZ, G. (1985). Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato El Frío" los Llanos de Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. Tomo XLV, n° 124, julio/diciembre.
- CHACÓN, E. (1992). Crecimiento compensatorio de *Panicum maximum*. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical, Fac. Ciencias, ULA-Mérida, Venezuela.
- CHANETON, E. J.; FACELLI, J. M. y LEON, R. J. C. (1988). Floristic change induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal Range Management*, **41** (6): 495-499.
- CHAPIN III, E. S. y McNAUGHTON, S. J. (1989). Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti Plains. *Oecologia*, **79** :551-557.
- CHAPIN, F. S.; BLOOM, A. J.; FIELD, C. B. y WARING; R. H. (1987). Plant responses to multiplique environmental factors. *Bioscience*, **37**: 49-57.

- COUGHENOUR, M. B.; MCNAUGHTON, S. J. y WALLACE, L. L. (1985). Responses of an African graminoid (*Themeda triandra* Forsk.) to frequent defoliation, nitrogen, and water: a limit to adaptation to herbivory. *Oecologia*, **68**: 105-110.
- DESHMUKH, I. (1986). Primary production of grassland in Nairobi National Park, Kenya. *Journal of Applied Ecology*, **23**: 115 - 123.
- DETLING, J. K. y PAINTER, E. L. (1983). Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia*, **57**: 65-71.
- DEVIDAS, S. y PUYRAVAUD, J. P. (1995). Primary productivity of the herbaceous layer in a grazed savanna woodland, Bandipur National Park, southern India. *Acta Oecologia*, **16**: 491-505.
- ESCOBAR, A. y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1975). Production primaire de la savane inondable. *3rd Int. Symposio Tropical Ecology (Lubumbashi)*.
- ESCOBAR, A. y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1976). Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del Llano Inundable con especial al chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Rev. Agronomía Tropical*, **26** (3): 215-227.
- FERGUSON-LAGUNA (1984). El cachicamo sabanero. Aspectos de su biología y ecología. Fondo Edit. Acta. Cient. Venez., Caracas. 129p.
- FISCHER, M. J.; LASCANO, C. E.; VERA, R. R. y RIPPSTEIN, G. (1992). Integrating the native savanna resource with improved pastures. En: Pastures for the Tropical Lowlands. CIAT Publication n° 211, cap. 6 pp 75-99.
- GARCÍA-BASTOS, L. H. (1972). Algunos cambios en las propiedades físicas y químicas en suelo del modulo experimental de Mantecal, Estado Apure. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **30** : 17-47.
- GARCÍA-MIRAGAYA, J. G.; SAN JOSÉ, J. J. y HERNANDEZ, J. I. (1983). Effect of added nitrogen, phosphorus and potassium on aboveground biomass production and nutrient content of *Trachypogon* savanna grasses. *Tropical Ecology*, **24** (1): 33-41.
- GEORGIADIS, N. J.; RUESS, R. W.; McNAUGHTON, S. J. y WESTERN, D. (1989). Ecological conditions that determine when grazing stimulate grass production. *Oecologia*, **81**: 316-322.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E (1977). Valor nutritivo y contenido mineral en relación a parámetros ambientales y fenología de los pastos tropicales: *Leersia hexandra* Swartz y *Axonopus purpusii* (Mez) Chase. TEG, Escuela de Biología, UCV, 177 pp.

- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1979). Primary and secondary productivity in flooded savannas. En: *Tropical grazing land ecosystems*. París, UNESCO/UNEP/FAO, p. 620-625.
- HERRERA, E. (1992). The effect of harvesting on the age structure and body size of a capybara population. *Ecotropicos*, 5 (1): 20-25.
- HILBERT, D. W.; SWIFT, D. M.; DETLING, J. K. y DYER, M. I. (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51: 14-18.
- HJÄLTÉN, J., DANELL, K. y ERICSON, L. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology*, 74: 1136 - 1142.
- JAMESON, D. A. (1963). Responses of individual plants to harvesting. *The Botanical Review*, 29: 532-594.
- KOZLOWSKI, T. T. 1984. Plant responses to flooding of soil. *Bioscience*, 34 (3): 162-167.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, D.; GARCIA, M. y NIÑO, M. (1994). Input and output of nutrients in a dicked flooded savanna. *Journal. Applied Ecology*, 31: 303-312.
- McNAUGHTON, S. J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *Am. Nat.*, 113- 691-703.0
- McNAUGHTON, S. J. (1983). Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- McNAUGHTON, S. J. (1983). Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecology Monography*., 53: 291-320.
- McNAUGHTON, S. J. y CHAPIN III, F. S. (1985). Effect of phosphorus nutrition and defoliation on C₄ graminoids from the Serengeti Plain. *Ecology*, 66: 1617-1629.
- MEDINA, E.; MENDOZA, A. y MONTES, R. (1977). Balance nutricional y producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon* de Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 33: 101-120.
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. y LAUENROTH, W. K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivory on grassland community structure. *Am. Nat.*, 132: 87-106.

- MORALES, M. B. y BERROTERÁN, J. L. (1991). Producción y crecimiento de *Axonopus purpusii* en Sabanas de los Llanos Altos Venezolanos. *Acta Biol. Venez.*, **13** (1-2): 137-150.
- MÜLLER, L.(1961). Un aparato microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*, **11**: 17-25.
- OESTERHELD, M. y McNAUGHTON, S. J. (1991a). Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, **85**: 305 - 313.
- OESTERHELD, M. y McNAUGHTON, S. J. (1991b). Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia*, **88**: 153-156.
- OJASTI, J.(1978). The relation between population and production of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Tesis Doctoral. University of Georgia, Athens.
- PAINTER, K. N.; DETLING, J. K. y STEINGRAEBER, D. A. (1993). Plant morphology and grazing history: relationship between native grasses and herbivores. *Vegetatio* **106**: 37-62.
- RAMIA, M. (1959). *Las sabanas de Apure*. Caracas, Ministerio de Agricultura y Cría. 134p..
- RAMIA, M. (1972). Cambios en la vegetación de las sabanas del hatu El Frío (Alto Apure) causado por diques. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, **30** (124-125): 57-90.
- RAMIA, M. (1974) Estudio ecológico del Módulo Experimental de Mantecal (Alto Apure). *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, **31** (128-129): 117-142.
- RAMIA, M. (1977). Observaciones fenológicas en las sabanas del Medio Apure. *Acta Botánica Venezuéllica*, **12** (1-4): 171-206.
- RAVENTÓS, J. (1991). Competencia en tres gramíneas de la Sabana Estacional. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, Fac. Ciencias, ULA-Mérida, Vzla.
- RUESS, R. W.; McNAUGHTON, S. J. y COUGHENOUR, M. B. (1983). The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an east african sedge. *Oecologia*, **59**: 253 - 261.
- SALA, O. E.; DEREGIBUS, V. A.; SCHLICHTER, T. y ALIPPE, H. (1981). Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal Range Management*, **34**: 48-51.
- SAN JOSÉ, J. J. y GARCÍA-MIRAGAYA, J. (1978). Factores ecologicos operacionales en la producción de materia organica de las sabanas de *Trachypogon*. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **35** (139): 347-374.

- SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. (1975). Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. pp. 151-164, En: F. B. Golley y E. Medina (Eds). Tropical Ecological Systems. Springer Verlag, New York.
- SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. (1976). Organic matter production in the *Trachypogon* savanna at Calabozo, Venezuela. *Tropical Ecology*, 17 (2): 113-123.
- SARMIENTO, G. (1978). Estructura y Funcionamiento de Sabanas Neotropicales. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes.
- SARMIENTO, G. (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. pp 15-56. En: G. Sarmiento (Com.) Las sabanas americanas. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SARMIENTO, G. (1992). Adaptative strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3: 325-336.
- SARMIENTO, G. y MONASTERIO, M. (1975). Utilización y Manejo de Sabanas Tropicales. Un Programa de Investigación en Ingeniería Ecológica para Las Sabanas Del Alto Apure, Venezuela. 113 pág.
- SARMIENTO, G. y VERA, M. (1979). Composición , estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 136: 5-41.
- SEMMARTIN, M. y OESTERHELD, M. (1996). Effect of grazing pattern on primary productivity. *Oikos*, 75: 431-436.
- SIMOES, M. y BARUCH, Z. (1991). Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C4 grasses. *Oecologia*, 88: 173-180.
- SNEDECOR, G. W. y COCHRAN, W. C. (1980). Statistical methods. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- TEJOS, R. (1979). Efecto del nitrógeno y fósforo sobre la producción de forraje de una sabana. *Agronomía Tropical*, 29 (3): 01-13.
- TEJOS, R. (1982). Efecto del potasio y azufre sobre el pastizal nativo de una sabana. I. Producción, contenido de materia seca y composición botánica. *Agronomía Tropical*, 29 (6): 01-13.
- TEJOS, R. (1984). Valor nutritivo del pasto lambedora (*Leersia hexandra* Sw) durante el período inundado de la sabana de Apure, Venezuela. *Revista UNELLEZ de Ciencias y Tecnología*, 2 (5): 9-12.

- TEJOS, R., SHARGEL, R. y BERRADE, F. (1990). Características y perspectivas de utilización de sabanas neotropicales en Venezuela. En Sarmiento, G. (Compilador):, *Las Sabanas Americanas*, 163-190. Centro de Investigaciones de Los Andes Tropicales. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- THOMAS, D.; VERA, R. R.; LASCANO, C. Y FISCHER, M. J. (1990). Uso y mejoramiento de pasturas en las sabanas neotropicales. pp. 141-162. En: G. Sarmiento (Comp.) *Las Sabanas Americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- WYSIECKY, M. L. (1993). Productividad primaria neta aérea de un pastizal natural de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, **69** (1): 23-29.
- ZHANG, J. y ROMO, J. T. (1995). Impacts of defoliation on tiller production and survival in northern wheatgrass. *J. Range Manage.*, **48**: 115-120.

COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN

CAPITULO III

PRODUCCIÓN SUBTERRÁNEA BAJO DIFERENTES PRESIONES DE PASTOREO Y FERTILIZACIÓN

III.1._ INTRODUCCIÓN

La biomasa subterránea es el compartimiento más importante y menos conocido del ecosistema sabana. Su importancia en este sistema es debido a la mayor inversión en estructuras subterráneas comparativamente con otros ecosistemas como los bosques, en los cuales la mayor parte de la biomasa es madera. Bulla *et al.* (1980b) trabajando en sabanas de Mantecal, hallaron que en determinada época del año el peso seco de la biomasa subterránea podía llegar a quintuplicar el de la porción aérea del sistema.

La distribución de la biomasa hipógea de las plantas herbáceas en general se concentra en los horizontes más superficiales del suelo, y esta concentración es aún mayor en suelos mal drenados. En las sabanas de banco, bajío y estero la distribución vertical de las raíces presenta diferencias en función de los distintos gradientes topográficos en los cuales se encuentran. En los bancos, ubicados en las partes más altas menos inundables, las raíces alcanzan profundidades por debajo de los 50 centímetros (25% de la biomasa en la época de sequía). En bancos modulados la mayor parte de las raíces están en los 10 centímetros superficiales (63% en la época de sequía y 70% en la de lluvias). En los bajíos, en la época de lluvia la mayor parte de las raíces está entre los primeros 10 centímetros de profundidad (50%) y por debajo de 50 centímetros no hay raíces. En la época seca la distribución es menos superficial, alcanzando mayores profundidades, llegando a 50 y 100 centímetros con 17% de las raíces (Sarmiento y Vera, 1979).

