

QK495  
GA4Ch3

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

CRECIMIENTO COMPENSATORIO  
DE Panicum maximum

Tesis presentada como requisito parcial para la  
obtención del grado de Magister Scientiae en  
Ecología Tropical

Por:

Eulogio José Chacón Moreno

Mérida, Noviembre de 1992

*Clasificación por biblioteca*  
Reclamo - 1.110.100  
SERVICIOS BIBLIOTECARIOS GENERALES  
-TULLIO FEBRES COLOMBIO-

## VEREDICTO

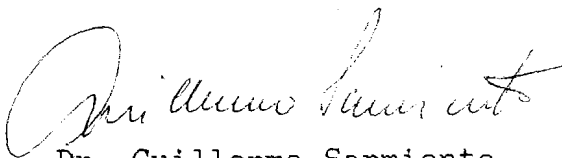
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 26-10-92, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por CHACON MORENO, EULOGIO J. para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

### **CRECIMIENTO COMPENSATORIO DE Panicum maximum**

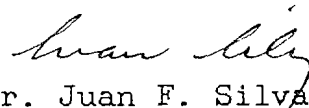
hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy, 11-11-92, a las 9:00 a.m., nos constituimos como Jurado en el Salón del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Dr. Guillermo Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 9:30 a.m. de este mismo día, se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado, a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al 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 EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRIA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACION CON MENCIÓN HONORIFICA.**

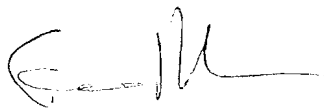
En fé de lo cual firman en Mérida, a los once días del mes de noviembre de mil novecientos noventa y dos.



Dr. Guillermo Sarmiento  
Tutor



Dr. Juan F. Silva  
Jurado



M.Sc. Fermín Rada  
Jurado

EL PRESENTE TRABAJO FUE REALIZADO BAJO LA TUTORIA DEL DR. GUILLERMO SARMIENTO, EN EL CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS DEL LOS ANDES TROPICALES (CIELAT).

EL TRABAJO FUE FINANCIADO POR EL CONSEJO DE DESARROLLO CIENTIFICO HUMANISTICO Y TECNOLOGICO (CDCHT) DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES, Y EL CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y TECNOLOGICAS (CONICIT).

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo solo ha sido posible gracias a la colaboración de una gran cantidad de personas que me brindaron su apoyo y ayuda, y estuvieron siempre alentándome para culminar esta investigación. Siento un inmenso placer en manifestar este sincero agradecimiento:

Al Dr. Guillermo Sarmiento, quien ha sido mi guía en la realización del Postgrado y de este trabajo, y quien me ha brindado su apoyo y ayuda en todo momento. Su colaboración en el campo y en la discusión de los resultados fué esencial.

A Fermín Rada por su invaluable ayuda en la toma de datos en el campo y sugerencias en el análisis y discusión de los resultados.

A Dimas Acevedo, mi amigo, quien fué colaborador en todas las etapas del trabajo, y siempre estuvo alentándome para continuar adelante en esta investigación. A todos los demás compañeros del Postgrado de Ecología Tropical, en especial a Marcelo Molinillo, Alejandro Farji y Carlos García por sus sugerencias y estímulo, y haber hecho el trabajo mas ameno.

En los dos años de trabajo de campo participaron muchas personas entre las cuales quiero agradecer especialmente a Bartolo, David Dugarte, Helysaul Rangel, Lina Sarmiento y el curso de Ecofisiología Vegetal del año 90.

A Nivea Berbesí y Mercedes Burguera quienes colaboraron en el procesamiento del material en el laboratorio.

Un agradecimiento muy especial a todos los miembros del CIELAT, quienes con sus sugerencias, observaciones, críticas, y sobre todo la confianza depositada en mi y su preocupación por el avance de mi trabajo, crearon un ambiente propicio para la investigación y el aprendizaje de la **ECOLOGIA**.

A Orlando Monteleone y Gerardo Chacón en la logística para la redacción de este trabajo durante el receso docente.

Las siguientes Instituciones brindaron su apoyo logístico y financiero para la realización del trabajo:

Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes.

Jardín Botánico de la Universidad Nacional Experimental de Los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ).

Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (CDCHT-ULA), a través de financiamiento del proyecto de investigación (CT-12-90).

Plan II de Formación de Personal e Intercambio Científico, adscrito al ViceRectorado Académico de La ULA, a través de una beca por tres años para la realización de proyectos de investigación y estudios de Postgrado.

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT), a través de una beca-complemento para realizar estudios de Postgrado y apoyo financiero para gastos de Tesis.

Finalmente quiero agradecer a Maryelis, Daniela y Rebeca por el tiempo que me brindaron y por ser en todo momento el estímulo para salir adelante. A mis padres y hermanos quienes me alentaron y creyeron en mí.

## RESUMEN

En el Jardín Botánico de la UNELLEZ-Barinas se llevaron a cabo dos experiencias durante la época húmeda de los años 89 y 90 con la finalidad de determinar los mecanismos y procesos de crecimiento y producción de Panicum maximum como respuesta a la intensidad y frecuencia de corte (crecimiento compensatorio), y a los efectos de la fertilización química.

Durante el año 89 se estudió la respuesta de P. maximum a dos alturas de corte 15 y 25 cm y a tres frecuencias de corte: 15, 30 y 45 días. En el año 90 se realizó una experiencia con diferentes tratamientos de fertilización: sin fertilizante, fertilizado con nitrógeno, fertilizado con NPK y fertilizado con NPK en dos oportunidades; en este experimento se utilizó una altura de corte de 25 cm y una frecuencia de 30 días para todos los tratamientos de fertilización.

En estos dos experimentos se estimó: la biomasa y producción aérea por el método de cosechas; la biomasa subterránea cualitativamente; la asimilación de CO<sub>2</sub> utilizando análisis infrarrojo de gases con un sistema abierto (para la hoja) y un sistema cerrado (para toda la planta), junto con mediciones de la temperatura foliar, RFA, transpiración y humedad relativa; el área foliar y las tasas de crecimiento y crecimiento relativo; también se realizó un análisis de crecimiento para los días siguientes al corte, y se cuantificó la concentración de nitrógeno foliar.

Se encontró que las plantas control tuvieron una mayor biomasa y producción aérea en relación a plantas cortadas, sin embargo la distribución de asimilados fue principalmente a órganos de sostén, lo cual repercute en un menor aprovechamiento de la planta como forraje. Dentro de los tratamientos de corte, las plantas cortadas cada 30 días a 25 cm de altura y fertilizadas con NPK presentaron la mayor producción y biomasa aérea, con una distribución de los asimilados hacia el tejido foliar, en beneficio de su uso como forraje. Las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> fueron mayores en hojas maduras de plantas cortadas en relación a las plantas control, con un máximo fotosintético a los 9 días después del corte. Los resultados de asimilación medidos con el sistema cerrado son similares y complementarios a los obtenidos con el sistema abierto, además se encontraron tasas de asimilación neta negativas en plantas con menos de 5 días de cortadas. Se encontró un rápido crecimiento del área foliar, así como un aumento de la tasa de crecimiento en los primeros días después del corte. La concentración de nitrógeno foliar es mucho más alta para las plantas cortadas y el patrón de variación después del corte es similar al observado para la tasa asimilatoria.

Para explicar los mecanismos y procesos implicados en el aumento de la producción y crecimiento por efecto del corte se propone un modelo donde se describen los cambios en los diferentes parámetros de producción y crecimiento, los cuales determinan tres fases de crecimiento: **recuperación** (entre los 0 y 9 días después del corte), **compensación** (entre los 10 y 30 días aproximadamente) y **normalización y/o reproducción** (entre 30 y más de 60 días después del corte).

# CONTENIDO

I.- <u>INTRODUCCION</u>	1
II.- <u>ASPECTOS TEORICOS</u>	6
A.- <u>IMPORTANCIA DE LA HERBIVORIA</u>	6
1.- <u>Importancia de la Herbivoría a Escala Evolutiva</u>	7
2.- <u>Importancia de la Herbivoría a Escala Ecológica</u>	9
3.- <u>Importancia de la Herbivoría a Escala Ontogénica</u>	10
B.- <u>CRECIMIENTO COMPENSATORIO</u>	11
1.- <u>Definición</u>	11
2.- <u>Mecanismos Externos de Crecimiento Compensatorio</u>	14
3.- <u>Mecanismos Internos de Crecimiento Compensatorio</u>	16
C.- <u>MODELOS DE CRECIMIENTO COMPENSATORIO</u>	17
D.- <u>CONTROVERSIA SOBRE CRECIMIENTO COMPENSATORIO</u>	23
III.- <u>MATERIALES Y METODOS</u>	29
A.- <u>CARACTERISTICAS GENERALES DEL AREA DE ESTUDIO</u>	29
B.- <u>MATERIAL DE ESTUDIO</u>	33
C.- <u>DISEÑO EXPERIMENTAL</u>	35
D.- <u>METODOLOGIA AÑO 1989</u>	40
1.- <u>Biomasa y Producción Primaria Neta</u>	40
2.- <u>Dinámica de Vástagos y Hojas</u>	42
3.- <u>Nitrógeno Foliar</u>	42
4.- <u>Biomasa Subterránea después del corte</u>	42
5.- <u>Intercambio de Gases</u>	43
E.- <u>METODOLOGIA AÑO 1990</u>	45
1.- <u>Biomasa y Producción Primaria Neta</u>	45
2.- <u>Dinámica de Vástagos y Hojas</u>	47
3.- <u>Traslado de Sustancias de Reserva</u>	47
4.- <u>Asimilación Fotosintética</u>	47
5.- <u>Potencial Hídrico Foliar</u>	47
6.- <u>Análisis del Crecimiento y Asignación de Biomasa</u>	48
7.- <u>Nitrógeno Foliar</u>	49
F.- <u>CALCULOS Y METODOS ESTADISTICOS EMPLEADOS</u>	50
1.- <u>Biomasa y Producción</u>	50
2.- <u>Intercambio de Gases</u>	51
3.- <u>Análisis del Crecimiento</u>	53

IV.- <u>RESULTADOS</u>	54
A.- BIOMASA Y PRODUCCION AEREA. AÑO 1989	54
1.- <u>Frecuencia de corte cada 15 días</u>	54
2.- <u>Frecuencia de corte cada 30 días</u>	57
3.- <u>Frecuencia de corte cada 45 días</u>	58
4.- <u>Plantas control</u>	58
5.- <u>Resultados del Análisis de Varianza (ANOVA)</u>	58
6.- <u>Suma de las cosechas de Biomasa Aérea</u>	61
B.- BIOMASA Y PRODUCCION AEREA. AÑO 1990	62
1.- <u>Periodo de uniformidad de las plantas</u>	62
2.- <u>Tratamientos de fertilización y corte cada 30 días a 25 cm</u>	62
3.- <u>Tratamientos de fertilización, sin corte</u>	69
4.- <u>Suma de las cosechas de Biomasa Aérea</u>	69
C.- BIOMASA SUBTERRANEA	71
1.- <u>Seguimiento después del corte. Año 1989</u>	71
2.- <u>Diferencias entre tratamientos. Año 1989</u>	71
3.- <u>Biomasa subterránea del año 1990</u>	73
D.- INTERCAMBIO DE GASES. SISTEMA ABIERTO	75
1.- <u>Ciclos de Medición, año 1989</u>	75
2.- <u>Ciclos de Medición, año 1990</u>	90
3.- <u>Asimilación Diaria de CO<sub>2</sub></u>	93
E.- INTERCAMBIO DE GASES. SISTEMA CERRADO	100
1.- <u>Ciclo de Medición del año 1989</u>	100
2.- <u>Ciclo de Medición del año 1990</u>	105
F.- DINAMICA FOLIAR Y ANALISIS DEL CRECIMIENTO	118
1.- <u>Cambios en el área foliar después del corte</u>	118
2.- <u>Medidas del crecimiento de la biomasa aérea</u>	118
3.- <u>Dinámica del crecimiento de vástagos y hojas</u>	129
4.- <u>Análisis del crecimiento después del corte</u>	132
5.- <u>Distribución de asimilados</u>	138
6.- <u>Potencial hídrico foliar</u>	138
G.- NITROGENO FOLIAR	141