En las sabanas de banco, bajo y estero, el comportamiento estacional de las raíces es similar. Alcanza valores mínimos al final de la época de sequía y al comenzar las lluvias, incrementan su biomasa lentamente y simultáneamente con la biomasa aérea o un poco más tarde. Cuando el periodo de inundación se alarga u ocurre inundación en zonas normalmente secas, hay mortalidad de las raíces (Bulla *et al.*, 1981). En el bajo estudiado por Bulla *et al.* (1980a), las raíces presentaron comportamiento bimodal con un valor máximo coincidente con el pico de producción al comienzo de las lluvias (467 g/m²) y otro antes de la época seca (477 g/m²). Los valores mínimos corresponden al pico de inundación (317 g/m²) y al final de la época seca (330 g/m²). En los esteros la biomasa máxima es en septiembre (964 g/m²) y la mínima en mayo (378 g/m²) (Bulla *et al.*, 1980b).

En las sabanas bien drenadas de la región de Calabozo, San José y Medina (1977), estudiando la biomasa subterránea encontraron 270 g/m² en el área protegida y 170 g/m² en un área quemada. En los Llanos de Barinas la biomasa hipógea es mayor, alcanzando valores de 900 a 1.400 g/m² en los primeros 20 centímetros, 1.100 a 1.900 g/m² en todo el perfil. Las sabanas del sur del Estado Guárico también presentan biomasa subterránea dentro de estos rangos (Sarmiento y Vera, 1979).

El comportamiento de las raíces de las sabanas africanas de Kenia (Kinyamario y Imbamba, 1992) y Serengeti (McNaughton *et al.*, 1998) difieren en parte de las sabanas Neotropicales, presentan valores mínimos en la estación húmeda y máximo en la transición de la estación húmeda - seca. Este comportamiento, según McNaughton *et al.* (1998) indica que la biomasa de las raíces disminuye en el inicio de la estación húmeda soportando el crecimiento de la biomasa aérea, aumentando durante la estación húmeda y alcanza el máximo al final de la estación húmeda, con el transporte de nutrientes de la biomasa aérea antes de esta entrar en el periodo de reposo. Este material almacenado en las raíces es utilizado en lo inicio de la siguiente estación de producción para la captación de nutrientes y el crecimiento de la parte aérea.

Los principales factores que influyen la producción de las sabanas son la humedad del suelo, los nutrientes, la herbivoría y el fuego (Huntley y Walker, 1982; Sarmiento, 1984). Muchos trabajos demuestran la dependencia de agua por las raíces

para su crecimiento. En áreas con disponibilidad de agua restringida durante un periodo, la respuesta de las raíces es inmediata, iniciando el crecimiento rápidamente con la consiguiente absorción de agua y nutrientes (Hunt y Nicholls, 1986; Andren y Paustian, 1987 y Pandley y Singh, 1992). También la alta mineralización en el suelo promueve la rápida proliferación de raíces, resultando en un aumento en la absorción de nutrientes (Jackson y Caldwell, 1993).

La respuesta de la biomasa subterránea al pastoreo, así como la de la biomasa aérea, está asociada a varios factores, como: a) propiedades adaptativas de la interacción planta - herbívoro; b) cómo estas adaptaciones afectan las interacciones entre los dos niveles tróficos, y c) variaciones geológicas/meteorológicas (McNaughton *et al.*, 1998).

La respuesta de las raíces a la intensidad de la herbivoría es muy contradictoria. Algunos estudios indican que la herbivoría no tiene efecto sobre la biomasa de raíces (Cargill y Jeffries, 1984; Milchunas y Lauenroth, 1989, McNaughton *et al.*, 1998). Otros como Sims y Singh, (1978), afirman que la herbivoría aumenta la biomasa de raíces, y muchos afirman que tiene efecto negativo, es decir, reduce la biomasa de raíces (Pandey y Singh, 1991; Oosterheld, 1992). Esta reducción depende de la severidad y frecuencia de la defoliación (Albertson *et al.*, 1953).

La afirmación clásica de que invariablemente un aumento en el crecimiento de los vástagos, debido a la defoliación, conduciría a una disminución del crecimiento de raíces está basado en dos hipótesis: a) plantas no sometidas a defoliación funcionan con la máxima capacidad fisiológica, mejor dicho el pastoreo reduce la capacidad fisiológica de las plantas; b) el crecimiento raíces/vástagos y la alocaación son procesos de suma cero. McNaughton *et al.* (1998), criticando esta segunda afirmación concluyen que, si la misma fuera correcta, la defoliación invariablemente disminuiría el crecimiento y desviaría recursos de las raíces para el crecimiento de los vástagos, indicando que esta hipótesis es inválida para una escala de tiempo ecológica.

Nuestras hipótesis para este trabajo son las siguientes: a) El aumento de la intensidad de utilización de la sabana hiperestacional afectan negativamente la biomasa

de raíces; b) El aumento en la disponibilidad de nutrientes afecta positivamente el desarrollo de las raíces.

III.2._ MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1. Determinación de la biomasa subterránea

La determinación de la biomasa subterránea fue realizada en dos períodos: final y principio de la estación de lluvia en el inicio del periodo experimental (diciembre de 1995 y mayo de 1996). En los demás años las coletas fueron realizadas al final del período de producción (diciembre de 1996 y 1997). Las muestras de suelo fueron colectadas a la profundidad de 0-10 y 10-20 centímetros, a razón de 5 cubos de 20x20x10 centímetros por parcela, totalizando 20 muestras por tratamiento. El material fue llevado al laboratorio, donde se hizo la separación de todo el material vegetal por tamizado, lavado y decantación. Después, fueron secados en estufa hasta alcanzar peso constante, a 80° C, y anotándose su peso final. Todos los valores fueron expresados en g/m^2 y son promedios de 20 muestras.

Para conocer la distribución vertical de la biomasa subterránea se hizo un muestreo en julio de 1997, a través de una calicata de 2 metros de profundidad. Los muestreos se hicieron de acuerdo con los horizontes determinados en la calicata. Se tomaron 3 muestras en cada horizonte. Los procedimientos de laboratorio fueron iguales al descrito anteriormente.

Los efectos de las frecuencias de corte y de los controles con y sin animales, sobre la biomasa subterránea total, fueron analizados con un diseño factorial de varianza con tres factores: tratamiento y controles; bloque; época del año y entre años, a través de un modelo lineal estadístico (SAS, 1985). Donde fueron detectadas diferencias significativas ($P < 0,05$), fue usado el análisis de medias (Snedecor y Cochran, 1980).

III.3._ RESULTADOS

III.3.1. Distribución vertical de las raíces

En la Figura III.1 se presentan los datos promedios de biomasa de raíces y su distribución en los horizontes del suelo en el inicio de la época húmeda de 1997. La mayor parte de las raíces se encuentra en los 10 centímetros superficiales $1.028,75 \text{ g/m}^2$ (70,74 %), $313,00 \text{ g/m}^2$ (21,52 %) entre 10 y 30 centímetros y $112,50 \text{ g/m}^2$ (7,73 %) entre 30 y 50 centímetros. No se encontraron casi raíces por debajo de los 50 centímetros de profundidad.

III.3.2. Biomasa subterránea al final del período de producción de 1996

La biomasa de las raíces no fue distinta entre los diferentes tratamientos de corte y controles ($P > 0,082$), a pesar de que los valores promedios del tratamiento 30 días de corte resultaron inferiores a los demás ($732,55 \pm 157,30 \text{ g/m}^2$) (Tabla III.1).

III.3.3. Biomasa subterránea al final del período de producción de 1997

Los tratamientos de corte cada 30 días y 60 días presentaron valores de biomasa subterránea similares ($P > 0,05$). Tampoco la aplicación del fertilizante tuvo efecto en la producción de raíces, como sucedió con la biomasa aérea a una intensidad de corte cada 30 días (Tabla III.2).

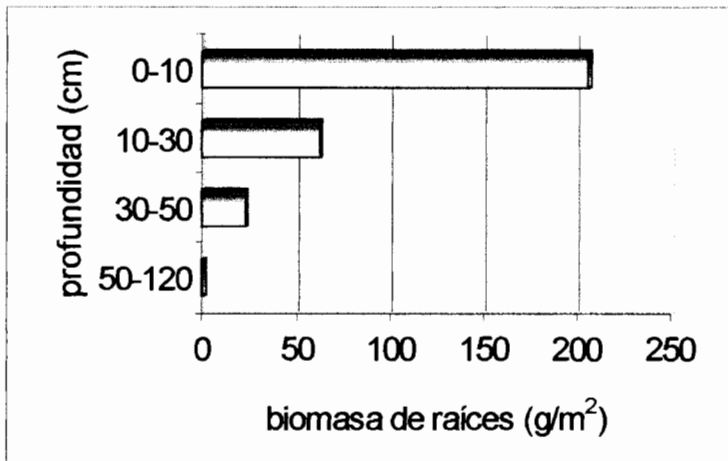


Figura III.1: Distribución vertical de la biomasa de raíces de la sabana hiperestacional pastoreada (g/m²), en junio de 1997 Hato El Frío, Estado Apure.

Tabla III.1: Biomasa subterránea (g/m^2) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1996. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

TRATAMIENTOS	1996
30 días	732,55 \pm 157,30 ^a
60 días	903,15 \pm 306,30 ^a
90 días	892,10 \pm 180,20 ^a
CONTROLES	
Con ganado	875,45 \pm 257,80 ^a
Sin ganado	836,45 \pm 88,15 ^a

Tabla III.2: Biomasa subterránea (g/m^2) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

TRATAMIENTOS	1997
30 días	1.909,50 \pm 190,80 ^a
30 días con fertilizante	1.718,75 \pm 374,45 ^{ab}
60 días	1.828,50 \pm 167,20 ^{ab}
CONTROLES	
Con ganado	1.638,05 \pm 230,35 ^{ab}
Sin ganado	1.567,30 \pm 181,90 ^b

Los controles con y sin ganado no fueron estadísticamente diferentes ($P > 0,05$), presentando valores de biomasa de raíces muy similares, $1.638,05 \pm 230,35$ y $1.567,30 \pm 181,90$ respectivamente. Comparados con los tratamientos de corte, el control sin ganado o exclusión ($1.567,30 \pm 1181,90$) fue inferior al tratamiento de corte cada 30 días ($1.909,50 \pm 190,80$) ($P < 0,01$), mientras que el control con ganado ($1.638,05 \pm 230,35$) fue similar a los tratamientos de corte ($P > 0,05$). En el año de 1997 la mayor intensidad de uso de estas sabanas no se tradujo en una disminución de la biomasa de raíces, por el contrario el área no pastoreada presentó menor biomasa de raíces que el tratamiento de corte más frecuente.

III.3.4. Biomasa subterránea del final del periodo de producción de los años 1996 y 1997

La comparación de la biomasa de raíces al final del periodo de producción de 1996 y de 1997 en los distintos tratamientos de corte y controles aparece en la Tabla III.3. Los tratamientos de corte y controles del año 1996 fueron netamente inferiores al año 1997 ($P < 0,0001$). Este hecho puede ser explicado en parte por la pluviosidad, que en el año 1996 (1.826 mm) fue bien superior al promedio anual ($\chi = 1.465,7$ mm; $N = 28$). El exceso de agua en este año provocó la inundación en toda el área, con la consecuente mortalidad de raíces.