V.-	<u>DISCUSIONES</u>	143
A.-	<u>BIOMASA Y PRODUCCION</u>	143
1.-	<u>Tratamientos de frecuencia y altura de corte</u>	143
2.-	<u>Ensayo de fertilización con corte cada 30 días a 25 cm</u>	147
3.-	<u>Biomasa Subterránea</u>	150
B.-	<u>INTERCAMBIO DE GASES</u>	152
1.-	<u>Asimilación y Temperatura</u>	152
2.-	<u>Cambios en la Tasa Asimilatoria como respuesta al corte</u>	153
3.-	<u>Patrón de Asimilación Diaria de CO<sub>2</sub> después del corte</u>	156
4.-	<u>Sistema cerrado de Asimilación de CO<sub>2</sub></u>	161
C.-	<u>DINAMICA DEL CRECIMIENTO</u>	163
1.-	<u>Area foliar</u>	163
2.-	<u>Tasas de Crecimiento (R y TCR)</u>	164
3.-	<u>Crecimiento de vástagos y hojas</u>	166
4.-	<u>Análisis del Crecimiento y Distribución de asimilados</u>	169
5.-	<u>Potencial hídrico foliar</u>	173
D.-	<u>DISCUSION GENERAL</u>	175
VI.-	<u>CONCLUSIONES</u>	186
A.-	<u>ASPECTOS TEORICOS</u>	186
B.-	<u>RESULTADOS Y DISCUSIONES</u>	187
VII.-	<u>BIBLIOGRAFIA</u>	192
VIII.-	<u>APENDICES</u>	199

## I. - INTRODUCCION

Uno de los aspectos mas interesantes en la ecología, es el estudio de las relaciones entre la plantas y los animales. Y dentro de estas relaciones cabe destacar la respuesta de las plantas al ser consumidas por los animales, es decir la respuesta a la herbivoría. Dentro de la relación de herbivoría podemos encontrar diferentes interrelaciones que van a estar diferenciadas por el tipo de elemento vegetal y/o animal que interviene en la relación. Es asi como existen investigaciones destinadas al estudio del efecto causado por parásitos sobre las plantas, o el efecto de la herbivoría de las hormigas sobre los árboles y plantas de un determinado lugar, y por supuesto, los estudios de la relación entre grandes herbívoros como los ungulados y las gramíneas y ciperáceas (graminoides).

Este último tipo de relación entre consumidores primarios (herbívoros) y los productores (graminoides), puede ser enfocado ya sea, como un proceso natural que ha ocurrido durante todo el proceso evolutivo de las especies implicadas en la relación, o como un proceso antrópico donde el hombre desde sus inicios como domesticador de plantas y animales, ha utilizado este tipo de relación para su beneficio hasta el día de hoy.

Con respecto a la relación herbívoro - graminoide, en la cual el hombre puede formar parte del sistema como ente modificador, las investigaciones pueden tener dos tendencias muy diferentes. En un primer caso las investigaciones estan dirigidas a seleccionar, a través de prueba y error, las especies vegetales que mayor

beneficio puedan ofrecer al hombre para mantener una alta producción de consumidores primarios, bajo las condiciones ambientales de un determinado lugar, y tomando en cuenta los requerimientos alimenticios de la especie animal. A este tipo de investigación le denominaremos agronómica.

La segunda tendencia o tipo de investigación está dirigida a conocer los procesos, mecanismos y funcionamiento de las plantas cuando son consumidas por los herbívoros, ya sea sin la influencia del hombre como ente perturbador, es decir en condiciones naturales, o dentro de un sistema controlado y en beneficio del hombre. Este tipo de investigaciones permite conocer el ¿por qué? de los resultados que se obtienen a través del anterior enfoque de investigación. El planteamiento, metodología, desarrollo y análisis que caracteriza estas investigaciones es netamente ecológico.

Durante el desarrollo de la investigaciones destinadas a conocer cual es la respuesta de las plantas a la herbivoría, se observa que las plantas, en especial las gramíneas destinadas al forraje y pastoreo tienen un rápido y óptimo crecimiento, incluso mayor que plantas no sometidas a la herbivoría. Es de hacer notar que el campesino conoce intuitivamente este hecho, y sabe manejar sus pastizales de tal forma que mantiene el equilibrio entre la producción primaria y el consumo por los herbívoros.

De las investigaciones desarrolladas con miras a conocer la respuesta de las plantas a la herbivoría, se crea la hipótesis del Crecimiento Compensatorio. Este podría definirse simplemente

como el proceso mediante el cual se iguala o compensa el efecto negativo causado por algún factor externo (defoliación).

Por otro lado tenemos que el propósito principal en los pastizales como agroecosistemas, es la obtención de un producto con un gran rendimiento. Este rendimiento se obtiene a través de un buen manejo del pasto o forraje; sin embargo el buen manejo de la especie forrajera implica el conocimiento de los factores que pueden estar afectando su producción.

Dos de los principales factores que modifican la producción y rendimiento de las gramíneas forrajeras en pastizales manejados con fines de producción animal son: a.- La frecuencia e intensidad del pastoreo por los herbívoros y/o corte para utilizar el material como forraje, y b.- La fertilización química.

La principal interrogante planteada en este trabajo es ¿Cuales son los mecanismos de respuesta de *P. maximum* al ser sometida a diferentes tratamientos de intensidad y frecuencia de corte, y a diferentes condiciones de fertilización química, observados a través de diferentes parámetros de producción y crecimiento?

#### A.- HIPOTESIS

*P. maximum* es una gramínea tropical muy utilizada como forraje por sus altos rendimientos productivos. Es de esperar que esta especie presente un crecimiento compensatorio al ser sometido a corte. Este crecimiento compensatorio se va a manifestar a través de diversos mecanismos relacionados con su

producción y crecimiento.

Los principales parámetros productivos y de crecimiento afectados por el corte y la fertilización son la Producción Primaria Neta (PPN), la distribución de asimilados, la acumulación de biomasa aérea (Ba), la tasa asimilatoria de  $\text{CO}_2$  (A), la Tasa de Crecimiento (R) y la acumulación de nutrientes entre otros.

Distintos tratamientos de intensidad y frecuencia del corte pueden determinar diferencias cualitativas y cuantitativas en los mecanismos de respuesta, conduciendo a la obtención de una frecuencia e intensidad de manejo óptima para la obtención de una mayor productividad.

Un aporte adicional de fertilizante químico puede aumentar y promover una mayor respuesta productiva y de crecimiento frente al corte. También la forma de distribución del fertilizante en el tiempo y en el espacio puede conducir a diferencias significativas en la producción.

## B.- OBJETIVO

El objetivo principal de este trabajo es estudiar las respuestas de *Panicum maximum* al corte y a la fertilización, en términos de su producción primaria y su intercambio gaseoso, así como de otros procesos fisiológicos vinculados a la productividad.

Para lograr estos objetivos, se plantean los siguientes propósitos específicos:

- 1.- Medición de la biomasa y PPN aérea por el método de cosechas sucesivas.
- 2.- Estimación cualitativa de la biomasa subterránea.
- 3.- Estudio de la dinámica de vástagos y hojas en los días siguientes al corte.
- 4.- Determinación de los valores de área foliar en los días siguientes al corte.
- 5.- Cuantificación de la distribución de biomasa aérea.
- 6.- Medición de la calidad del material vegetal analizando contenido de nitrógeno foliar.
- 7.- Medición del intercambio de gases en las hojas y plantas completas, en los días siguientes al corte.
- 8.- Análisis del crecimiento en los días siguientes al corte tomando en consideración los parámetros de producción asimilación y dinámica de la biomasa aérea, en relación a la frecuencia e intensidad del corte, y al tipo de fertilización.

## II. - ASPECTOS TEORICOS

### A.-IMPORTANCIA DE LA HERBIVORIA

Una de las principales relaciones entre las plantas y los animales es la herbivoría, que simplemente se puede definir como el consumo de plantas por animales. Este consumo de plantas por parte de los animales, es en la mayoría de los casos para la alimentación directa de los últimos.

La herbivoría puede observarse desde muchos punto de vista, considerando niveles de organización. En un primer caso como proceso transformador de energía dentro de un ecosistema, al evaluarse el flujo de materia y energía entre compartimientos del sistema (Sarmiento, 1984). También puede ser visto como punto de enlace en las cadenas tróficas de una comunidad, entre el nivel de productores y el nivel de consumidores primarios (animales vegetarianos o herbívoros) (Krebs 1985, Margalef 1981). Como proceso de depredación parcial al estudiar la relación a nivel poblacional (Pianka 1982 y Krebs 1985). Y a un nivel individual al estudiar las respuestas de uno u otro componente de la relación planta - herbívoro, como el efecto de las defensas químicas de las plantas sobre los animales (McNaughton 1983a).

También se puede estudiar la relación de la herbivoría, basándose en la función y forma en que las plantas son consumidas y en quien las consume (McNaughton 1983a), tal es el caso de la frugivoría, folivoría, consumo de semillas y otros. Uno de estos tipos de herbivoría es el pastoreo de gramíneas y ciperáceas por ungulados.

La herbivoría puede también ser vista como un proceso que desencadena una serie de cambios a tres diferentes escalas de tiempo: evolutiva, ecológica y ontogénica.

#### 1.- Importancia de la Herbivoría a Escala Evolutiva

La importancia de la herbivoría a esta escala puede ser vista como el resultado de la interacción de manera constante entre los animales vegetarianos y las plantas. Esta interacción constante entre plantas y herbívoros a través del tiempo se transforma en un proceso evolutivo donde la selección natural juega papel fundamental.

Uno de los procesos evolutivos mas importantes en la relación planta - herbívoro es la inducción de una respuesta de las plantas a la herbivoría. Esta respuesta puede tener varias alternativas; en primer lugar no responder de ninguna manera al daño causado por el herbívoro, o por el contrario inducir un respuesta que concluya en una resistencia a la herbivoría o en una defensa para evitarla (Karban and Myers 1989). El hecho de que se produzca o no una respuesta va a depender de los protagonistas implicados; es decir de la planta y del animal.

En vista de la diversidad de relaciones entre las plantas y los animales, McNaughton (1983a) hace una clasificación funcional de la herbivoría, basandose principalmente en el tipo de planta involucrada. Las plantas son divididas en dos importantes grupos que difieren principalmente en los atributos botánicos, en la naturaleza de su fauna herbívora, y en la naturaleza de las relaciones de coevolución con herbívoros (McNaughton 1983a). El

primer grupo son plantas que evaden fuertemente la herbivoría, ya sea a través de una compleja morfología o con una variedad de compuestos químicos de alta toxicidad y acción específica. El segundo grupo son plantas de reciente evolución como las familias Poaceae y Cyperaceae, las cuales tienen una morfología de unidades modulares repetitivas; las defensas son de tipo físico como la silificación, lignificación y tricomas en el margen de las hojas.

Dos líneas de coevolución en la relación planta herbívoro son sugeridas por McNaughton (1983a): la primera línea involucra animales de la Clase Insecta y plantas no gramíneas con alta producción de compuestos químicos tóxicos; la segunda línea de coevolución involucra a las gramíneas y ciperáceas con los mamíferos y ortópteros.

Los procesos de respuesta de las plantas a la herbivoría y las características de la herbivoría como depredación, van a conducir a cambios adaptativos, que actuando durante mucho tiempo, y con la influencia de la selección natural concluye en un proceso de coevolución. Definimos la coevolución en un sentido amplio como la evolución conjunta de dos o más taxones que tienen relaciones ecológicas estrechas sin intercambio de genes, donde la presión de la selección natural actúa para hacer que la evolución de cada uno de ellos dependa de la del otro (Ehrlich y Raven 1964, citados por Pianka 1982).

El proceso de coevolución en la relación herbívoro - planta permite que las plantas evolucionen a mecanismos que le conducen

a compensar los ataques causados por los animales al romper las barreras químicas que les protegen. También los animales evolucionan "seleccionando a favor" mecanismos que le permitan penetrar las defensas de las plantas (McNaughton 1983a, Pianka 1982). Es de hacer notar que los animales han evolucionado a formas de consumo o herbivoría, donde su ataque no produce un efecto completamente deletereo sobre la planta, ya que un herbívoro destructivo no podría sobrevivir al destruir el recurso de alimento.

## 2.- Importancia de la Herbivoría a Escalá Ecológica

Dentro de esta escala estarían los principales procesos de la interacción entre plantas y animales que determinan el funcionamiento del ecosistema, o que tienen que ver con los procesos de cambio sucesional en un área determinada. Por lo tanto la herbivoría puede ser vista entonces como el proceso de enlace entre dos importantes compartimientos del ecosistema: el productor primario (plantas) y el consumidor primario o productor secundario (herbívoro). Además el mantenimiento de este flujo de energía y materia entre productores y consumidores primarios permite a su vez que haya energía disponible para niveles tróficos superiores.

También la herbivoría puede ser vista como un proceso que permite una amplia gamma de relaciones entre las plantas y los animales. Como mencionamos anteriormente pueden haber diferentes formas de explotación de las plantas por parte de los animales, y este mayor número de relaciones va a conducir a una mayor

diversidad, la cual genera una mayor estabilidad del ecosistema o comunidad (Pianka 1982, Sarmiento 1984). La herbivoría también puede conducir a cambios en la composición florística y por ende a modificar el flujo de energía dentro de los ecosistemas. Un ejemplo son los cambios a nivel florístico y productivo que ocurren en los ecosistemas de sabanas neotropicales, cuyas especies vegetales evolucionaron sin la presión de pastoreo por grandes herbívoros; este ecosistema al ser sometido a corte que simula pastoreo de grandes mamíferos se ve afectado en la composición florística (Sarmiento et al. datos no publicados)

### 3.- Importancia a Escala Ontogénica

Los efectos de la herbivoría durante el ciclo de vida de las plantas va a depender de varios factores, pero sobre todo del tipo de planta que está siendo objeto de herbivoría. También está relacionada con la intensidad del consumo y por la historia evolutiva de plantas y animales implicados.

Algunos de los principales efectos de la relación planta-herbívoro son: primero la eliminación o consumo de todo o alguna parte de la planta; este consumo puede traer como consecuencia que se lesionen órganos que son fundamentales para su reproducción o supervivencia, con lo cual se modifica su ciclo de vida.

Un segundo aspecto se refiere a las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas como individuos (Jameson 1963, Coughenour 1985) como son la cantidad de materia aérea y

subterránea disponible después del consumo por los animales; cambios en la forma de crecimiento, al afectarse la presencia de yemas terminales y/o laterales; cambios en la fisiología de los procesos como captación de luz, asimilación de CO<sub>2</sub> y cantidad de área foliar; producción de semillas; modificación de la cantidad y forma de crecimiento del sistema radical, así como la fisiología de los procesos de absorción. Muchos de estos procesos se relacionan directamente con la hipótesis del crecimiento compensatorio.

## B.- CRECIMIENTO COMPENSATORIO

### 1.- Definición

El término crecimiento compensatorio comienza a aparecer en la literatura científica al ser utilizado por los agrónomos, forestales y botánicos, quienes lo consideraron como una simple respuesta o resultado de un pastoreo o corte moderado (McNaughton 1979).

¿Cómo y a través de que mecanismos responde la planta ante la defoliación?. Para responder a esta interrogante McNaughton (1979) propone que las plantas responden al impacto de la herbivoría al igual que responden a los demás factores ambientales, y que la naturaleza de la respuesta va a estar condicionada por la genética y desarrollo de la planta. También propone varios mecanismos por los cuales es estimulada o compensada la producción de las plantas afectadas por la herbivoría.

El crecimiento compensatorio podría ser definido simplemente

como el proceso mediante el cual se iguala el efecto negativo causado por algún factor externo. De forma mas amplia el crecimiento compensatorio es un conjunto de "cualidades adaptativas" de las plantas a moderados niveles de herbivoría, lo que implica un mayor fitness, que permite a través de un conjunto de respuestas de tipo fisiológico controladas genéticamente, y de procesos externos indirectos como resultado de la defoliación, un completo desarrollo de la planta, y flujo de energia dentro del ecosistema para el mantenimiento de su equilibrio y estabilidad (McNaughton 1979, 1983a, 1983b; Hilbert et al. 1981).

Vemos como en esta definición está implícita la importancia del crecimiento compensatorio como elemento de la relación planta - herbívoro, que tiene influencia desde el punto de vista evolutivo como factor controlador de la coevolución de plantas y animales (McNaughton, 1979); desde el punto de vista ecológico como controlador del flujo de energía en el ecosistema, y como proceso que permite restaurar rapidamente la biomasa perdida para poder concluir su ciclo de vida.

Los efectos o resultados sobre el crecimiento y fitness de las plantas al ser sometidas a herbivoría, pueden resumirse en tres posibles hipótesis (Fig. 1) (McNaughton 1979, 1983b; Hilbert et al. 1981; Dyer 1975). La primera de ellas es que generalmente los herbívoros causan daño o efectos deletereos a las plantas, por consiguiente estas disminuyen su producción y crecimiento y pueden llegar a morir. La segunda hipótesis es que las plantas pueden compensar el crecimiento a bajas tasas de herbivoría sin

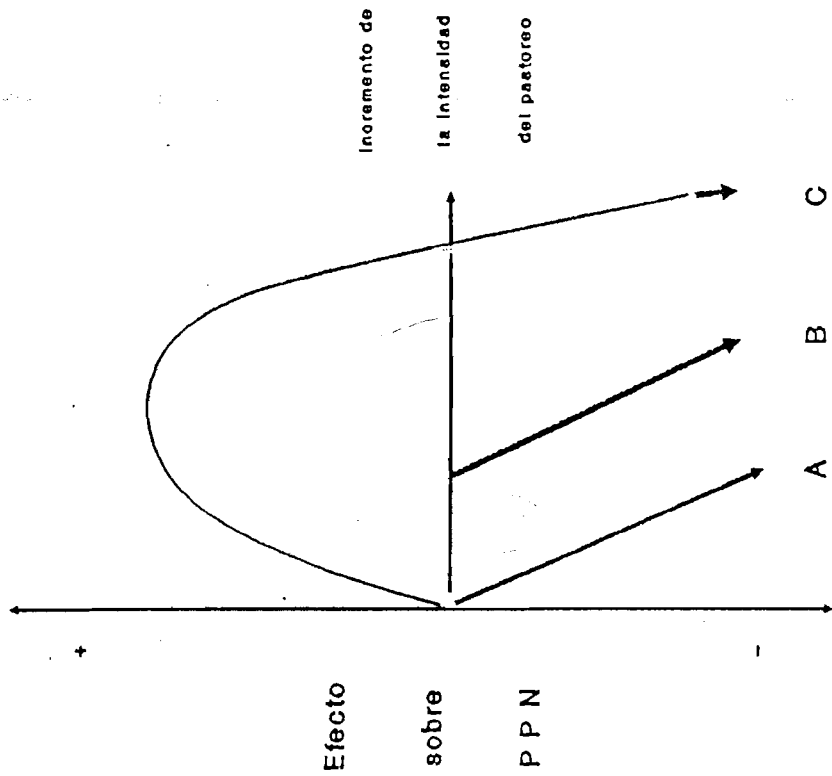


Fig. 1. Hipótesis de respuesta a la defoliación. **A)** no compensación y disminución de la producción; **B)** compensación de la producción a bajos niveles de intensidad de pastoreo, y **C)** sobrecompensación e incremento del fitness a moderados niveles de herbivoría. Modificado de McNaughton 1983b y Hilbert et al. 1981)

ningún cambio en el fitness de las plantas. La tercera hipótesis es que a niveles moderados de herbivoría puede resultar una sobrecompensación por la planta con consecuencias internas y externas de herbivoría, y también un incremento en el fitness a bajo niveles de herbivoría.

El conjunto de respuestas o mecanismos ecológicos para el **crecimiento** compensatorio de la planta pueden ser divididos en **dos** clases. Mecanismos externos, los cuales son modificaciones **ambientales**, y mecanismos internos que son respuestas **fisiológicas** (McNaughton 1983a,b).

## 2.- Mecanismos Externos de Crecimiento Compensatorio

### a.- Incremento en la Intensidad de Luz

Al ser removido parte del tejido foliar ya sea a través de la herbivoría o por el corte, la cantidad de luz que llega hasta los tejidos foliares remanentes es mucho mayor, es decir la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) por unidad de área foliar es mas alta (Jameson 1963, McNaughton 1983a, Chacón et al. 1992). Este aumento en la cantidad de RFA resulta en un inmediato aumento en la tasa fotosintética, la cual también se debe a varios factores fisiológicos y externos desencadenados por el corte o defoliación (Detling et al. 1979, Ludlow and Wilson 1971, Nowak and Caldwell 1984, Wallace et al. 1984, Chacón et al. 1992).

### b.- Mejor Suministro de Agua

Al eliminar parte del tejido foliar, la cantidad total de agua transpirada por la planta disminuye (McNaughton 1983a,

Chacón et al. 1992), este hecho implica que el tejido remanente puede tener una mayor cantidad de agua disponible, con lo cual disminuiría la resistencia estomática, permitiendo un mayor intercambio gaseoso con la consecuencia del incremento en la tasa fotosintética (Chacón et al. 1992). Otra de las consecuencias en el balance hídrico de las plantas defoliadas, sería la disminución de la cantidad total de agua transpirada, lo cual permite conservar una mayor cantidad de agua en el suelo que puede ser aprovechada mas adelante por la planta en su período de crecimiento (McNaughton 1983a, Georgiadis et al. 1989). Otro efecto a largo plazo es la promoción de la división y elongación celular, ya que estos procesos dependen de la expansión celular y la síntesis de proteínas sensibles al estres hídrico (Boyer 1976, Brandle et al. 1977 citados por McNaughton 1983a)

#### c.- Mejor Suministro de Nutrientes

Este efecto de la herbivoría puede ocurrir inmediatamente a través de un traslado de nutrientes almacenados en órganos de reserva, o bien por una mayor cantidad o concentración de nutrientes en el tejido foliar remanente debido a la pérdida de material foliar, al igual que en el balance hídrico (McNaughton 1983a, Chacón y Sarmiento 1992, Chacón et al. 1992). También puede ocurrir un efecto en un período de tiempo mayor, al **acelerar los procesos de mineralización en el tejido que estaba inmovilizado en la biomasa consumida por los herbívoros (McNaughton 1983a).**

#### d.- Modificación Directa del Metabolismo

Este efecto es el resultado principalmente de la producción de hormonas por las plantas, compuestos análogos a estas y otros factores de crecimiento producidos por los herbívoros (Dyer et al. 1982 citado por McNaughton 1983a). Se ha encontrado que varias hormonas de crecimiento de las plantas son estimuladas cuando la planta es defoliada por herbívoros, también se ha encontrado que la saliva de algunos ungulados estimula el crecimiento de las plantas un 50% más que en plantas control (Yokota et al. 1974, Engelbrecht 1971, Osborne 1973, Victoria and Rendina 1960, Reardon et al. 1972, 1974 citados por McNaughton 1983a).

#### 3.- Mecanismos Internos de Crecimiento Compensatorio

Son varios los cambios producidos para compensar los efectos de la herbivoría a nivel interno. Estos dependen principalmente del control hormonal, entre los cuales tenemos: activación de meristemas, mejoramiento de las tasas de división y elongación celular, reducción de la tasa de senescencia, rejuvenecimiento de tejidos residuales y modificación de los patrones de distribución y localización de los nuevos asimilados producidos y los de reserva (McNaughton 1983a).

Se ha encontrado que la tasa de senescencia declina cuando los tejidos asimilatorios son mantenidos a la luz, evitando el sombreado de los tejidos alrededor de estos (Woledge 1978 citado por McNaughton 1983a). Por otro lado se ha observado que luego de una defoliación parcial el tejido **remanente** presenta un efecto de

rejuvenecimiento al restituirse la capacidad fotosintética a valores cerca de los encontrados para hojas recién formadas (Wareing et al. 1968 y Hodgkinson 1974 citados por McNaughton 1983a); este hecho se debe a un incremento en las enzimas carboxiladoras tanto en plantas  $C_3$  como en  $C_4$  (Wareing et al 1968 citado por McNaughton 1983b).

Los altos niveles de citoquininas están asociados con la inducción de la maquinaria fotosintética y el principal sitio de síntesis de citoquininas es en las raíces, por lo tanto la defoliación del tejido aéreo conduce a un mejor flujo de estas sustancias desde las raíces hasta el tejido aéreo remanente (Gunning and Barkley 1963, Kende 1965 citados por McNaughton 1983ab). También estos altos niveles de citoquininas promueven la división celular y la activación de meristemas.