III.3.5. Biomasa subterránea al inicio y al final del periodo de producción en el área bajo pastoreo, en el año 1996

La biomasa de raíces del área pastoreada al inicio de la estación de producción (mayo) del área pastoreada ($1.098,00 \pm 318,30$ g/m²) fue significativamente ($P < 0,02$) superior a la biomasa al final del periodo de producción ($875,48 \pm 257,80$ g/m²).

Tabla III.3: Biomasa subterránea (g/m^2) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1996 y 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

TRATAMIENTOS	1996	1997
30 días	732,55 \pm 157,30 ^b	1.909,50 \pm 190,80 ^a
30 días con fertilizante	-	1.718,75 \pm 374,45 ^a
60 días	903,15 \pm 180,20 ^b	1.828,50 \pm 167,20 ^a
90 días	892,10 \pm 88,15 ^b	-
CONTROLES		
Con ganado	875,45 \pm 257,80 ^b	1.638,05 \pm 230,35 ^a
Sin ganado	836,45 \pm 88,15 ^b	1.567,30 \pm 181,90 ^a

III.3.6. Biomasa subterránea del área pastoreada al final del periodo de producción de 1995, 1996 y 1997

La biomasa de raíces al final del periodo de producción de 1995 ($772,15 \pm 170,15$ g/m²) fue similar ($P > 0,05$) al año del 1996 ($875,45 \pm 257,80$ g/m²) y muy inferior ($P < 0,001$) al año de 1997 ($1.635,00 \pm 230,35$ g/m²), así como la biomasa de raíces del año de 1996 también fue inferior a la del año 1997 ($P < 0,001$). El único factor de cambio entre los años, en cuanto al aspecto de las variables abióticas que pueden explicar estas diferentes biomásas de raíces es la precipitación. Esta fue inferior al promedio en 1995, superior en 1996 y similar en 1997. Tomando en cuenta que tanto el exceso de agua como su poca disponibilidad, pueden reflejarse en la disminución de la biomasa radical.

III.4._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La distribución vertical de las raíces de las plantas herbáceas de la sabana hiperestacional en la época de lluvia, obedeció el patrón general para este tipo de sabana, es decir la mayor parte de los órganos subterráneos se concentran en los 10 centímetros superiores del suelo y hubo un descenso brusco con la profundidad. Esta distribución está asociada al impedimento físico derivado de las concreciones y la estructura masiva que aparecen a partir de los 50 centímetros, desapareciendo cualquier actividad biológica por debajo de esta profundidad. Bulla *et al.* (1980a), en este tipo de sabana, no encontraron diferencias significativas en la distribución de las raíces entre la época seca y la húmeda. La concentración de las raíces en la camada superior del suelo hace que la biomasa subterránea responda rápidamente a las primeras lluvias y simultáneamente genera pulsos de crecimiento en la biomasa aérea por la captura de agua y nutrientes que se torna disponible para los retoños (Singh *et al.*, 1989).

El comportamiento de la biomasa subterránea frente a la intensidad de herbivoría fue muy distinto en los dos años de estudio. En el primer año, aparentemente la producción de raíces no fue afectada por la herbivoría. En el segundo año la área no pastoreada tuvo la menor biomasa de raíces, y la que tuvo utilización más intensa la mayor biomasa. Estas respuestas diferentes en la misma sabana, en parte se deben a las diferentes precipitaciones en estos dos años, ya que en el primer año el exceso de agua afectó negativamente no solamente la relación con respecto a la herbivoría sino también la producción de biomasa de raíces, que en este año fue muy inferior al año siguiente (1997). Esta respuesta es corroborada cuando analizamos la biomasa de las raíces del área bajo pastoreo tradicional, durante tres años muy distintos, en lo que se refiere a la pluviosidad total. Observamos que tanto el exceso como la deficiencia de agua afectaron negativamente la producción de raíces.

El exceso de agua en áreas normalmente no inundables, o a una profundidad no común, provoca una cierta mortalidad de las raíces (Bulla *et al.*, 1981). Esta mortalidad en parte es debido a la anorexia provocada por la inundación. Según Jackson y Drew (1984), raíces bajo esta condición requieren una alta inversión de carbono y nutrientes para mantenerse y crecer. Esta disfunción en las raíces se refleja directamente en el

crecimiento de la biomasa aérea. En el Capítulo I, observamos que la biomasa aérea cosechada en el año con inundación (1996) fue 25 % inferior a la del año 1997, con excepción del tratamiento con la más alta intensidad de uso que no cambió. Mientras que la reducción en la biomasa de raíces no siempre se traduce en reducción de la biomasa aérea. Existe un mecanismo de compensación en las raíces que aumenta el crecimiento de la biomasa aérea sostenida por unidad de masa de raíces, el cual puede resultar de la menor proporción de raíces suberizadas, o también porque bajo estas condiciones disminuye la restricción de agua y nutrientes, aumentando la actividad media por unidad de raíces (Barber, 1962).

Oosterheld y McNaughton (1991), estudiaron el efecto de la inundación y el pastoreo en las sabanas de Serengeti, encontrando que el efecto combinado de la inundación y el pastoreo fue más deletéreo para el crecimiento de las plantas que el efecto individual de cada uno de estos dos factores. La inundación, en contraste con el estrés por sequía, interactúa negativamente con el pastoreo, por lo que especies adaptadas a la inundación son menos tolerantes al pastoreo y viceversa.

Además del efecto del agua, la defoliación en si puede disminuir (Albertson *et al.*, 1953; Jameson, 1963; Ruess *et al.*, 1983; Pandley y Singh, 1991; Chacón y Sarmiento, 1995), aumentar o no influenciar la biomasa de raíces (Sims y Singh, 1978; Milchunas y Lauenroth, 1989; McNaughton *et al.*, 1998). Según McNaughton *et al.* (1998), la respuesta de las raíces de las gramíneas a la defoliación, así como la de la biomasa aérea, está asociada a la historia co-evolutiva de plantas y herbívoros, conduciendo a un mecanismo de retro-alimentación que disminuye el efecto deletéreo de la defoliación. Entre estas adaptaciones está la rápida reorganización de los procesos fisiológicos y de los procesos de alocación de agua y nutrientes después de la defoliación.

En la sabana hiperestacional, las diferencias interanuales en el comportamiento de las raíces frente la defoliación, además del efecto de la precipitación, deben estar asociadas a otros mecanismos como la intensidad de utilización. Estos resultados no pueden ser tomados como conclusivos de que el pastoreo pesado en la sabana hiperestacional no influencia, o hasta beneficia la biomasa de raíces, dado que son resultados basados en sólo dos años de datos. Según Zhang y Romo (1994), el

mantenimiento de las raíces después de la defoliación puede reducir la cantidad de carbono que se invierte en la producción de vástagos, reduciendo así la tolerancia de las plantas al pastoreo. Albertson *et al.* (1953), en la planicie central de Kansas, observaron que en los dos primeros años la biomasa de las raíces bajo pastoreo pesado fue superior la de pastoreo moderado y en ausencia de pastoreo. Pero, este comportamiento cambió en los años siguientes, siendo que al final de 6 años de evaluación, la biomasa de raíces del tratamiento bajo pastoreo pesado fue 50 % inferior al pastoreo moderado y la exclusión. El mismo comportamiento en relación a la biomasa de raíces fue detectado por Zhang y Romo (1994) en una comunidad de *Agropyron dasystachyum* en Saskatoon, Canadá. En el segundo año de estudio la biomasa de raíces no fue afectada por el pastoreo más pesado, pero después del tercer año la biomasa de raíces disminuyó drásticamente, probablemente debido al efecto acumulativo de la defoliación y el déficit del carbono.

El modelo de comportamiento de la biomasa de raíces a lo largo del año está íntimamente asociado con la distribución de la precipitación como podemos observar en base a algunas muestras de raíces tomadas en el área pastoreada. En general ocurre una realocación de la energía a las raíces en el inicio de la época seca. Como estas sabanas son quemadas, este material de reserva de las raíces se conserva para promover el crecimiento inicial de la parte aérea de las plantas en el inicio de la época de lluvia. Durante la época de lluvia las raíces retoman el crecimiento, llegando al lo máximo al final de la estación húmeda (en el año de 1997). En el primer año, debido a la inundación, la biomasa de raíces disminuyó en este periodo. Este comportamiento está de acuerdo a lo encontrado por Bulla *et al.* (1980) para el mismo tipo de sabana, así como para las sabanas africanas (McNaughton *et al.*, 1998).

Basados en los resultados de este experimento podemos llegar a las siguientes conclusiones acerca de la biomasa de raíces:

- 1) La distribución vertical de las raíces es superficial, encontrándose el 71 % en los 10 centímetros superficiales mientras que debajo de 50 centímetros no existen raíces;
- 2) La biomasa de raíces es influenciada negativamente por el tiempo prolongado de inundación;
- 3) El proceso de fertilización no tuvo influencia sobre la biomasa de raíces;
- 4) La biomasa de raíces no fue influenciada por las diferentes intensidades de uso.

III.5._ BIBLIOGRAFÍA

- ALBERTSON, F. W.; RIEGEL, A. y LUNCHBAUGH, J. L. (1953). Effects of different intensities of clipping on short grasses in West-Central Kansas. *Ecology*, **34** (1): 1-20.
- ANDREN, O. y PAUSTIAN, K. (1987). Barley straw decomposition in the field: a comparison of models. *Ecology*, **68**: 1190-1200.
- BARBER, S. A. (1962). A diffusion and mass-flow concept of soil nutrient availability. *Soil Science*, **93**: 39-42.
- BULLA, L. (1979). Estabilidad, dinámica del mantillo y descomposición en una sabana tropical inundable. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **135**: 123-135.
- BULLA, L.; MIRANDA, R. y PACHECO, J. (1980 a). Producción, descomposición, flujo de materia orgánica y diversidad en una sabana de banco del Modulo Experimental de Mantecal (Estado Apure, Venezuela). *Acta Cient. Venezolana*, **31**: 31-38.
- BULLA, L.; PACHECO, J. y MIRANDA, R. (1980 b). Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en Mantecal (Venezuela). *Acta Cient. Venezolana*, **31**: 339-344.
- BULLA, L.; PACHECO, J. y MIRANDA, R. (1981). A simple model for the measurement of primary productions in grasslands. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **136**: 281-304.
- CARGILL, S. M. y JEFFERIES, R. L. (1984). Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, **21**: 657-668.
- CHACÓN-MORENO, E. y SARMIENTO, G. (1995). Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea tropical, *Panicum maximum* (Tipo común) sometida a diferentes frecuencias de corte. *Turrialba*, **45**: 8-18.
- HUNT, R. y NICHOLLS, R. O. (1986). Stress and coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. *Oikos*, **47**: 149-158.
- HUNTLEY, B. J. y WALKER, B. H. (1982). *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin.
- JACKSON, M. B. y DREW, M. C. (1984). Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. En: *Flooding on plant growth*. Ed. by T. T. Kozłowski. Academic Press, London. pp. 47-128.
- JACKSON, R. B. y CALDWELL, M. M. (1993). The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, **74**: 612-614.

- JAMESON, D. A. (1963). Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review*, **29**: 532-594.
- KINYAMARIO, J. I. y IMBAMBA, S. K. (1992). Savanna at Nairobi National Park, Nairobi. En: S. P. Long, M. B. Jones y M. J. Roberts (eds.). pp 25-69. *Primary productivity of grass ecosystems of the tropics and sub-tropics*. Chapman y Hall, London, UK.
- McNAUGHTON, S. J.; BANYIKWA, F. F. y McNAUGHTON, M. M. (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology*, **79** (2): 587-592.
- MILCHUNAS, D. S. y LAUENROTH, W. K. (1989). Three dimensional distribution of vegetation to grazing and topography in the shortgrass steppe. *Oikos*, **55**: 82-86.
- OESTERHELD, M. (1992). Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, **92**: 313-316.
- OESTERHELD, M. y McNAUGHTON, S. J. (1991). Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia*, **88**: 153-156.
- PANDEY, C. B. y SINGH, J. S. (1991). Influence of grazing and soil conditions on secondary savanna vegetation in India. *Journal Vegetatio Science*, **2**: 95-102.
- PANDEY, C. B. y SINGH, J. S. (1992). Influence of rainfall and grazing on belowground dynamics in a dry tropical savanna. *Canadian Journal of Botany*, **70**: 1885-1890.
- RUESS, R. W.; McNAUGHTON, S. J. y COUGHENOUR, M. B. (1983). The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an east African sedge. *Oecologia*, **59**: 253-261.
- SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. (1977). Producción de materia orgánica en la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **134**: 75-100.
- SARMIENTO, G. (1984). *The ecology of Neotropical savannas*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- SARMIENTO, G. y VERA, R. (1979). Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, **136**: 5-41.
- SAS Institute Inc. (1985). SAS/ETSTM user's guide, version 5 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SIMS, P. L. y SINGH, J. S. (1978). The structure and function of ten western North American grasslands. II. Intra-seasonal dynamics in primary producer compartments. *Journal of Ecology*, **66**: 547-572.

- SINGH, J. S.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, R. S. y SRIVASTAVA, S. C. (1989). Microbial biomass acts as a source of plant nutrient in dry tropical forest and savanna. *Nature* (London), **338**: 499-500.
- SNEDECOR, G. W. y COCHRAN, W. C. (1980). *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- ZHANG, J. y ROMO, J. T. (1994). Defoliation of a northern wheatgrass community: Above and belowground phytomass productivity. *J. Range Management*, **47** (4): 279-284.

COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO DE UNA SABANA HIPERESTACIONAL BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE UTILIZACIÓN

CAPITULO IV

LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y LA BIOMASA RESIDUAL EN LA DETERMINACIÓN DEL USO SUSTENTABLE DE LAS SABANAS INUNDABLES

IV.1._ INTRODUCCIÓN

La definición de capacidad de soporte o carga, en el sentido vernáculo, es el número máximo de animales de una dada especie que puede sostener una determinada área sin causar daños a la misma. El pastoreo en si puede causar la muerte o promover el rebrote de las comunidades dependiendo de la intensidad del pastoreo y de la historia evolutiva de estas pasturas. El sobrepastoreo de la comunidad promueve cambios drásticos en la composición botánica, debilitando la vegetación hasta su destrucción. Con la abertura de la comunidad, el suelo queda descubierto, con pérdida de la camada superficial así como de las semillas de la vegetación natural, permitiendo la entrada de especies de menor valor nutritivo para el ganado. Por el contrario el pastoreo racional puede beneficiar la vegetación a través de varios mecanismos: la defoliación estimula la producción de nuevos vástagos; disminuye los tejidos senescentes que inhiben la germinación, formación de vástagos y rebrote de las especies deseables; aumenta la captación de energía; el efecto físico de los animales sobre el suelo aumenta la infiltración del agua y reduce la escorrentía superficial, y los excrementos fertilizan los suelos.

La diversidad florística de los pastos naturales está fuertemente asociada con el estrés del ambiente. Esta diversidad aumenta hasta el punto donde el estrés es tan severo que solamente las especies más adaptadas son capaces de sobrevivir, a partir de este momento la diversidad es mantenida (Grime, 1973). Modelos teóricos soportan la idea que la diversidad de especies de plantas puede aumentar si el impacto de los herbívoros reduce la habilidad de competición de las especies dominantes, pero puede disminuir si afecta a los competidores inferiores (Tilman y Pacala, 1993), mientras que

además de los herbívoros otros procesos ecológicos y evolutivos están asociados con la diversidad de especies (Hulme, 1996).

Los modelos de King y Pimm (1983) citados por McNaughton (1985), indican que la equidad es más importante que la riqueza de especies como factor de estabilidad del sistema. Mientras McNaughton y Chapin (1985), considera la diversidad como componente más importante, pues la riqueza de especies refleja diferencias en el modo de adaptaciones.

Según Milchunas *et al.* (1988), la diversidad florística cambia con la intensidad de pastoreo, siendo baja con intensidad baja, debido a las pocas especies dominantes y alta en intensidad de pastoreo moderado. Con el aumento del pastoreo la diversidad disminuye, predominando especies de porte bajo. También la estructura de la vegetación cambia con las diferentes presiones de pastoreo. En mayores intensidades de pastoreo la vegetación adquiere un aspecto de césped uniforme, mientras que con intensidad intermedia se establece una estructura en mosaico, alcanzando su máximo en las menores intensidades de pastoreo (Boldrini, 1993).

Las regiones sub-húmedas con corta historia de herbivoría por grandes mamíferos son más susceptibles a sufrir alteraciones debido al pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988). Estas áreas están formadas por gramíneas que forman macollas que no toleran el pastoreo y la sequía. La pampa inundable de Argentina es representativa de este ecosistema, donde según Sala *et al.* (1986) el pastoreo alteró la distribución de las hojas en el dosel, la mayor parte del material verde está concentrado en la capa de 0 hasta 5 centímetros, mientras que en el área no pastoreada el área foliar está en la capa de 10 hasta 30 centímetros. La diversidad aumentó con el pastoreo debido primariamente a la entrada de hierbas y especies exóticas. Chaneton y Facelli (1991), analizaron el efecto del pastoreo e inundación sobre la diversidad en esta misma región, en diferentes escalas espaciales. Según estos investigadores, ambos disturbios disminuyeron la diversidad en la escala espacial, mientras que en la escala de parches la diversidad declinó con la inundación y aumentó con el poco pastoreo. El efecto combinado de inundación y pastoreo aumenta la diversidad, siendo que el pastoreo

aumenta la riqueza, mientras que la inundación aumenta la equidad. En la escala puntual la mayor diversidad fue encontrada en el área no pastoreada.

El pastoreo y la humedad son dos presiones selectivas naturales que afectan la estructura de las gramíneas y la habilidad relativa para resistir el pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988). Chaneton *et al.* (1988) trabajando en la pampa húmeda Argentina evaluarán el disturbio provocado por inundaciones de intensidad no usual en dos áreas con historia de pastoreo distinta. El área poco pastoreada fue más afectada por la inundación que el área de exclusión. El efecto inducido por la inundación en la composición florística fue contrario al provocado por el pastoreo, o sea la inundación revierte el efecto del pastoreo, disminuye la densidad de especies exóticas, favoreciendo las especies nativas de mayor valor nutritivo.

La relación entre diversidad biológica y producción en un ecosistema ha recibido la atención en recientes debates y publicaciones por diversos autores (Bulla, 1996; Sala *et al.*, 1996; Sarmiento, 1996; Rusch y Oesterheld, 1997), quienes afirman que no existen evidencias conclusivas para aceptar o rechazar esta relación. La teoría clásica predice que comunidades con mayor diversidad serían más productivas que las comunidades menos diversa. Una teoría alternativa es presentada por Sala *et al.* (1996), indicando que la magnitud del cambio en la función del ecosistema no está relacionada solamente con el número de especies, más si con la importancia relativa de la especie que fue extinguida o adicionada en la comunidad. La pérdida de especies que contribuyen con la mayor fracción de la producción primaria resulta en un cambio mucho más brusco en la función del ecosistema que la pérdida de una especie subordinada. Rusch y Oesterheld (1997) realizando estudios en la pampa húmeda Argentina, mostraron que el pastoreo aumentó la riqueza de las especies, pero redujo la productividad aérea, indicando que la diversidad de especies o riqueza aisladamente no son buenos predictores de la productividad primaria aérea.

Existe una compleja relación entre la cantidad de material vegetal que puede ser consumido por los herbívoros, el índice de área foliar remanente y la tasa de fotosíntesis. Cuando la intensidad de pastoreo es alta, el índice de área foliar remanente disminuye y el consumo por hectárea aumenta, o sea una mayor proporción de vástagos es

consumido. Este aumento en la eficiencia del consumo es hecho a expensas de la fotosíntesis y se produce una menor cantidad de vástagos. Así el máximo consumo por hectárea debe estar asociado con el mantenimiento de un área foliar suficiente para promover el crecimiento de la planta (Parsons *et al.*, 1983). La intensidad de corte está dada por la altura y la frecuencia de corte que están directamente relacionados con la biomasa residual, es decir, el índice de área foliar (IAF) remanente es responsable por la fotosíntesis. Cuando el IAF está por debajo del punto de máximo rendimiento, la producción puede ser reducida por la defoliación, así la productividad depende de las hojas para interceptar la luz (Donald y Black, 1958).

El presente experimento tiene por objetivo evaluar los efectos de diferentes intensidades de uso sobre la composición florística y la biomasa residual, como medidas de sustentabilidad de una sabana hiperestacional.

IV.2._ MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1. Determinación de la Composición Florística

La composición florística fue determinada utilizando el método de la varilla, con muestreo totalmente al azar, siendo 100 puntos por tratamiento. Se anotaron todas las especies que tocaban la varilla en cada punto. Las colectas fueron realizadas en los meses de noviembre (final de la estación de lluvia) de 1995, 1996 y 1997. Este sistema de censo nos brinda informaciones cualitativas (presencia) y cuantitativa (cobertura) (Sarmiento y Vera, 1979).

La diversidad de la sabana fue analizada según dos componentes: 1) Número de especies en la comunidad ó riqueza de especies, y 2) equidad, como la abundancia de especies esta distribuida entre las especies (Ludwig y Reynolds, 1988).

El Índice de Shannon (H'): H' es la medida del grado promedio de incertidumbre en predecir cual individuo de cual especie puede ser escogido al azar en un grupo de S especies y N individuos, dada por la siguiente formula:

$$H' = - \sum_{i=1}^{s^*} (p_i \cdot \ln p_i)$$

donde,

p_i , es la abundancia proporcional conocida de una dada especie en la muestra.

El Índice de Margalef:

$$R1 = \frac{S-1}{\ln(n)}$$

donde,

S , es el número total de especies en una comunidad;

n , es el número total de individuos observados.

El Índice de Equidad de Hill (1973): Considera poblaciones infinitas donde no es posible contar todos los individuos, Simpson (1949) desarrolló un estimador no

tendencioso (λ) para el muestreo de poblaciones infinitas. Entonces el Índice de Hill es dado por la siguiente formula:

$$E = \frac{(1/\lambda)}{e^{H'}} = \frac{N2}{N1}$$

donde,

$$\lambda, \text{ es estimador } \lambda = \sum_{i=1}^s \frac{n_i(n_i - 1)}{n(n - 1)};$$

H' , es el grado promedio de la incertidumbre en encontrar una especie al azar en una comunidad infinita compuesta de especies S^* con una abundancia proporcional conocida;

$N1$, es el numero de especies abundantes en una muestra;

$N2$, es el numero de la abundancia de las especies en la muestra.