Una de las mas importantes respuestas internas a la defoliación es el traslado y redistribución de sustancias de reserva y nuevos asimilados para la formación de tejido, en especial a la formación de hojas (McNaughton 1983ab, Detling et al. 1979, Gifford and Marshall 1973, Chacón y Sarmiento 1992, Chacón et al. 1992).

#### C.- MODELOS DE CRECIMIENTO COMPENSATORIO

Como se planteó anteriormente el crecimiento compensatorio es un proceso complejo que implica una serie de respuestas de distinto tipo; sin embargo en varios trabajos se ha tratado de reunir todas estas respuestas a través de modelos sencillos o

complejos que permitan tener una visión concreta de la respuesta en conjunto de la planta al crecer bajo efecto de herbivoría.

Los modelos se basan principalmente en la respuesta de las gramíneas al pastoreo como un caso de herbivoría; aunque también existen modelos explicativos de otros tipos de herbivoría.

McNaughton (1979), realizó un estudio del crecimiento y producción de las gramíneas en la sabana de Serengeti. En este trabajo presenta un diseño experimental que le permite estimar la producción aérea de la sabana bajo un gradiente de intensidad del pastoreo. En este tipo de trabajo se observa que el crecimiento de la planta está sujeto a la intensidad del pastoreo, el cual viene a ser una medida del disturbio al cual está sometida la planta.

En un primer modelo, basado en los resultados experimentales, una sobrecompensación en la producción depende de la intensidad del pastoreo o herbivoría y esta intensidad es una medida del consumo de la planta por el animal.

Un segundo modelo basado en los resultados del modelo anterior y otros trabajos fué presentado por Hilbert et al. (1981). Este modelo pretende explicar a través de sencillas ecuaciones matemáticas como varía la producción y crecimiento de las plantas al ser sometidas a pastoreo.

Los autores parten de la hipótesis de que se produce un aumento en la producción primaria neta aérea en presencia de luz y con moderados niveles de defoliación, por combinación de diversos mecanismos, y que el resultado es una curva óptima de

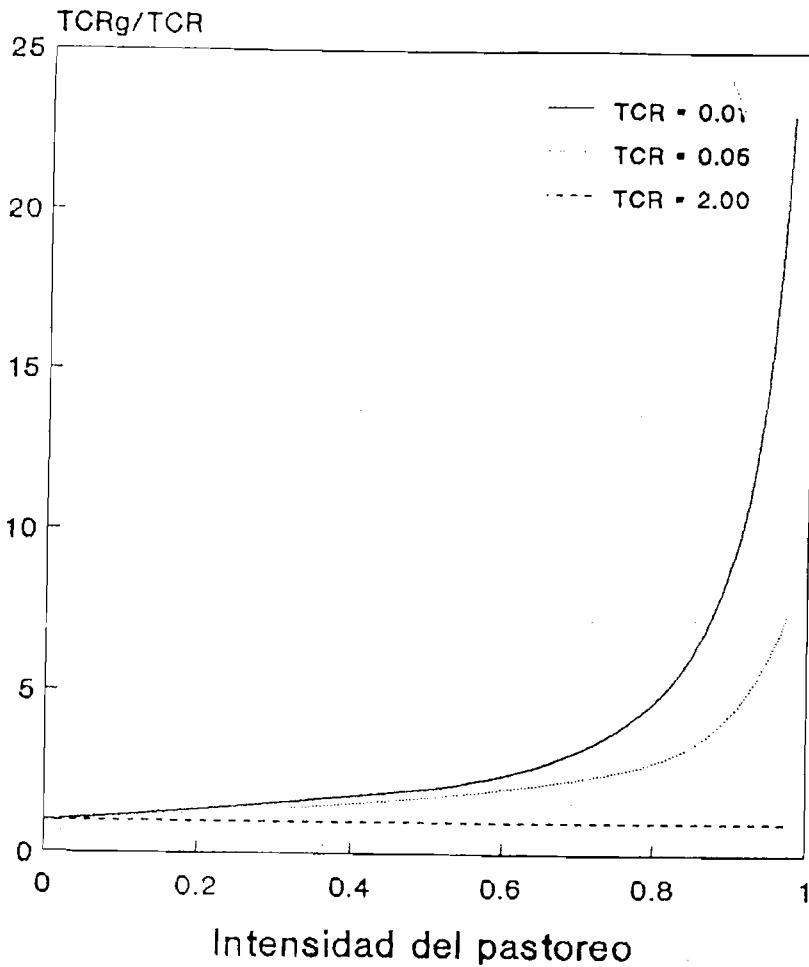


Fig. 2. Incremento proporcional en la TCR necesaria para la total compensación a diferentes intensidades de pastoreo y tasas de crecimiento relativo (TCR) control, igual a la de plantas no pastoreadas. Tomado de Oesterheld and McNaughton 1991.

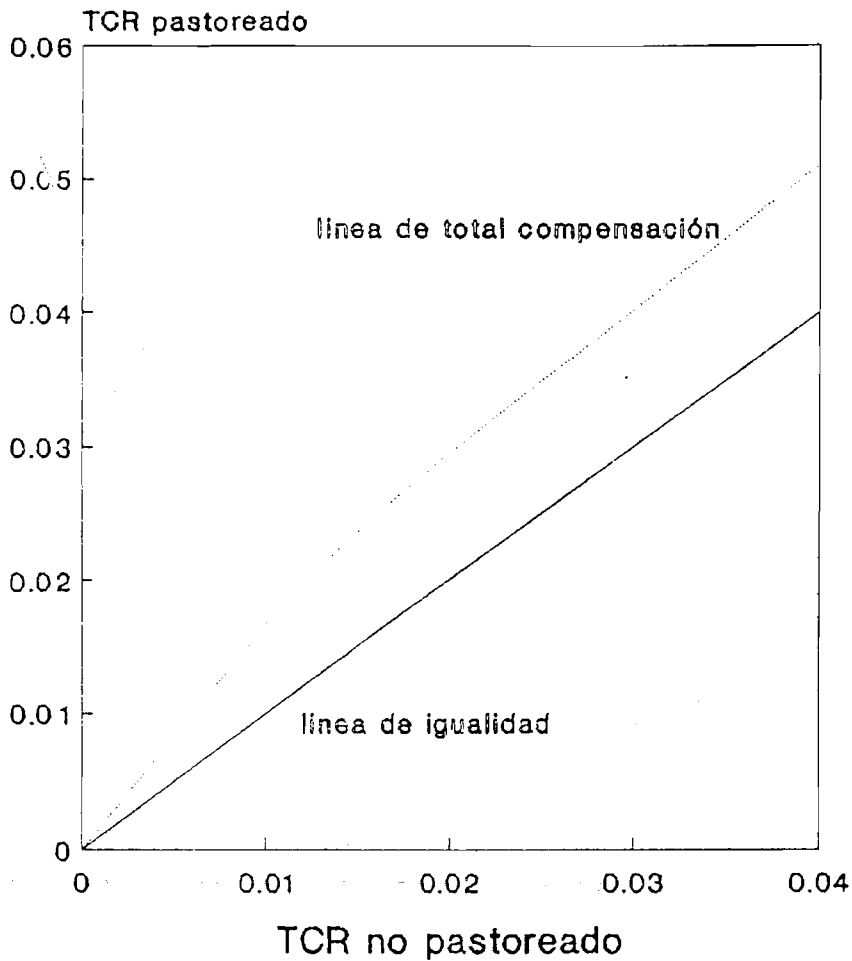


Fig. 3 Relación teórica entre la TCRg y TCR (sin pastoreo). El resultado son dos líneas de correlación, una correspondiente a la igualdad entre las dos tasas de crecimiento relativo, y la otra correspondiente a la compensación. Tomado de Oesterheld and McNaughton 1991.

pastoreo (Linea c de Fig.1).

Los principales parámetros utilizados en el modelo son: la Tasa de Crecimiento Relativo (R) como medida del crecimiento y desarrollo de la planta, la intensidad del pastoreo definida igual que en el modelo anterior, y el tiempo de duración del pastoreo el cual podría verse como la frecuencia del pastoreo.

Oosterheld and McNaughton (1991), hacen un análisis del modelo propuesto por Hilbert et al. (1981) y encuentran algunas incongruencias en relación a la relación entre la R sin pastoreo y la Rg bajo pastoreo. Consideran que los cambios en la R no deben ser en términos absolutos (Rg - R) como lo plantean Hilbert et al. (1981), sino como la relación Rg/R (Fig. 2) obteniendo resultados diferentes. Es decir que las plantas con una R alta en ausencia de pastoreo, necesitan pequeños incrementos en su R para compensar el crecimiento al ser sometida a pastoreo. Una posible respuesta para explicar estas diferencias entre los modelos, es observar la relación entre Rg y R (Fig. 3); en este caso la relación se comporta como una ecuación lineal

$$Rg = a + b.R \quad (1)$$

en la cual si  $a \leq 0$  y  $b \leq 1$  la R no se incrementa y no hay compensación; si  $a > 0$  y  $b \leq 1$  el pastoreo estimula la R en alta proporción en plantas que crecen lentamente; en este caso el modelo de Hilbert et al. (1981) donde se considera Rg - R, es bueno para predecir la compensación. Por el contrario si  $a \leq 0$  y  $b > 1$  la estimulación en la R vendría dada por una proporción de R, y Rg/R sería un estimador mas realista de la medida de cambio en

una alta tasa fotosintética que pueda soportar la densidad continua del crecimiento aéreo y subterráneo y reponer las reservas.

Otro modelo en relación al crecimiento compensatorio es presentado por Oosterheld y McNaughton (1988). Uno de los aspectos más importantes considerados en este modelo se relaciona con el tiempo como variable importante en el proceso de recuperación del tejido foliar y todo el aparato asimilador en los días inmediatamente después del corte. En este modelo se plantea que existe un período de tiempo después del corte en el cual muchas variables son afectadas, este hecho es observado en Themeda triandra, y a este respecto sugieren un modelo gráfico de la respuesta de varios parámetros a la defoliación que muestran como es su variación a medida que transcurre el tiempo (Fig. 4). Se observa como luego de un determinado período de tiempo, diferente para cada variable, se logra la compensación. Este período de tiempo que transcurre hasta alcanzar la compensación en la R, es denominado "tiempo de recuperación" (Hilbert et al. 1981, Oosterheld and McNaughton 1988, 1991).

#### D.- CONTROVERSIA SOBRE EL CRECIMIENTO COMPENSATORIO

Aunque la hipótesis del Crecimiento Compensatorio ha tenido gran aceptación en el medio científico, se han presentado algunos trabajos en los cuales se cuestiona mucha de la información que sustenta esta hipótesis.

Belsky (1986) en una revisión bibliográfica sobre los beneficios de la herbivoría en las plantas presenta una serie de

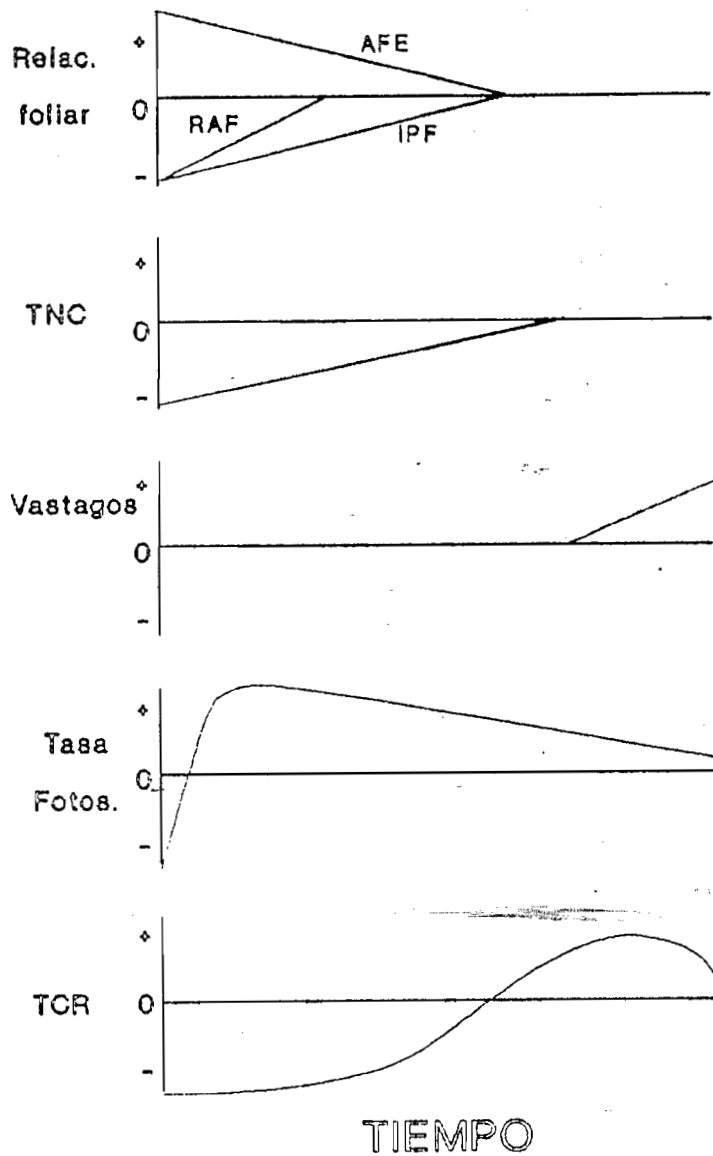


Fig. 4. Modelo gráfico de la respuesta de diferentes parámetros a la defoliación. La línea horizontal de referencia corresponde a plantas no defoliadas. AFE = área foliar específica; IPF = índice de peso foliar; RAF = relación de área foliar, TCR = tasa de crecimiento relativo, y TNC = total de carbohidratos no estructurales. Tomado de Oosterheid and McNaughton 1988.

cuestionamientos acerca de las investigaciones en las cuales se evidencia un beneficio de las plantas sometidas a la defoliación, y concluye que esta evidencia no soporta la teoría de que las plantas consumidas o pastoreadas por los herbívoros son beneficiadas por esta relación.

Algunos de los principales cuestionamientos planteados por Belsky (1986) en su trabajo se refieren entre otras cosas a la ambigüedad en la definición del término en crecimiento compensatorio, específicamente al referirse a un aumento en la productividad de la planta o a un aumento en el fitness. También objeta que la mayoría de los estudios citados presentan resultados referentes a el ensayo u observación en el campo sobre una especie en particular, sin considerar otros factores como la competencia; a tal respecto la autora hace referencia a su trabajo donde compara la producción primaria de especies pastoreadas y no pastoreadas en asociación con otra especie para observar el efecto competitivo en el crecimiento de las especies. Los resultados señalan que en solo 3 de 44 combinaciones hubo crecimiento compensatorio (sobrecompensación significativa) de acuerdo a su definición.

En relación al efecto de la competencia interespecífica sobre el crecimiento de plantas sometidas a defoliación, Raventós (1991) encontró que el corte estimuló el crecimiento de Lectocoryphium lanatum creciendo en competencia con otras gramíneas. Banyikwa (1988) también encuentra que para Digitaria macroblephara y Sporobolus ioclados los efectos negativos de la

competencia dependiente de la densidad son atenuados y disminuidos por efecto de la defoliación. Estos resultados indican que puede haber crecimiento compensatorio cuando las plantas están en competencia y que el corte o pastoreo puede disminuir los efectos competitivos. Otro de las críticas se refiere a no considerar los mecanismos fisiológicos expuestos en párrafos anteriores acerca del crecimiento compensatorio, como el resultado de la evolución de la respuestas de las plantas al pastoreo o herbivoría, sino que igualmente pueden ser el resultado de la adaptación de las plantas a ciertas condiciones ambientales. También Belsky objeta la evidencia de si la herbivoría favorece el incremento del fitness de la planta, y si la relación planta-herbívoro es una coevolución mutualística.

En estas dos observaciones se presenta el dilema de si las gramíneas poseen características morfológicas y fisiológicas como una adaptación a las condiciones ambientales o a la presión de los herbívoros. Este problema es comentado por Coughenour (1985), quien sugiere en base a los registros fósiles de gramíneas y herbívoros, y a la evidencia sobre la tolerancia de las plantas a la herbivoría, que las adaptaciones de estos es el resultado de coevolución. Las cualidades adaptativas de las gramíneas a la herbivoría pueden ser adaptaciones evolutivas que surgen por efecto de la presión del pastoreo; o adaptaciones evolutivas que surgen como respuesta a presiones que no incluyen la herbivoría, pero que sin embargo benefician la resistencia a la herbivoría; tal es el caso de las cualidades adaptativas que evolucionan como

respuesta al estrés hídrico de ambientes semiáridos, o las adaptaciones a la competencia, como la plasticidad para modificar la distribución de asimilados, los cuales también benefician la tolerancia de las gramíneas al pastoreo (Coughenour 1985), además muchas de estas cualidades adaptativas son amplificadas, seleccionadas y combinadas por la coevolución planta-herbívoro.

Es probable que la evidencia no sea lo suficientemente fuerte para apoyar la hipótesis de que uno de los beneficios de la herbivoría sea el aumentar la adaptabilidad de las plantas frente a esta relación; sin embargo el hecho de una coevolución entre plantas y animales consumidores deja ver la posibilidad de que las plantas incrementaran su fitness (adaptabilidad) al pastoreo y que esto implicara una coevolución mutualística entre productores y herbívoros. La controversia se sigue planteando y surgen nuevos trabajos y comentarios que tratan de defender posiciones a favor y en contra de la hipótesis del crecimiento compensatorio (McNaughton 1986, Belsky 1987)

Como vemos existe una fuerte controversia en relación a los efectos benéficos o no de la herbivoría sobre las plantas defoliadas. Belsky en sus trabajos y comentarios presenta a el crecimiento compensatorio como una hipótesis sin buena fundamentación y defiende con mucha fuerza la creencia de que la remoción de hojas, tallos, inflorescencias o raíces reduce la superficie asimilatoria, la acumulación de nutrientes y carbohidratos, la producción de semillas y la superficie de absorción de agua y nutrientes, es decir que todos los efectos

son negativos. Sin embargo en base a esta misma evidencia presentada por Belsky y a otras mas, la hipótesis del crecimiento compensatorio parece tener sentido y permite explicar las relaciones que existen entre los procesos de coevolución entre plantas y herbívoros con los procesos y efectos de esta relación a nivel de ecosistema y comunidad y mas aún con los mecanismos de tipo fisiológico que tiene el individuo para responder a los efectos del pastoreo o defoliación.

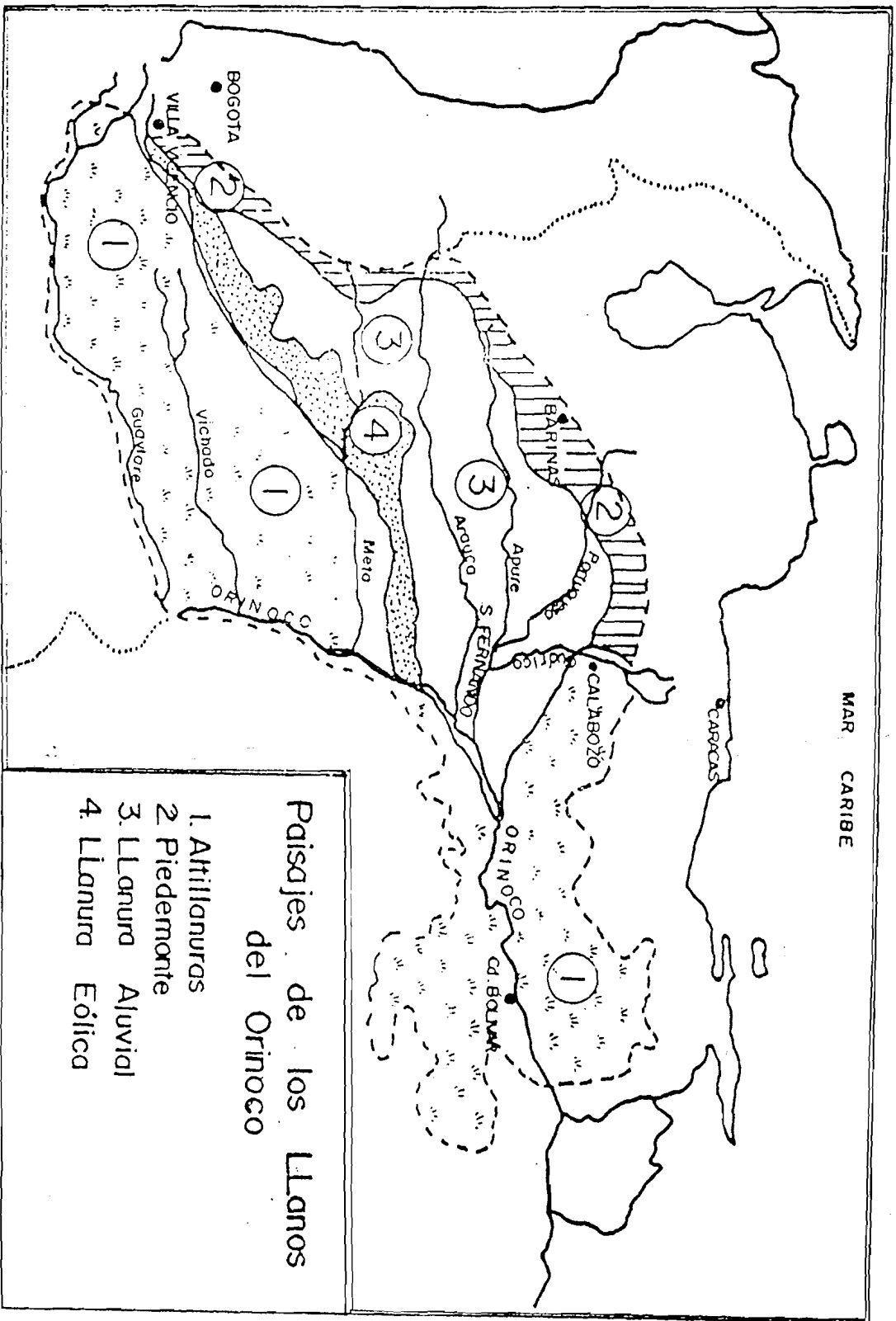
### III. - MATERIALES Y METODOS

#### A.- CARACTERISTICAS GENERALES DEL AREA DE ESTUDIO

La experiencia se llevó a cabo en la Región geográfica de Los Llanos Occidentales venezolanos, los cuales pertenecen a la segunda gran extensión de sabanas en el continente Americano, los Llanos del Orinoco (Fig. 5)(Sarmiento 1983,1990). Esta unidad se localiza sobre planicies Cuaternarias que unen las estribaciones de la cordillera de Los Andes y Caribe al Norte y Oeste, con los bordes del Escudo Guayanés y la Selva Amazónica al Sur (Sarmiento 1983,1990).

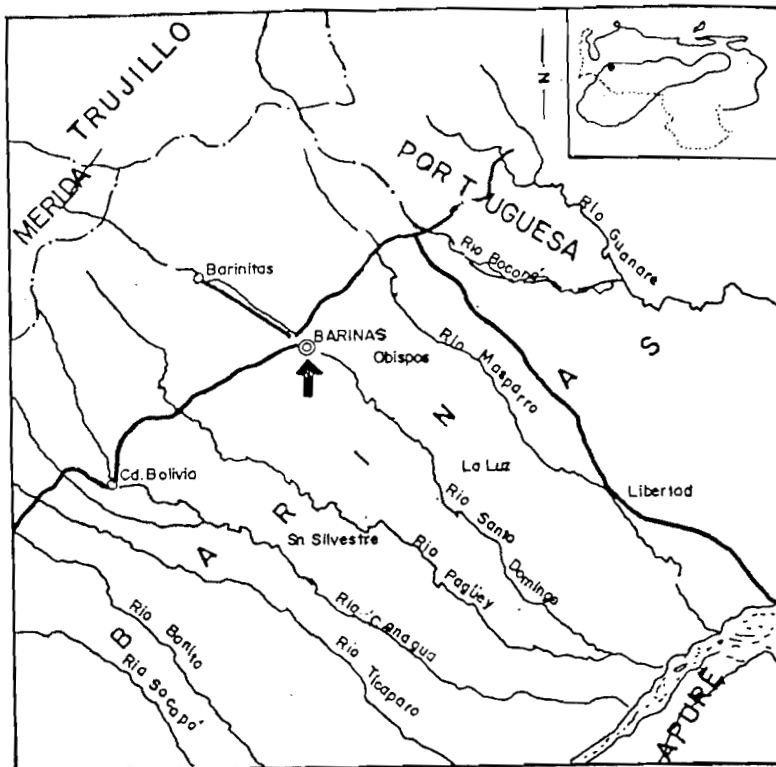
Siguiendo la clasificación utilizada por Sarmiento (1983) basada en el material parental, geomorfología, suelos y los distintos tipos de ecosistemas de sabana presentes, el área de estudio pertenece a la subregión de **Sabanas de Piedemonte** (Fig. 5), que se caracteriza por grandes abanicos aluviales y sistemas de terrazas aluviales. Esta región es parte de la cuenca sedimentaria Barinas-Apure, donde un manto de sedimentos del Cretáceo y Cenozoico cubren el basamento pre-Cretáceo con un espesor que alcanza un máximo de 5000 m (Feo- Codecido 1969 citado por Sarmiento et al. 1971).