IV.2.2. Determinación de la biomasa residual

Para la determinación de la biomasa residual fueron cortadas 4 muestras de 0,25 m² por parcela, a nivel del suelo en los sitios donde había sido cosechada la biomasa aérea, o sea la biomasa residual es el material vegetal que quedó por debajo del corte a 10 centímetros. Las colectas fueron realizadas en los meses de noviembre de 1995, 1996 y 1997.

Los efectos de las frecuencias de corte y de los controles con y sin animales, sobre la biomasa residual, fueron analizados con un diseño factorial de varianza con tres factores: tratamiento y controles, bloque y época del año, a través de un modelo lineal estadístico (SAS, 1985). Donde fueron detectadas diferencias significativas ($P < 0,05$), se utilizó el análisis de medias (Snedecor y Cochran, 1980). El mismo procedimiento fue utilizado para comparar biomasa residual entre 1996 y 1997.

IV.3._ RESULTADOS

IV.3.1. Composición florística de la sabana hiperestacional en 1995

En la Tabla IV.1 se presentan los datos de composición florísticas basados en los siguientes parámetros: número de especies, índice de riqueza de Margalef, índice de diversidad de Shannon e índice de equidad de Hill.

Las áreas de muestreo elegidas dentro de la sabana hiperestacional (bajío) estaban localizadas en una sabana bajo condiciones de manejo tradicional, o sea aproximadamente 0,4 UA/ha todo el año, con movimiento del ganado entre las diferentes unidades y con el uso del fuego en el periodo de sequía. En el final del período de producción de 1995, cuando implantamos lo experimento hicimos una evaluación de la composición florística por bloques, pues aun no habíamos empezado los tratamientos. Se encontró gran similitud en relación a los parámetros relacionados arriba, con excepción del bloque D que se distanció de los demás. Este bloque presentó el menor número de especie, y consecuentemente el menor valor de riqueza y diversidad, pero el índice de equidad fue superior a los demás bloques, indicando una mejor distribución de las especies. La localización del bloque D dentro de la sabana podría ser considerada como un bajío alto, o sea transición entre banco y bajío, siendo un poco más alta que los demás bloques.

Las especies de mayor cobertura en todos los bloques en la sabana son las gramíneas perennes *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum* y *Leersia hexandra*. *Axonopus purpusii* tuvo una participación importante solamente en el bloque D. Otras especies como *Commelina sp.*, *Acisanthera quadrata*, *Borreria verticillata* aparecen con una cobertura relativamente alta. Estas especies son malezas que pueden indicar un grado de deterioro de las pasturas. La gran mayoría de las especies pueden ser consideradas como especies accesorias, están presentes pero con baja abundancia (Tabla IV.2).

Tabla IV.1: Parámetros de diversidad de los bloques instalados en una sabana hiperestacional en el final del período de producción de 1995, Hato El Frio, Estado Apure.

BLOQUES	NO. ESPECIES	RIQUEZA	DIVERSIDAD	EQUIDAD
A	18	3,14	1,84	0,68
B	23	3,84	2,43	0,62
C	21	3,47	2,27	0,68
D	12	2,04	1,72	0,78

Tabla IV.2: Cobertura de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional bajo manejo tradicional en el año 1995, Hato El Frío, Estado Apure.

ESPECIES	BLOQUES			
	A	B	C	D
<i>Acisanthera quadrata</i>	1	9	21	2
<i>Axonopus purpusii</i>	1		2	71
<i>Borreria verticillata</i>	11	16	11	2
<i>Calopogonium mucunoides</i>		7		
<i>Caperonia palustris</i>		3		4
<i>Commelina sp.</i>	26	39	34	5
<i>Cyperus sphacelatus</i>		1		
<i>Cyperus surinamensis</i>	1			
<i>Desmodium barbatum</i>			1	
<i>Dichromena ciliata</i>	9	14	6	
<i>Eragrostis acutiflora</i>	1	13	8	9
<i>Euphorbia dioica</i>	1			
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>		4		
<i>Fimbristylis complanata</i>	13	8	4	
<i>Fimbristylis miliacea</i>			7	1
<i>Hymenochallis venezuelensis</i>	1			
<i>Hyptis pulegioides</i>			1	
<i>Hyptis mutabilis</i>		1		
<i>Ipomea asarifolia</i>	2			
<i>Leersia hexandra</i>	52	31	55	33
<i>Lipocarpa sellowiana</i>		4	4	1
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>		3	3	
<i>Ludwigia sp.</i>		1		
<i>Melochia parvifolia</i>			2	
<i>Paepalanthus lamarckii</i>	1	4	2	
<i>Panicum laxum</i>	11	19	42	21
<i>Paspalum chaffanjonii</i>	90	96	92	63
<i>Rebunium</i>	2	11	8	
<i>Rhynchospora sp.</i>		9	9	
<i>Scleria hirtella</i>			2	
<i>Scoparia dulcis</i>		1		
<i>Sida acuta</i>	1	11	3	
<i>Sporobolus indicus</i>	1			2
<i>Urena sinuata</i>		1		

IV.3.2. Composición florística de la sabana hiperestacional en 1996

Bajo el efecto de los tratamientos de corte la composición florística presentó diferencias en relación a los parámetros de diversidad (Tabla IV.3). El tratamiento de corte cada 60 días fue distinto de los demás, presentó el menor número de especies, menor riqueza de especies y diversidad, mientras que tuvo el mayor valor de equidad. Los índices de los controles fueron superiores a los tratamientos de corte, y el control con ganado obtuvo el mayor número de especies, consecuentemente una mayor riqueza y diversidad que el control sin ganado (Exclusión), pero presentó el menor valor de equidad.

Los índices utilizados para estimar el comportamiento de la composición florística frente a los tratamientos de corte y frente a la situación de manejo actual en el año de 1996 fue muy inferior al año de implantación del experimento (1995). El área bajo manejo tradicional (Control con ganado) en el año de 1995 presentó 21 especies en los 100 puntos evaluados frente a las 12 especies encontradas en el año 1996. Consecuentemente todos los índices fueron inferiores, incluso el de equidad. Esta diferencia en parte es debida a la mayor precipitación que hubo en 1996, que fue muy superior al promedio de esta región, provocando inundación en toda el área. El exceso de agua por un tiempo superior al normal provocó la desaparición de algunas especies disminuyendo así la diversidad.

En la Tabla IV.4 se observa que *Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum* son las principales especies que compone la sabana hiperestacional en 1996. Las demás especies pueden ser consideradas accesorias.

Tabla IV.3: Parámetros de diversidad de una sabana hiperestacional en los distintos tratamientos de corte y controles en le año 1996, Hato El Frío, Estado Apure.

TRATAMIENTOS	NO. ESPECIES	RIQUEZA	DIVERSIDAD	EQUIDAD
30 días	5	0,86	0,58	0,76
60 días	3	0,43	0,33	0,84
90 días	5	0,86	0,66	0,80
CONTROLES				
Con ganado	12	2,35	1,23	0,63
Sin ganado	8	1,48	0,94	0,76

Tabla IV.4: Cobertura de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional en los diferentes tratamientos de corte y controles en el año 1996, Hato El Frío, Estado Apure.

Especies	30 días	60 días	90 días	C/ ganado	S/ ganado
<i>Axonopus purpusii</i>	4			2	4
<i>Borreria verticillata</i>				2	1
<i>Commelina sp.</i>			2		
<i>Dichromena ciliata</i>	1			1	
<i>Eragrostis acutiflora</i>				2	
<i>Fimbristylis complanata</i>		3		2	
<i>Hidrolea spinosa</i>				3	1
<i>Ipomea asarifolia</i>					1
<i>Ludwigia sp.</i>	1		1	2	
<i>Mimosa pigra</i>			1	2	1
<i>Panicum laxum</i>	8	5	18	20	27
<i>Paspalum chaffanjonii</i>	85	93	81	71	75
<i>Paspalum sp.</i>				1	
<i>Sida acuta</i>					1
<i>Zornia sp.</i>				1	

IV.3.3. Composición florística de la sabana hiperestacional en 1997

Las propiedades florísticas de la sabana hiperestacional, analizadas mediante los índices de diversidad de Shannon, riqueza de Margalef e índice de equidad de Hill, fueron diferentes en los tratamientos de corte, siendo que el tratamiento de corte cada 30 días tuvo el mayor número de especies (18) en los 100 puntos evaluados, el mayor índice de diversidad y riqueza, seguido por el tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante (13) y por último de corte cada 60 días (11). Los índices de equidad fueron similares para todos los tratamientos de corte. Los controles fueron superiores a los tratamientos de corte y entre ellos. La exclusión fue la que presentó el mayor número de especies (24) y consecuentemente mayor índice de riqueza y diversidad (Tabla IV.5). Estos valores se aproximaron a los del año 1995 y fueron muy superiores a los del año 1996.

Las diferencias en el número de especies en los tratamientos de corte y controles están dadas principalmente por especies accesorias, pues las especies con mayor cobertura y de mayor importancia para la alimentación del ganado constituyen un promedio de 80% en todos los tratamientos de corte y controles (Tabla IV.6). Estas especies son *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, pero ellas presentan variaciones en su participación en los tratamientos de corte y controles. *Leersia hexandra* presentó baja cobertura en los tratamientos de corte cada 30 días y 30 días con fertilizante, así como *Panicum laxum* tiene baja cobertura en el tratamiento de corte cada 60 días y *Axonopus purpusii* en el control con ganado. La especie con más alta cobertura en todos los tratamientos de corte y controles es *Paspalum chaffanjonii*.

La aplicación de fertilizante no modificó la composición de la sabana, pero disminuyó el aporte de especies accesorias.

Tabla IV.5: Parámetros de diversidad de una sabana hiperestacional en los distintos tratamientos de corte y controles en le año 1997, Hato El Frío, Estado Apure.

TRATAMIENTOS	No. ESPECIES	RIQUEZA	DIVERSIDAD	EQUIDAD
30 días	18	3,33	1,83	0,56
30 días con fertilizante	13	2,40	1,49	0,64
60 días	11	2,02	1,32	0,63
CONTROLES				
Con ganado	19	3,42	2,00	0,70
Sin ganado	24	4,35	2,17	0,65

Tabla IV.6: Cobertura de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional en los diferentes tratamientos de corte y controles en el año 1997, Hato El Frío, Estado Apure.