El área de estudio está localizada en el campo experimental del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Experimental de Los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ), en la ciudad de Barinas, Edo. Barinas (Fig. 6), a unos 8 Km del aeropuerto, donde se ubica una estación metereológica con las siguientes coordenadas Latitud N 8°36'55'', Longitud O 70°12'15'' y 180 msnm. La parcela de



**FIGURA 5.-**




Principales regiones sabánicas de Los Llanos del Orinoco.  
 a.- Sabanas sobre mesas (1); b.- Sabanas de Piedemonte (2); c.- Sabanas sobre llanuras aluviales (3) y d.- Sabanas sobre llanuras eólicas (4). (Tomado de Sarmiento 1983, modificado por MARNR 1985).

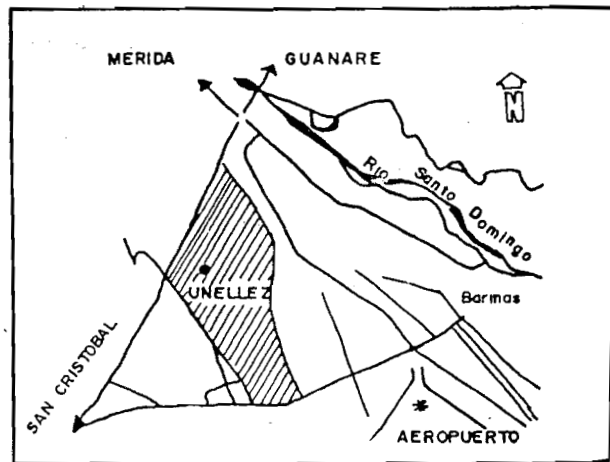


LEYENDA

ESC: 1:000.000

CIUDAD DE BARINAS

-  Carretera Asfaltada
-  Rio
-  Limite de Estado



ESC: 1:25000

- Parcelas Experimentales
- \* Estacion Meterológica Barinas - Aeropuerto

FIGURA 6.- Localización del área de estudio y situación relativa de las parcelas experimentales y estación meteorológica en la ciudad de Barinas. (Tomado de Acevedo 1988).

estudio se encuentra dentro del área de "Plantas de cultivo nativas e introducidas", cuya historia de cultivo es la de haber sido utilizada para el cultivo de maíz durante los últimos cinco años aproximadamente.

Nuestro sitio de experimentación corresponde a una terraza Qii del Sistema de relieve Barrancas y Barinas (Sarmiento et al. 1971, Silva et al. 1971). En esta terraza se presenta un ecosistema de Sabana Tropical Estacional (STE) (Silva et al. 1971, Sarmiento 1983, Sarmiento 1990) el cual se caracteriza por la alternancia de una estación húmeda con agua disponible en el suelo y una estación seca mas o menos prolongada con deficiencia de agua para las gramíneas dominantes (Sarmiento 1990). El suelo de la parcela es un Alfisol de la Serie Barinas (Silva y Sarmiento 1976), desarrollada sobre materiales ricos en biotita con una pendiente entre 0,4 y 0,15 %; el color es rojo de granulometría uniforme y textura franco-arenosa hacia franco-arcillosa-arenosa; su pH es ácido y de baja fertilidad natural; tiene excelentes condiciones de permeabilidad y aereación; presenta buena infiltración (Acevedo 1988).

En la STE podemos encontrar un continuo fisonómico que va desde pastizales sin árboles (sabana abierta) hasta bosques muy abiertos. Predominan las gramíneas perennes en macolla, de metabolismo fotosintético C<sub>4</sub> y de asimilación y crecimiento continuo todo el año con una fase de semireposo relativo durante la estación seca; mientras que el estrato leñoso se caracteriza por árboles bajos, perennifolios o brevidecidos, con hojas

escleromorfias y de renovación en la estación seca. La ocurrencia del fuego es anual o casi anual (Sarmiento 1983, 1984b, 1990).

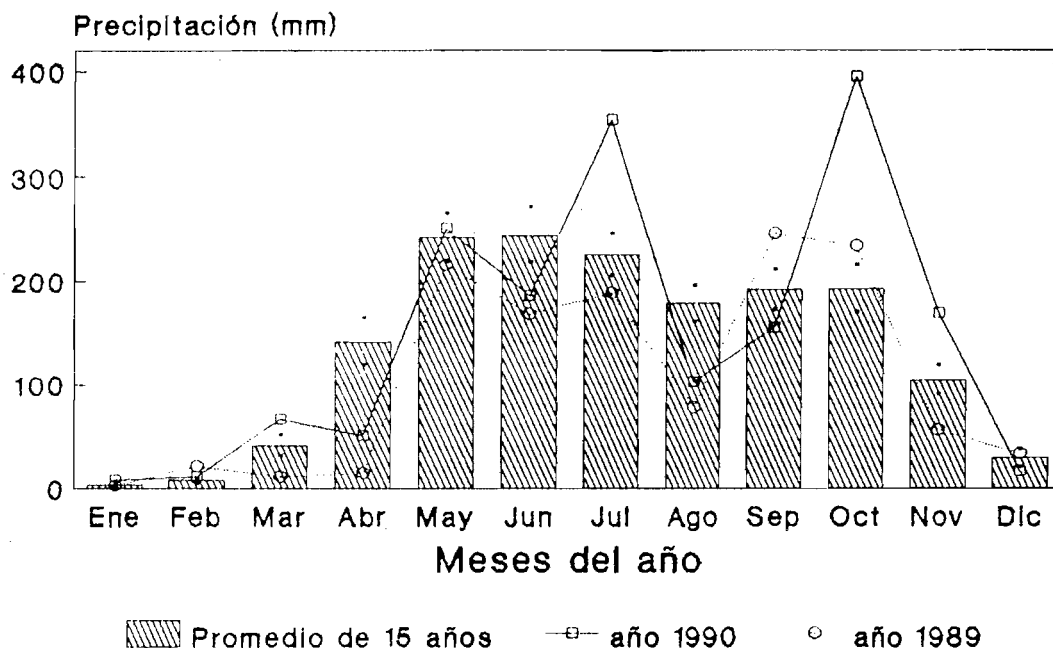
El clima de la zona es marcadamente biestacional, con una estación de lluvias de 7 a 8 meses que se desarrolla entre abril y octubre, siendo mayo y junio los meses mas lluviosos. La estación seca abarca tres meses (diciembre a febrero) donde se presenta un 10% de la precipitación total anual. Los meses de marzo y noviembre son considerados meses de transición (Sarmiento et al. 1971, Acevedo 1988). En la figura 7 se presenta la precipitación mensual para los años de estudio 1989, 1990 y el promedio para un periodo de 16 años (1975 - 90). La temperatura media diaria se mantiene constante durante todo el año (promedio anual de 26,6°C) con una diferencia entre el mes mas frio y el mas cálido de 3,1°C (Acevedo 1988). La radiacion también es constante durante todo el año con pocas variaciones (Fig. 8)

#### B.- MATERIAL DE ESTUDIO

Panicum maximum Jacq., cuyos nombres comunes son Gamelote, Guinea, Paja de Guinea, Hierba de Guinea, Pajón, Gramalote, Carrizo, Fataque, Alkali Zacate, Colonial entre otras, es de origen tropical africano, y fué introducida en América a través de Las Antillas en el año 1774. Pertenece a la Tribu Paniceae (80 géneros y 1900 especies), Subfamilia Panicoideae, Familia Poaceae, Orden Poales (Harvard-Duclos 1969, Rodríguez 1989).

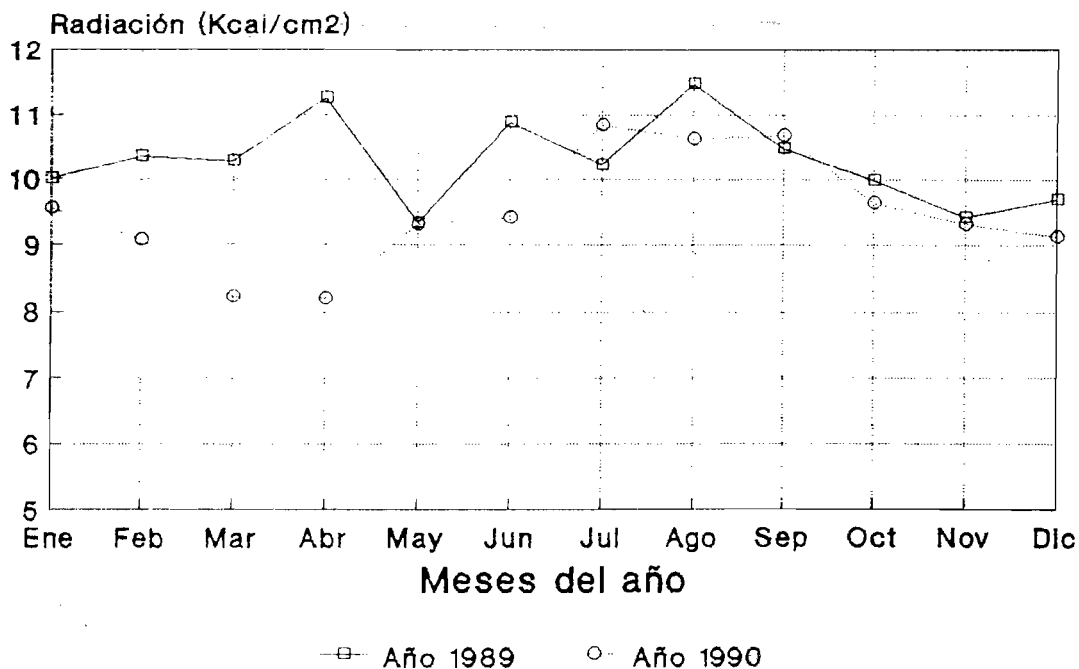
P. maximum se distribuye y cultiva en el trópico y subtrópico húmedo de todo el Mundo, es una especie muy utilizada como forraje en alturas bajas, pero llega a alcanzar hasta los

**Fig. 7. Promedios de precipitación mensual en la estación meteorológica del aeropuerto de Barinas (8 Km del Jardín Botánico - UNELLEZ).**



Media anual = 1604,9 +/- 60,3 mm  
 Total año 1989 = 1269,9 mm  
 Total año 1990 = 1764,8 mm

**Fig. 8. Curso de la radiación solar en la estación meteorológica del aeropuerto.**



Total año 1989 = 123.421 cal/cm<sup>2</sup>  
 Total año 1990 = 114.013 cal/cm<sup>2</sup>

1300 m. Muestra una gran resistencia al fuego y la sequía, aunque no soporta períodos muy largos sin agua; crece bien en suelos ácidos o debilmente ácidos, bien drenados, pero no en zonas sujetas a inundación.

Es una hierba perenne que crece en macolla y puede llegar a alcanzar entre 2,5 y 3 m de altura (Fig. 9). Sus hojas son largas y envainantes, con nervio medio pronunciado. Las inflorescencias son en panículas abiertas terminales y axilares, mas o menos cónicas. Las raíces son largas y nudosas. Existen rizomas que le confieren cierta resistencia a la sequía. Tiene un rápido crecimiento durante la época de lluvias. Su metabolismo fotosintético es  $C_4$  (Whyter et al. 1966, Checa 1978, Harvard-Duclos 1966, Rodríguez 1989).

#### C.- DISEÑO EXPERIMENTAL

El trabajo se desarrolló en una parcela de 342 m<sup>2</sup>, sembrada con plantas de P. maximum, a una densidad de 1 m<sup>-2</sup>. Las plantas fueron sembradas por medio de esquejes en junio de 1987. (Chacón 1989). El desarrollo de la experiencia fue durante la estación húmeda y parte de la estación seca.

Durante el año 1989 se estudió la respuesta de P. maximum a tres frecuencias de corte y dos alturas de corte, para lo cual se tiene un diseño experimental (Fig. 10), donde la parcela total se dividió en 6 parcelas de 11 x 4 m y una de 3 x 12, que corresponden con 6 tratamientos de corte y una control respectivamente:

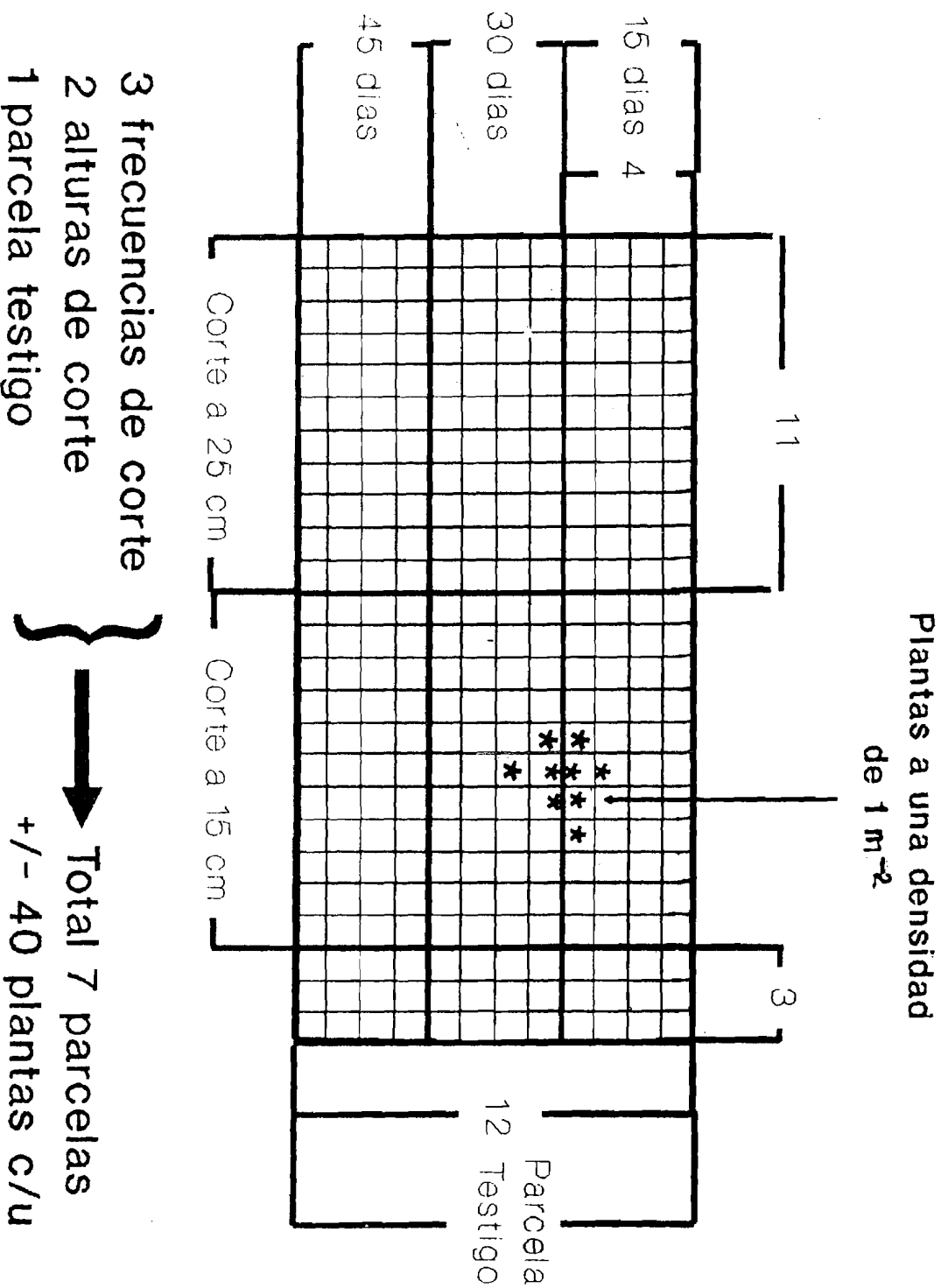
a.- Corte cada 15 días a una altura de 15 cm



Pilar

Figura 9. . *Panicum maximum* Jacq.  
TOMADO DE RODRIGUEZ MESA 1989

Fig. 10. Diseño experimental y ublocación de los tratamientos en la parcela para el año 1989.



- b.- Corte cada 15 días a una altura de 25 cm
- c.- Corte cada 30 días a una altura de 15 cm
- d.- Corte cada 30 días a una altura de 25 cm
- e.- Corte cada 45 días a una altura de 15 cm
- f.- Corte cada 45 días a una altura de 25 cm
- g.- Parcela de 3 x 12 correspondiente al testigo. No fué cortado.

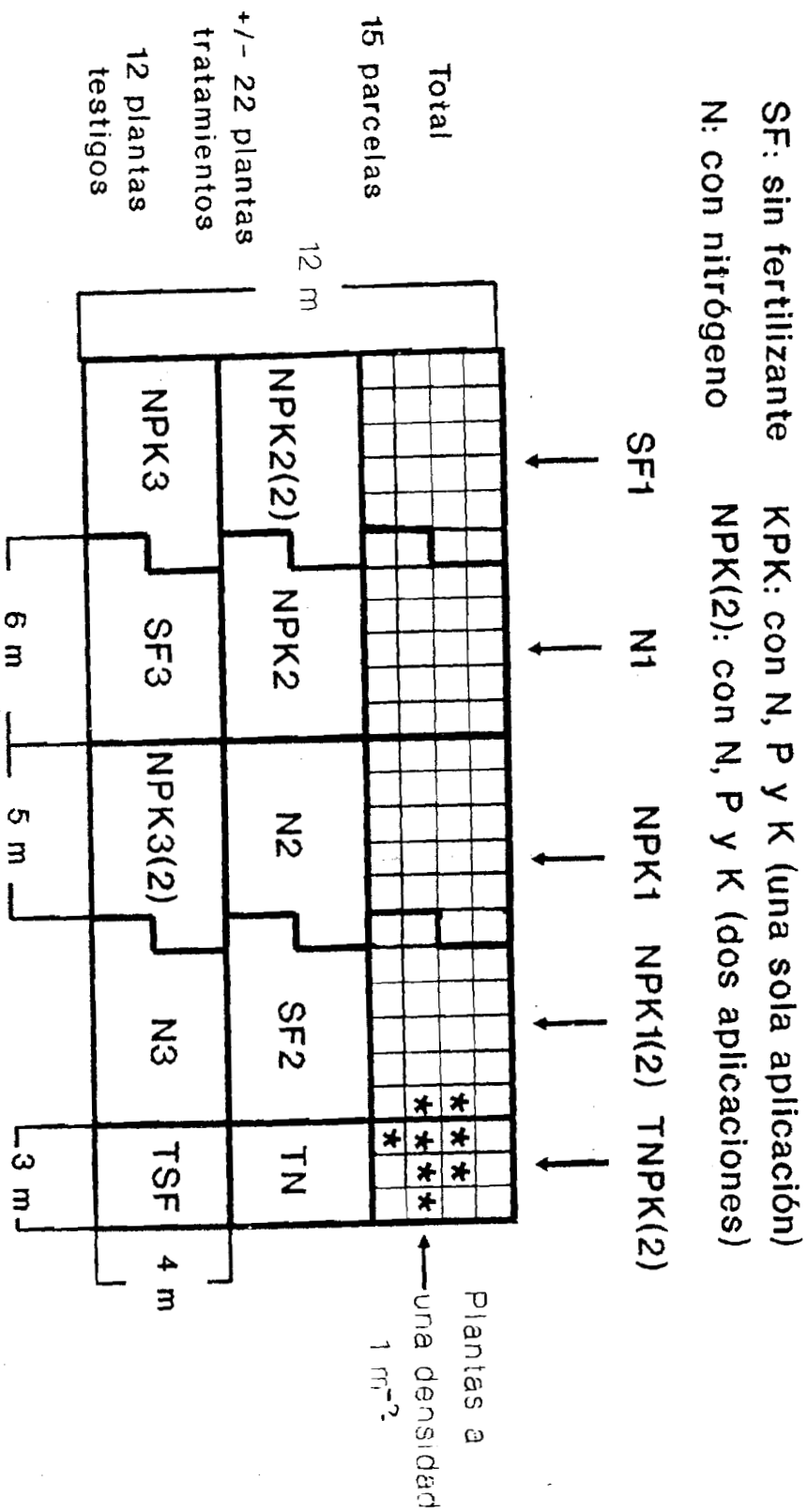
En el año 1989 las plantas fueron fertilizadas el 11 de mayo, tomando en consideración la cantidad de material exportado (producido) durante una experiencia previa (Chacón 1989), y la concentración aproximada de nutrientes (1,5%N, 1,4%K y 0,15%P). La cantidad de fertilizante utilizada fué de 15 gN/planta, 15 gK/planta y 2 gP/planta.

Durante el año 1990 se estudió la respuesta de P. maximum a una frecuencia e intensidad de corte y 4 tratamientos de fertilización (Fig. 11), utilizando las mismas plantas del año 1989. La frecuencia de corte es de 30 días y la altura de corte es de 25 cm; la escogencia de esta frecuencia y altura de corte se debió a los resultados obtenidos en el año anterior.

Los tratamientos de fertilización utilizados son:

- a.- Sin fertilizante (SF)
- b.- Fertilizado solo con nitrógeno en forma de urea (32.34 g/planta) (N).
- c.- Fertilizado con N, P y K en forma de urea, cloruro de potasio y superfosfato triple (32.34 gN/planta, 30.18 gK/planta y 3.23 gP/planta) (NPK).
- d.- Fertilizado con NPK, en igual cantidad al anterior

Fig. 11. Diseño experimental y ubicación de los tratamientos en la parcela para el año 1990.



Corte en todas las parcelas a excepción de Test.

Las parcelas TSF, TN y TNPK(2) son los controles de los trat. de fert.

tratamiento, pero repartido en dos aplicaciones durante el año (NPK2).

Además se tienen tres parcelas no sometidas al corte, pero si sometidas a tratamientos de fertilización:

- a.- Testigo sin fertilizante (TSF)
- b.- Testigo solo con nitrógeno (TN)
- c.- Testigo con NPK aplicado en dos ocasiones (TNPk2)

La cantidad de fertilizante utilizado estuvo en relación con la cantidad de material exportado (cosechado) en años anteriores (1989) y a la concentración aproximada de estos nutrientes en las plantas (1,5%N, 1,4%K y 0,15%P).

#### D.- METODOLOGIA. AÑO 1989

En la figura 12 se presenta el cronograma de las actividades desarrolladas durante el año 1989.