Especies	30 días	30 días c/ fertilizante	60 días	C/ ganado	S/ ganado
<i>Axonopus purpusii</i>	13	20		6	19
<i>Bacopa monnierioides</i>					2
<i>Bacopa myriophilioides</i>	2				
<i>Borria verticillata</i>				2	4
<i>Caperonia palustris</i>				1	
<i>Commelina</i> sp.	13	1	12	4	3
<i>Cyperus flavescens</i>	2	2	2	1	1
<i>Cyperus sphacelatus</i>	4				
<i>Cyperus surinamensis</i>					2
<i>Eragrostis acutiflora</i>	13	2	2	3	
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	2	1			
<i>Hymenochallis venezuelensis</i>		1			1
<i>Hyptis suaveolens</i>				3	1
<i>Hyptis mutabilis</i>				4	4
<i>Ipomea asarifolia</i>				2	4
<i>Leersia hexandra</i>	2	4	21	40	33
<i>Lipocarpha sellowiana</i>				1	
<i>Ludwigia</i> sp.			1	2	1
<i>Melochia parvifolia</i>	1		3		2
<i>Melochia villosa</i>	1			11	
<i>Mimosa pigra</i>	1		1	1	4
<i>Paepalanthus lamarckii</i>	2				
<i>Panicum laxum</i>	18	23	6	46	40
<i>Paspalum chaffanjonii</i>	83	82	87	57	60
<i>Paspalum millegrana</i>					1
<i>Paspalum</i> sp.				1	
<i>Rebunium</i> sp.	1		3		1
<i>Rhynchospora</i> sp.		4			
<i>Sacciolepis myurus</i>		1			
<i>Scirpus cubensis</i>	1	1			
<i>Scleria hirtella</i>					2
<i>Scleria</i> sp.					1
<i>Schultesia benthamiana</i>	3	1	1	6	6
<i>Spilanthus uliginosa</i>					1
<i>Sporobolus indicus</i>					2

IV.4.1. Biomasa residual en el año 1996

Los análisis de varianza indican que existe una diferencia estadísticamente significativa en la biomasa residual entre los diferentes tiempos de corte y controles ($P < 0,0005$), y que entre bloques hubo diferencia estadística significativa ($P < 0,05$). En la Tabla IV.7 se presentan los análisis de medias para los tratamientos de corte y controles. Se observa que el tratamiento de corte cada 30 días ($50,45 \pm 17,84 \text{ g/m}^2$) obtuvo el menor promedio de biomasa residual, siendo diferente estadísticamente de los demás tratamientos de corte y controles, demostrando que esta intensidad de uso afecta el rebrote, comprometiendo el crecimiento posterior al corte. Los demás tratamientos de corte y controles no difieren entre si ($P > 0,05$).

IV.4.2. Biomasa residual en el año 1997

Como en el año anterior, el análisis de varianza indicó diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos y controles pero no en relación a los bloques. El análisis de media entre los tratamientos de corte demostró que el corte cada 30 días tuvo el menor promedio ($54,39 \pm 11,35 \text{ g/m}^2$) y que el corte cada 30 días con fertilizante ($79,73 \pm 26,12 \text{ g/m}^2$) fue estadísticamente igual al corte cada 60 días ($101,28 \pm 34,09 \text{ g/m}^2$), indicando que la aplicación de fertilizante neutraliza el efecto negativo de un uso más intenso (Tabla IV.7). Los controles fueron muy diferentes entre si ($P < 0,001$), el control con ganado tuvo el mayor promedio ($178,37 \pm 28,58 \text{ g/m}^2$) en comparación con los tratamientos de corte y el control sin ganado ($58,77 \pm 10,35 \text{ g/m}^2$), el que presentó un promedio de biomasa residual similar al tratamiento de corte 30 días. Esta consecuencia de los dos extremos de utilización, que presentaron los menores valores de biomasa residual, fue producida por procesos distintos. En el caso de la Exclusión (no-utilización), la gran acumulación de material muerto y también la altura de la vegetación bloqueó la entrada de luz hasta el suelo, impidiendo el desarrollo de las plantas en el estrato inferior. En el caso de la mayor utilización hubo un agotamiento de las reservas de carbohidratos debido a que el intervalo de corte es muy corto para que las plantas se recuperasen.

Tabla IV.7: Biomasa residual (g/m^2) en los diferentes tratamientos de corte y controles en el año 1996 y 1997, Hato El Frío, Estado Apure. Letras diferentes como superíndices entre línea y dentro del año indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

TRATAMIENTOS	1996	1997
30 días	50,45 \pm 17,84 b	54,39 \pm 11,35 c
30 días con fertilizante	-	79,73 \pm 26,12 b
60 días	142,74 \pm 36,72 a	101,28 \pm 34,09 b
90 días	141,96 \pm 24,65 a	-
CONTROLES		
Con ganado	115,92 \pm 26,62 a	178,37 \pm 28,58 a
Sin ganado	142,30 \pm 37,39 a	58,77 \pm 10,35 c

IV.4.3. Comparación de la biomasa residual del control con ganado en el año 1995, 1996 y 1997

Cuando se implantó el experimento (octubre/1995) se determinó la biomasa residual del área bajo manejo tradicional (0,4 UA/ha), así como en los dos años siguientes. Los análisis de varianza indican diferencias estadísticas entre años. En el análisis de diferencias de medias utilizando el test t-student, obsérvase que la biomasa residual del año 1995 ($348,32 \pm 46,25 \text{ g/m}^2$) fue estadísticamente superior ($P < 0,05$) a los demás años. No hubo diferencia entre la biomasa residual entre los años 1996 ($115,92 \pm 40,53$) y 1997 ($178,37 \pm 89,04$). Esta diferencia del comportamiento de la biomasa residual entre los años puede ser debida a factores de manejo, pues en los dos últimos años hubo rompimiento del dique que controla el flujo de agua en esta sabana, provocando el anegamiento del área. Esto se debe a la mayor pluviosidad en el año 1996.

IV.5._ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Factores bióticos y abióticos afectaron la composición florística de la sabana hiperestacional estudiada. El efecto de la inundación más intensa redujo la diversidad, pero no alteró la frecuencia de las gramíneas perennes responsables de gran parte de la producción en esta sabana. Las especies que desaparecieron son consideradas accesorias o invasoras. Este comportamiento frente a la inundación corrobora la teoría que está promueve la limpieza del campo y que produce un efecto contrario al pastoreo, como encontraron otros autores (León *et al.*, 1984; Chaneton *et al.*, 1988; Pott, 1988). Lewis (1996), en los pajonales de *Panicum prionitis* en el valle del río Paraná, observó que una inundación catastrófica en 1983 destruyó los pajonales y en su lugar se instaló una comunidad muy heterogénea y florísticamente muy rica, formada por todas las especies raras de los pajonales. Este hecho nos sugiere que las inundaciones catastróficas rejuvenecen la vegetación e impiden que el pajonal evolucione hacia otro tipo de comunidad.

El pastoreo en el primer año, en 1996, asociado a la inundación más intensa, alteró la diversidad mayormente en las áreas sometidas a un uso más intenso que en las áreas de exclusión o de manejo tradicional. Pero, la equidad fue mayor en las de uso intenso. Chaneton *et al.* (1988), observaron este mismo comportamiento en la pampa húmeda Argentina, reforzando la idea de que la respuesta de la comunidad a eventos infrecuentes, o catastróficos, depende de la abundancia de las especies presentes, es decir la historia previa de pastoreo. En el segundo año, sin el efecto de una inundación más pronunciada, la respuesta a la intensidad de uso fue distinta a la del año anterior. Los dos extremos de uso tuvieron la misma diversidad, es decir tanto el exceso de uso como la exclusión permitieron la entrada de especies de bajo valor nutritivo para el ganado, pues esta mayor diversidad es debido a las especies accesorias. En el caso de alta intensidad de uso, la disminución de la cobertura permite la entrada de otras especies. Según Noy-Meir *et al.* (1989) las invasoras surgen cuando la intensidad de pastoreo es alta. En el caso del área sin pastoreo, la mayor diversidad puede ser explicada en base a mudanzas en la relación de competencia entre las especies, que es relajada permitiendo la entrada de otras especies. Chaneton y Facelli (1991), en una escala de evaluación puntual observaron que la mayor diversidad fue encontrada en el

área no pastoreada. McNaughton (1983), en las sabanas de Serengeti, también observó que las especies exóticas estaban presentes tanto en las áreas pastoreadas como en las no pastoreadas.

La intensidad de uso y la inundación de intensidad no usual afectó la composición de las principales gramíneas que componen la sabana hiperestacional. En la sabana bajo manejo tradicional hubo una disminución en las especies dominantes debido a la inundación del año 1996. Este efecto fue similar a todas las intensidades de uso, siendo que solamente dos especies (*Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum*) de gramíneas dominaron en vez de las cuatro anteriores (*Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*). En el segundo año el efecto de la intensidad de uso, que fue enmascarado por la inundación en el primer año, se hace notar. *Leersia hexandra* desaparece bajo mayor intensidad de uso y *Eragrostis acutiflora* aumenta su participación. Chaneton *et al.* (1988), en la pampa inundable Argentina, observó el mismo comportamiento en lo que se refiere a *Leersia hexandra*.

La fertilización con NPK+S en el segundo año no alteró la participación de las principales gramíneas que componen la sabana. Tejos (1982), en las sabanas de Mantecal, observó un incremento en las especies *Paspalum chaffanjonii*, *Leersia hexandra*, *Axonopus purpusii*, *Sporobolus indicus*, *Panicum versicolor* y *Paspalum plicatulum* no por el efecto de la aplicación de fertilizantes potásicos y/o azufrados, pero sí por la altura del corte de 5 hasta 7 centímetros del suelo, cuando alcanzó alrededor de 40 centímetros, a intervalos entre cortes de 70 ± 10 días.

La especie *Paspalum chaffanjonii* fue la más frecuente y más abundante en la sabana hiperestacional (bajío alto) bajo todas las condiciones de manejo y de clima. Este hecho puede ser debido a su forma de crecimiento rizomatoso y a la reproducción principalmente vegetativa. Estas características son típicas de especies adaptadas al pastoreo. Según McNaughton (1984) las gramíneas rizomatosas y estoloníferas están presentes en áreas con larga historia evolutiva de pastoreo, y que las innovaciones extravaginales de las especies rizomatosas están menos expuestas a la herbívora que las innovaciones intravaginales de las especies cespitosas, siendo así menos susceptibles.

Otra variable de gran importancia como indicador de sustentabilidad del sistema es la biomasa residual. Tate *et al.* (1994) encontraron alta correlación entre la biomasa residual y la acumulación de biomasa verde posterior al corte. En la sabana hiperestacional estudiada los dos extremos de utilización afectaron la biomasa residual, en tanto que la exclusión solamente tuvo efecto negativo en el segundo año. La mayor intensidad de uso en este caso está representada por la frecuencia de corte, dado que la altura de corte no varió, teniendo en cuenta que la frecuencia de corte cada 30 días no fue suficiente para la recuperación de las gramíneas. Este comportamiento está de acuerdo al descrito por Milchunas *et al.* (1988) para una sabana subhúmeda con corta historia de pastoreo, que se caracteriza por presentar lenta tasa de rebrote (retoñamiento). Mientras que con la aplicación de fertilizante la biomasa residual no es afectada por la mayor intensidad de uso. Coughenour *et al.* (1985) estudiando gramíneas africanas observaron que el nitrógeno es el principal factor regulador de las características morfológicas y de los procesos de crecimiento, mientras que el corte fue de importancia secundaria. El área basal que está directamente asociada a la biomasa residual, según Jameson (1963) puede aumentar bajo corte moderado y disminuir con cortes severos o en ausencia de corte.

Basados en los resultados de este experimento se pudo llegar a las siguientes conclusiones acerca de la composición florística y de la biomasa residual:

1. La inundación de intensidad no usual y la mayor intensidad de corte disminuyeron la riqueza y la diversidad de especies de plantas en la sabana hiperestacional;
2. Las gramíneas co-dominantes fueron afectadas por la inundación no usual;
3. La gramínea *Leersia hexandra* fue negativamente afectada por la mayor intensidad de uso;
4. *Paspalum chaffanjonii* fue la especie dominante en las diferentes condiciones de manejo e hídricas;
5. La biomasa residual fue negativamente afectada por la mayor intensidad de uso y por la ausencia de pastoreo (exclusión);
6. La fertilización con NPK+S no afectó la composición florística ni la biomasa residual del tratamiento con mayor intensidad de pastoreo simulado (corte cada 30 días).

IV.6._ BIBLIOGRAFÍA

- BOLDRINI, I. (1993). Dinâmica de vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos, Depressão Central, RS. Tesis Doctorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Brasil.
- BULLA, L. (1996). Relationships between biotic diversity and primary productivity in savanna grasslands. En: *Biodiversity and savanna ecosystem processes*, Eds. Solbrig O.; E. Medina y J. Silva. Ecological Studies, vol. 121.
- COUGHENOUR, M. B.; McNAUGHTON, S. J. y WALLACE, L. L. (1985). Responses of an defoliation, nitrogen, and water: a limit of adaptation to herbivory. *Oecologia*, **68**: 105-110.
- CHANETON, E. J.; FACELLI, J. M. y LEON, R. J. C. (1988). Floristic change induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *J. Range Manage.*, **41** (6): 495-499.
- CHANETON, E. J. y FACELLI, J. M. (1991). Disturbance effect on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, **93**: 143-155.
- DONALD, C. M. y BLACK, J. N. (1958). The significance of leaf area in pasture growth. *Herb. Abs.*, **28**: 1-6.
- GRIME, J. P. (1973). Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environ. Manage.*, **1**: 151-167.
- HILL, M. O. (1973). Diversity and evenness. A unifying notation and its consequences. *Ecology*, **61**: 225-236.
- HULME, P. E. (1996). Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *J. of Ecology*, **84**: 609-615.
- JAMESON, D. A. (1963). Responses of individual plants to harvesting. *The Botanical Review*, **29**: 532-594.
- LEÓN, R. J. C.; RUSCH, G. M. y OESTERHELD. (1984). Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia*, **12**: 201-218.
- LEWIS, J. P. (1996). Pastizales y sabanas de la Provincia de Santa Fe, Argentina. En: *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*, Eds. Sarmiento, G. y Cabido, M. pp. 79-102.

- LUDWIG, J. A. y REYNOLDS, J. (1988). *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. Wiley - Interscience publication.
- McNAUGHTON S. J. (1983). Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecology Monography*, **53**: 291-320.
- McNAUGHTON, S. J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.*, **53** (3): 863-886.
- McNAUGHTON, S. J. y CHAPIN, F. S.III. (1985). Effect of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the Serengeti Plain. *Ecology*, **66**: 1617-1629.
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. y LAUENROTH, W. K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.*, **132**: 87-106
- NOY-MEIR, I.; GUTMAN, M. y KAPLAN, Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, **77**: 290-310.
- PARSONS, A. J.; LEAFE, E. L.; COLLETT, B.; PENNING, P. D. y LEWIS J. (1983). The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *J. Applied Ecology*, **20**: 127-139.
- POTT, A. (1988). *Pastagens no Pantanal*. Corumbá-MS, EMBRAPA-CPAP. Documentos, 7, 58 p.
- RUSCH, G. M. y OESTERHELD, M. (1997). Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, **78**: 519-526.
- SALA, O. E.; LAUERONTH, W. K.; McNAUGHTON, S. J.; RUSCH, G. y ZHANG, X. (1996). Biodiversity and ecosystem function in grasslands. En: *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. Eds. Mooney, H. A.; Cushman, J. H.; Medina, E.; Sala; O. E. y Schulze, E. D. Wiley, Chichester.
- SALA, O. E.; OESTERHELD, M.; LEÓN, R. J. C. y SORIANO, A. (1986). Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, **67**: 27-32.
- SARMIENTO, G. (1996). Aspectos de la biodiversidad en las sabanas tropicales de Venezuela. En: *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*, Eds. Sarmiento, G. y Cabido, M. p.299-318.

- SARMIENTO, G. y VERA, M. (1979). Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **136**: 5-41.
- SAS Institute Inc. (1985). SAS/ETSTM user's guide, version 5 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SIMPSON, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, **163**: 688.
- SNEDECOR, G. W. y COCHRAN, W. C. (1980). *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- TATE, K. W.; GILLEN, R. L.; MITCHELL, R. L. y STEVENS, R. L. (1994). Effect of defoliation intensity on regrowth of tallgrass prairie. *J. Range Manage.*, **47**: 38-42.
- TEJOS, R. (1982). Efecto del potasio y azufre sobre el pastizal nativo de una sabana. I. Producción, contenido de materia seca y composición botánica. *Revista Agronomía Tropical*, **29** (6): 1-13.
- TILMAN, D. y PACALA, S. W. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species Diversity in Ecological Communities*, Eds. R. E. Ricklefs y D. Schluter, pp. 13-25. University of Chicago Press, Chicago.

CAPITULO V

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

La comprensión del funcionamiento de una sabana hiperestacional en relación con los principales factores que la regulan, es de gran importancia para un manejo sostenible. Estos sistemas son muy dinámicos, habiendo un constante equilibrio inestable que puede desplazarse para un lado u otro dependiendo del tipo e intensidad de las perturbaciones. Entre estos factores el fuego, el pastoreo por el ganado vacuno y el agua son los más importantes.

La utilización de estas sabanas está íntimamente asociada con la distribución de las lluvias y con las diferencias interanuales. Existen dos periodos de estrés hídrico opuestos bien marcados. Uno que corresponde al período seco, que varía de 3-4 meses (diciembre-abril), donde el horizonte superficial alcanza potenciales hídricos extremadamente negativos. El segundo se encuentra en el otro extremo cuando ocurre un exceso de agua en el suelo (julio-septiembre), que puede provocar un anegamiento superficial o incluso formar una lámina de agua de hasta 1 m de altura. El período favorable para la utilización por el ganado, dependiendo del año, engloba desde mayo hasta la mitad de diciembre, como ocurrió en 1997, a pesar de que en el inicio del periodo de producción existe una deficiencia de forraje tanto en el bajo cuanto en el estero que ya está seco. En el año 1996 el período de utilización por el ganado se restringió en función de la inundación. Los animales se mantuvieron alejados del bajo por un periodo de aproximadamente 40 días (agosto y mitad de septiembre).

El fuego es utilizado como medio para permitir la renovación de la sabana, dado que está directamente asociado a la baja utilización del forraje por los herbívoros (González-Jiménez *et al.*, 1979). Las quemas son una práctica común en estas sabanas, pero no existen estudios concluyentes sobre sus efectos en lo que se refiere a las características estructurales y funcionales. Sarmiento (1990), cree que estos sistemas presentan muchas adaptaciones tanto al fuego como a la sequía. Lo que se puede observar es que una frecuencia de fuego muy intensa (2 veces/año), así como su ausencia total, causa la aparición de malezas herbáceas y arbustivas.

De acuerdo con la metodología de Westoby *et al.* (1989) desarrollamos un modelo de estados y transiciones, basado en las informaciones obtenidas en este experimento, de las diferentes intensidades de uso de la sabana hiperestacional (Fig. V.1). Partiendo de una situación no usual (Estado I) de no-utilización o subutilización, observamos una acumulación de materia seca con la consecuente aceleración en la disminución del contenido de proteína en el tiempo. La composición florística, durante el periodo de evaluación de 2 años, mostró una tendencia de aumentar la frecuencia de malezas, mientras las principales gramíneas no cambiaron su participación. Ocurrió también una disminución en la biomasa residual en el segundo año. Esto podría traducirse en menor área basal de las plantas, favoreciendo la entrada de otras especies. Este cuadro demuestra la importancia de la herbivoría en el mantenimiento de condiciones que favorezcan esta actividad. Según la teoría de Gordon y Lindsay (1990), los herbívoros inducen ciertos cambios en la vegetación que pueden ser positivos para los mismos. Estos cambios pueden ser un aumento de la calidad nutritiva de la planta a través de la producción de nuevos vástagos, o a través del aumento en la disponibilidad de material verde con relación al seco (Coppock *et al.*, 1983).

La intensidad de pastoreo promedio de 0,4 UA/ha corresponde al manejo tradicional de la sabana (Estado II), el tratamiento de corte cada 60 días el Estado III. Estas fueron consideradas sostenibles dentro de los parámetros elegidos (composición florística y biomasa residual). Tejos (1982) en las sabanas de Mantecal, observó un incremento de las especies palatables con intervalo de corte cada 70 ± 10 días y una altura de 5 a 7 cm. Con relación a la calidad (tenor de proteína) de las pasturas, la mayor intensidad de pastoreo promovió un aumento en el tenor de proteína, siendo un de los aspectos positivos a considerar en el manejo de estas sabanas.

SABANA HIPERESTACIONAL (BAJÍO)

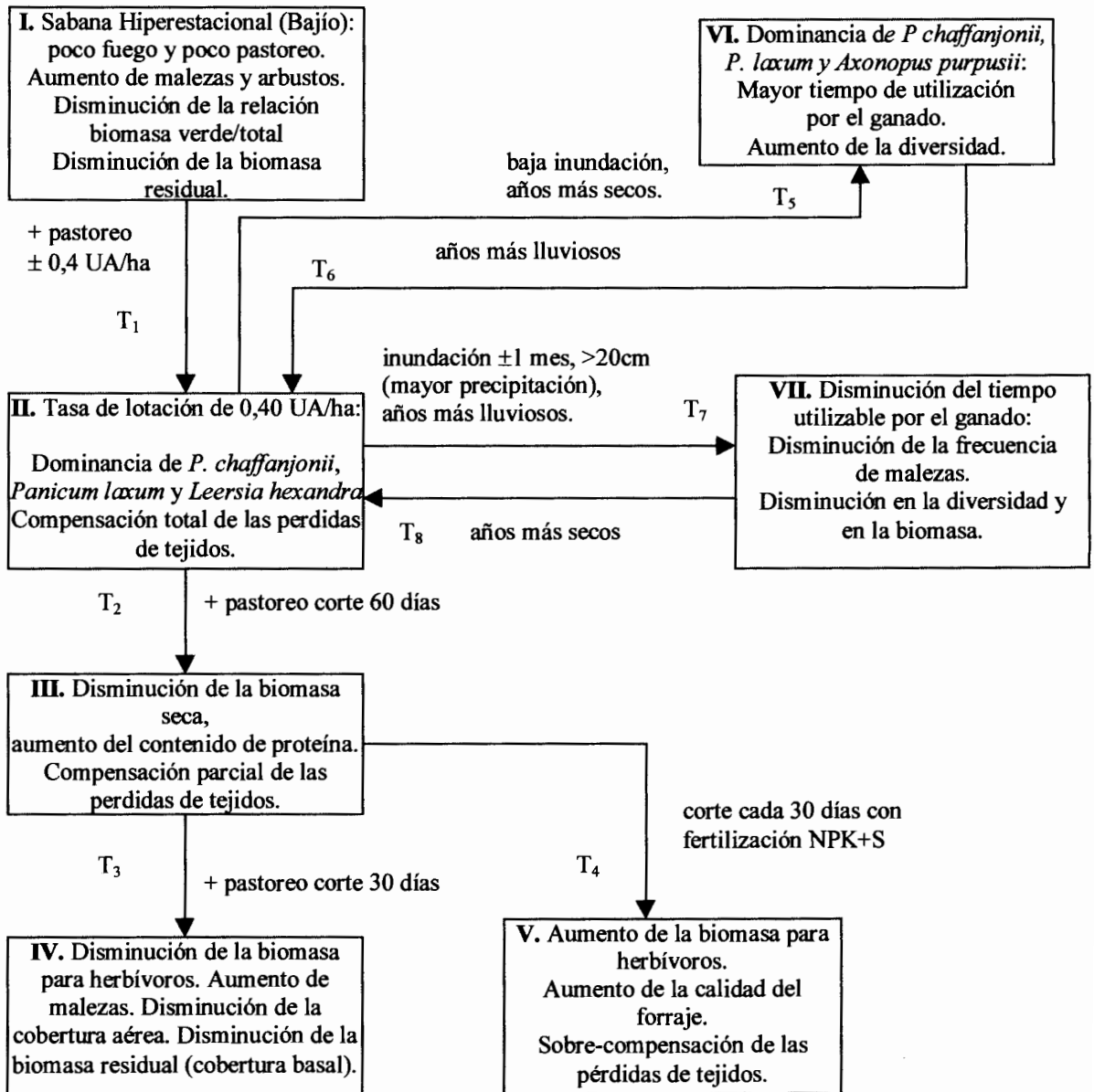


Figura V.1: Modelo de estados y transiciones de una sabana hiperestacional (Bajío), Estado Apure, Venezuela.

Esto indica que el aumento de la intensidad de utilización a este nivel podría promover un aumento de la productividad secundaria en este tipo de sabana.

Otro aspecto de suma importancia a considerar para el manejo es la capacidad de las gramíneas de no disminuir su producción bajo corte o pastoreo. En la sabana bajo manejo tradicional (0,4 UA/ha) y con corte cada 60 días hubo, sobrecompensación y compensación total respectivamente en 1997. Esto es una información inusitada, considerando que las sabanas Neotropicales presentan una corta historia de pastoreo por grandes herbívoros. Este hecho solamente fue observado por Ojasti (1978), pero en una situación bien distinta, ya que hubo compensación en una área pastoreada por chigüire. En este caso el consumo fue solamente 3,5% de la productividad aérea, en nuestro experimento el consumo representó 28%. La compensación verificada puede ser atribuida al comportamiento de las principales gramíneas de la sabana hiperestacional (*Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Axonopus purpusii*) en lo que se refiere a su forma de crecimiento. En su mayoría son especies rizomatosas de porte bajo (postrado), además de presentar reproducción vegetativa. Según McNaughton (1983,1984) estas características son de gramíneas adaptadas al pastoreo, y este autor afirma que el pastoreo moderado estimula la aptitud para reproducción vegetativa.

La intensificación del uso de estas sabanas, corte cada 30 días (Estado IV), durante el periodo de producción, no fue sostenible considerando las variables composición florística, biomasa residual y producción aérea. Hubo una abertura en la comunidad presentando una menor biomasa residual. Esto facilitó la entrada de especies invasoras y disminuyó la productividad aérea. Según Noy-Meir *et al.* (1989) las especies invasoras surgen en sitios con intensidades de pastoreo altas. Las invasoras en su gran mayoría son especies anuales, siendo las responsables de las diferencias de diversidades en sitios con diferentes presiones de pastoreo (Sheath y Boom, 1985). Este cuadro cambia con la fertilización NPK+S (Estado V), permitiendo una utilización más intensiva sin provocar efectos dañinos en la vegetación. Esto todavía no puede ser aceptado como conclusivo, ya que los resultados de la fertilización están basados solamente en informaciones obtenidas durante 1 año.

El factor agua juega un papel muy importante en el funcionamiento y utilización de estas sabanas hiperestacionales (bajío). La estacionalidad más o menos intensa, traducida en años más secos o más lluviosos, determina por sí sola un constante cambio en la vegetación. En años más secos (Estado VI), la vegetación arbustiva avanza sobre el pastizal, aumentando la diversidad de especies, y en años más lluviosos (Estado VII) ocurre un retroceso de las malezas. El agua uniformiza la vegetación induciendo el dominio de pocas especies, ó sea, presentan menor diversidad. Dependiendo de la intensidad (profundidad y duración), el agua promueve la "limpieza" del campo a través de la eliminación de las malezas.

El gran problema para la producción secundaria en las áreas de sabanas es el periodo de sequía, donde la producción de forraje es mínima. En este experimento tratamos de evaluar las respuestas de la vegetación a un aumento de la intensidad de pastoreo en el periodo de producción. Como presentamos en el modelo, este aumento es sostenible hasta un cierto nivel (corte cada 60 días) o puede ser aún más intenso (corte cada 30 días), bajo fertilización. Este aumento del efectivo bovino que podría representar un aumento de la producción secundaria, queda restringido debido al periodo de sequía. En cualquier sistema extensivo de producción de ganado en base a pasturas naturales, siempre hay periodos de menor oferta de alimento. Esto puede ser debido a la estacionalidad hídrica o a las bajas temperaturas durante el invierno. Por lo tanto el ganado necesita, en estos periodos, un suplemento alimenticio, o alguna otra forma de manejo con vistas a disminuir esta deficiencia en los periodos críticos. Entre las alternativas para las sabanas de banco, bajío y estero, está el manejo de las áreas moduladas. Esto hace que se prolongue el periodo de utilización de estas sabanas a través de la retención del agua. Otra alternativa está en el manejo del rebaño, como la venta de los productos en el inicio del periodo seco, con la finalidad de aliviar el campo en este momento de menor oferta de forraje.

Creemos que, bajo un manejo empírico de la población bovina, las sabanas de banco, bajío y estero ya alcanzaron el máximo de producción secundaria compatible con los recursos naturales disponibles. Sin embargo, juzgamos que la producción secundaria aún presenta un potencial de crecimiento a través del aumento de la productividad del rebaño existente. Eso puede ser incrementado con la utilización de prácticas más

moderna de manejo como mejores divisiones de áreas, control sanitario, control reproductivo, suplementación mineral y otras prácticas de manejo ya consagradas en sistemas de cría mejor administrada. Otra alternativa es el aumento de la producción secundaria basado en el aumento del efectivo, como tratamos de responder en este experimento. Para esto es necesario, además del ingreso de insumos como fertilizantes, el manejo de los hábitats.

CONCLUSIONES FINALES

- La sabana hiperestacional (bajío alto) estudiada está compuesta principalmente por las gramíneas *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, siendo *P. chaffanjonii* la gramínea que más contribuyó a la producción aérea. La distribución de la biomasa disponible total, en el año con lluvias dentro del promedio, alcanzó el máximo en septiembre en la sabana bajo manejo tradicional (0,4 UA/ha) y en la exclusión. Con mayor intensidad de uso, el pico de la biomasa disponible total ocurre en el inicio de la estación de producción (julio). En el año más lluvioso, la distribución de la biomasa disponible total fue mayor en diciembre, pero gran parte es biomasa muerta. Esto se debe a que la vegetación permaneció bajo el agua por un periodo prolongado (45 días). El pico de la biomasa verde disponible ocurrió en julio, independientemente de la intensidad del uso.
- La humedad y el pastoreo son dos presiones de selección importantes que afectan la composición florística y la habilidad relativa para soportar el pastoreo. Bajo una condición no usual de inundación en estas sabanas la diversidad disminuye, subsistiendo solamente algunas gramíneas. Disminuye también el tiempo de utilización por el ganado. La menor (exclusión) y mayor (corte cada 30 días) intensidad de uso favoreció la entrada de malezas.
- El contenido de proteína de las principales gramíneas aumentó con la mayor intensidad de uso y la inundación excepcional del año 96. Las especies mantuvieron valores superiores al valor crítico hasta el final del periodo de producción. En las sabanas bajo manejo tradicional (0,4 UA/ha) y en las áreas excluidas de herbivoría, en año con lluvias normales, solamente en el inicio de la estación de producción (mayo-julio) el contenido de proteína fue superior al valor crítico.
- La intensidad de pastoreo de la sabana bajo manejo tradicional varió de acuerdo con la disponibilidad de biomasa y el nivel del agua. En el final del periodo de lluvias el ganado procura otras áreas (estero) con mayor oferta de forraje verde, así como en los periodos de máxima inundación cuando el ganado es obligado a buscar las áreas más altas (banco).

- El consumo representó 7% en 1996 y 28% en 1997 de la producción aérea total del sistema y 11% y 64% respectivamente de la producción de biomasa total disponible (por encima de 10 cm).
- El nitrógeno mineral no fue afectado por la intensidad de uso de la sabana. La distribución de este elemento está directamente relacionado con las lluvias, presentando los mayores valores en la mitad de la estación de producción y los menores valores en el inicio y final de la misma.
- La biomasa subterránea fue negativamente afectada por la inundación más intensa y por la ausencia de herbivoría. No se puede considerar estas informaciones como concluyentes con respecto a la intensidad de uso, ya que en algunos trabajos relacionados, el efecto negativo del uso más intenso sobre la biomasa subterránea solamente se manifiesta a partir de 3 años bajo estas condiciones de manejo.
- La aplicación de fertilizantes (NPK+S) incrementó la producción aérea disponible en 2,4 veces, así como el contenido de proteína de las principales gramíneas. Este efecto positivo en el contenido de proteína se mantuvo por 3 meses.
- El tiempo de recuperación (intervalo entre cortes) fue una variable de suma importancia en la respuesta de la planta a la defoliación, con un intervalo de corte de 60 días, las plantas presentaron compensación total y mantuvieron la calidad (% proteína) durante el periodo de producción (1997).
- La producción aérea total en el periodo de producción permite una carga animal de 0,6 UA/ha en el inicio del periodo de producción y de hasta 1 UA/ha, considerando una utilización de 40% de la biomasa disponible total. Esta recomendación puede ser extendida para todo el año, si se acompaña con a otras prácticas de manejo con vistas a prolongar el periodo de producción, como p. ej. manejo del agua, o disminución del efectivo bovino durante el periodo de sequía a través de la venta de animales.

V. BIBLIOGRAFÍA

- COPPOCK, D. L.; DETLING, J. K.; ELLIS, J. E. y DYER, M. I. (1983). Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effect of blacktailed prairie dogs on intraseasonal above ground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia*, **56**: 1-9.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. (1979). Primary and secondary productivity in flooded savannas. En: *Tropical grazing land ecosystems*. Paris, UNESCO/UNEP/FAO, p. 620-625.
- GORDON, I. J. y LINDSAY, W. K. (1990). Could mammalian herbivores "manage" their resources? *Oikos* **59** : 270-280.
- McNAUGHTON, S. J. (1983). Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecology Monography* **53** (3): 291-320.
- McNAUGHTON, S. J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist*, **124** (6): 863-886.
- NOY-MEIR, I.; GUTMAN, M. y KAPLAN, Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, **77**: 290-310.
- OJASTI, J. (1978). The relation between population and production of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Tesis Doctoral. University of Georgia, Athens.
- SARMIENTO, G. (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. pp. 15-56. En: G. Sarmiento (Com.) *Las sabanas americanas*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SHEATH, G. W. y BOOM, R. C. (1985). Effects of November-April grazing pressure on hill country pastures. 2. Pasture species composition. *New Zealand Journal Experimental Agriculture*, **13**: 35-40.
- TEJOS, R. (1982). Efecto del potasio y azufre sobre el pastizal nativo de una sabana. I. Producción, contenido de materia seca y composición botánica. *Agronomía Tropical*, **29**(6): 1-13.
- WESTOBY, M.; WALKER, B. y NOY-MEIR, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, **42**: 266-274.