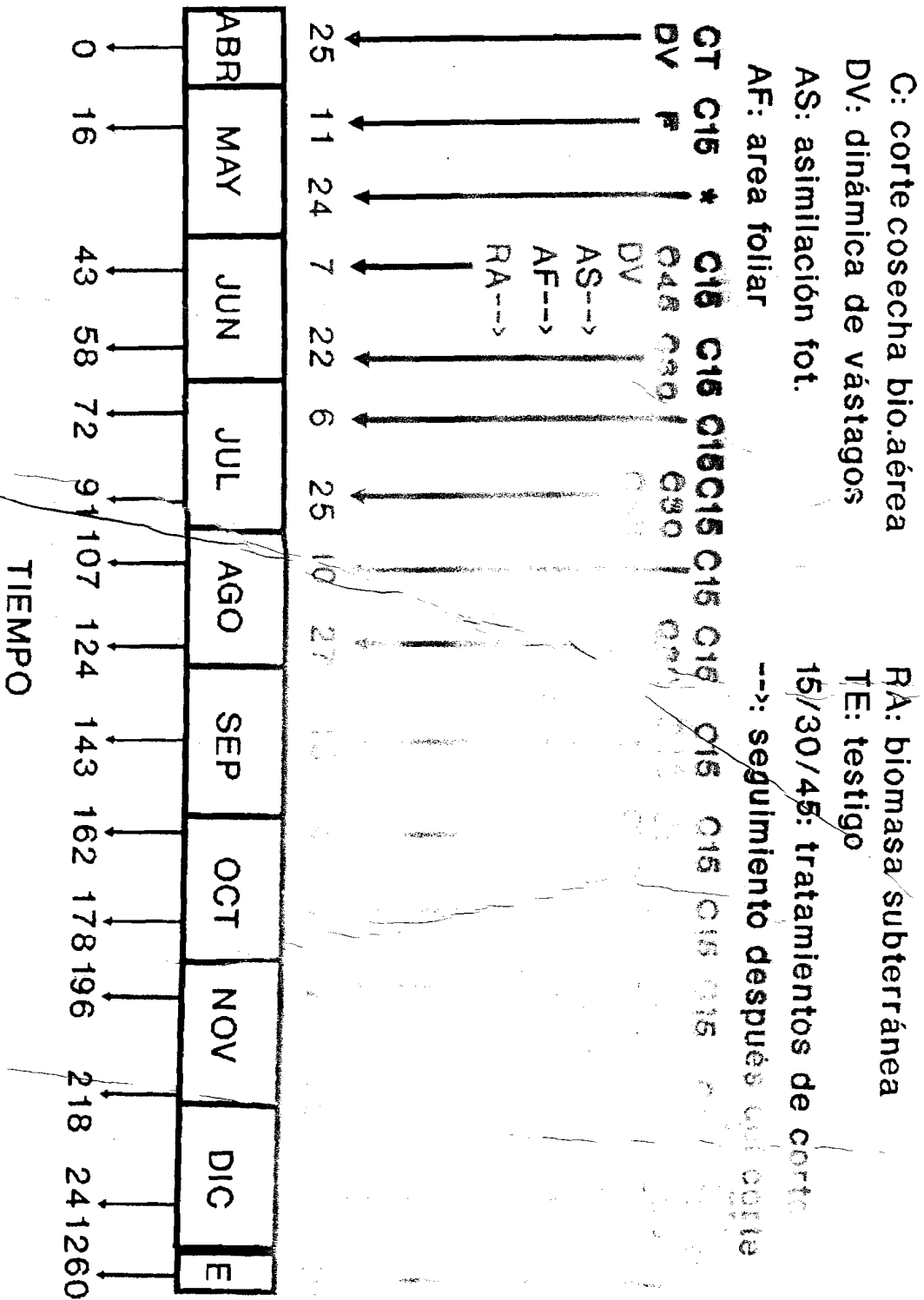
##### 1.- Biomasa y Producción Primaria Neta

Cada 15, 30 o 45 días, según sea el caso, se tomó una muestra de la cosecha de 5 plantas del tratamiento o tratamientos correspondientes para esa fecha (Método de cosechas, Sarmiento 1984a, Roberts et al. 1987). Las plantas fueron cortadas con una hoz.

El material de las 5 muestras de biomasa aérea ~~es empacado y~~ secado en la estufa hasta peso constante. En algunas oportunidades el material es separado en 3 compartimientos de biomasa: hojas, tallos e inflorescencias, para medir la distribución de biomasa aérea.

La biomasa subterránea fué medida tomando 1 muestra de suelo

Fig. 12. Cronograma de actividades realizadas durante el año 1989. En la parte superior del nombre del mes se presenta el día y en la parte inferior el tiempo de experimentación.



a 20 cm de radio de la macolla, en tres plantas por tratamiento en las fechas indicadas en el cronograma. Las muestras de biomasa subterránea son secadas hasta peso constante, luego son lavadas y el material vegetal es tamizado y separado, después secado y pesado, y finalmente se expresa como mg raíces  $g^{-1}$  suelo seco.

## 2.- Dinámica de Vástagos y Hojas

Se realizó un conteo del número de vástagos promedio para una muestra de 5 plantas por tratamiento, durante los 15 días siguientes al corte, en dos oportunidades durante el desarrollo de la experiencia. Se realizó un muestreo del área foliar de 3 plantas por tratamiento durante los primeros 15 días después del corte en dos oportunidades durante toda la experiencia.

Las muestras de área foliar son medidas con un planímetro y luego empacadas y secadas en la estufa. Con ello se determina el índice de área foliar y el peso foliar específico de cada tratamiento.

## 3.- Nitrógeno Foliar

Del material de área foliar se tomaron muestras compuestas de cada tratamiento en cada día muestreado, para realizar análisis del contenido de nitrógeno. La determinación del nitrógeno foliar se realizó a través de la destilación utilizando el método de Micro-Kjeldahl descrito por Muller (1961).

## 4.- Biomasa Subterránea después del corte

Se realizaron muestreos de biomasa subterránea en 5 plantas durante los primeros 15 días después del corte, acompañando los

muestreos de vástagos y área foliar. La extracción de las muestras sigue el procedimiento empleado para la biomasa subterránea.

## 5.- Intercambio de Gases

### a.- Sistema Abierto

Se realizaron dos ciclos de mediciones diarias (junio y noviembre) de la tasa fotosintética (A), tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (G), radiación fotosintéticamente activa (RFA), humedad relativa (HR), temperatura foliar (Tf) y concentración de CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>]) en hojas de diferente edad (juveniles, maduras y senescentes, Chacón 1989, Chacón y Sarmiento 1992) de plantas de los distintos tratamientos de corte y en plantas control. Cada ciclo de medición corresponde a cursos diarios en los días siguientes al corte (1, 2, 3, 5, 9, 11, 14 y 17 días después del corte). Para estas mediciones se utilizó un sistema abierto portátil de análisis de gases infrarrojo (ADC: Analytical Development Co, LTD., Inglaterra) (Fig. 13) (Long and Hälgreen 1987).

### b.- Sistema Cerrado

Simultáneamente se realizaron dos ciclos de mediciones de la tasa fotosintética (A), humedad relativa\* (HR), radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura del aire\* (T) de plantas cortadas a 15 y 25 cm de altura. Se utilizó un sistema cerrado portátil de análisis de gases infrarrojo (ADC).

El sistema cerrado de medición de intercambio de gases (Fig.

Fig. 13. Diagrama que representa el funcionamiento y ensamblaje del sistema abierto de medición de asimilación de CO<sub>2</sub> en el campo.

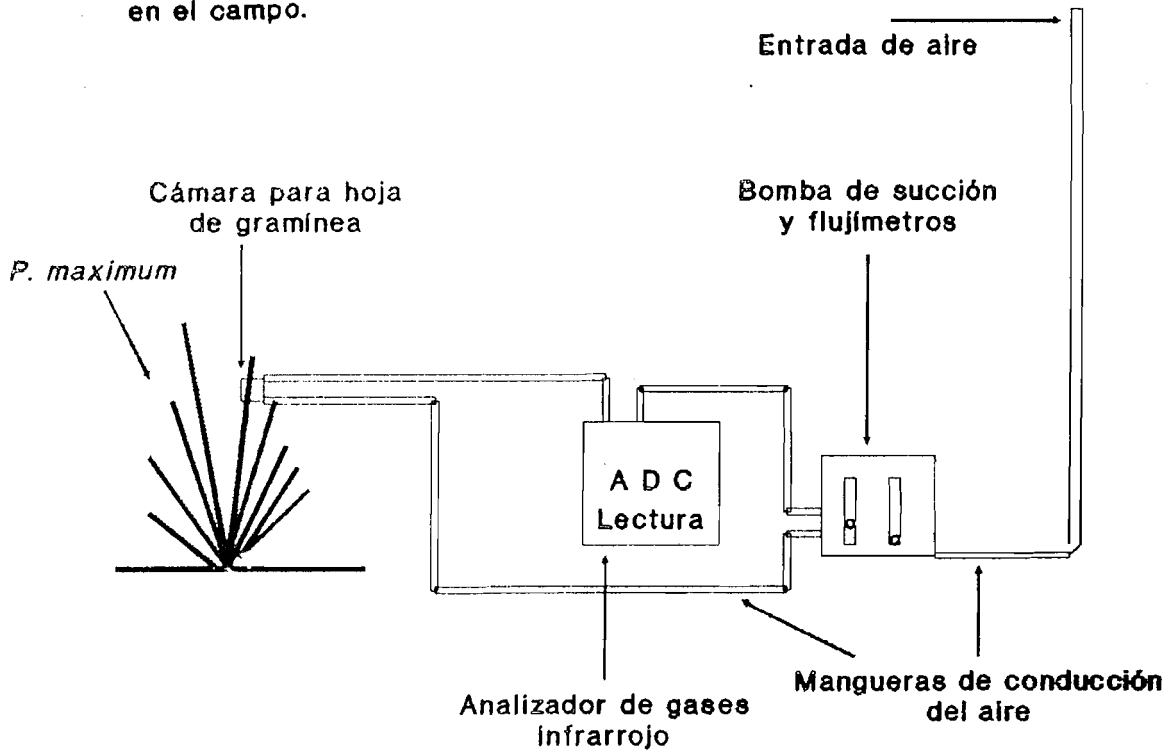
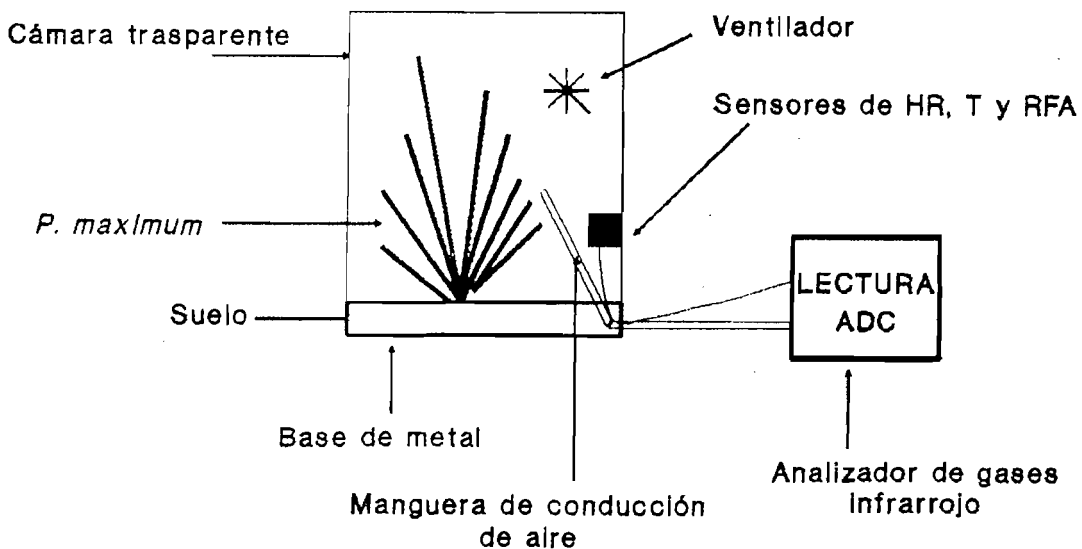


Fig. 14. Diagrama que representa el funcionamiento y ensamblaje del sistema cerrado de medición de asimilación de CO<sub>2</sub> en el campo.



14) consiste de una cámara impermeable al paso de gases y completamente transparente, de volumen conocido (cámara mediana =  $0,32027 \text{ m}^3$ , cámara grande =  $0,9404 \text{ m}^3$ ). Esta cámara se coloca por encima de la planta y a través de un analizador de gases infrarrojo se mide la disminución o aumento del  $\text{CO}_2$  dentro de la cámara cada determinado tiempo (1 min) durante varios minutos (5 min). La  $\text{HR}^*$  y  $\text{T}^*$  son las del aire dentro de la cámara. Conociendo el área foliar de la planta y a través de una ecuación se calcula la asimilación de  $\text{CO}_2$ .

#### E.- METODOLOGIA. AÑO 1990

En la figura 15 aparece el cronograma de las actividades realizadas en el año 1990.

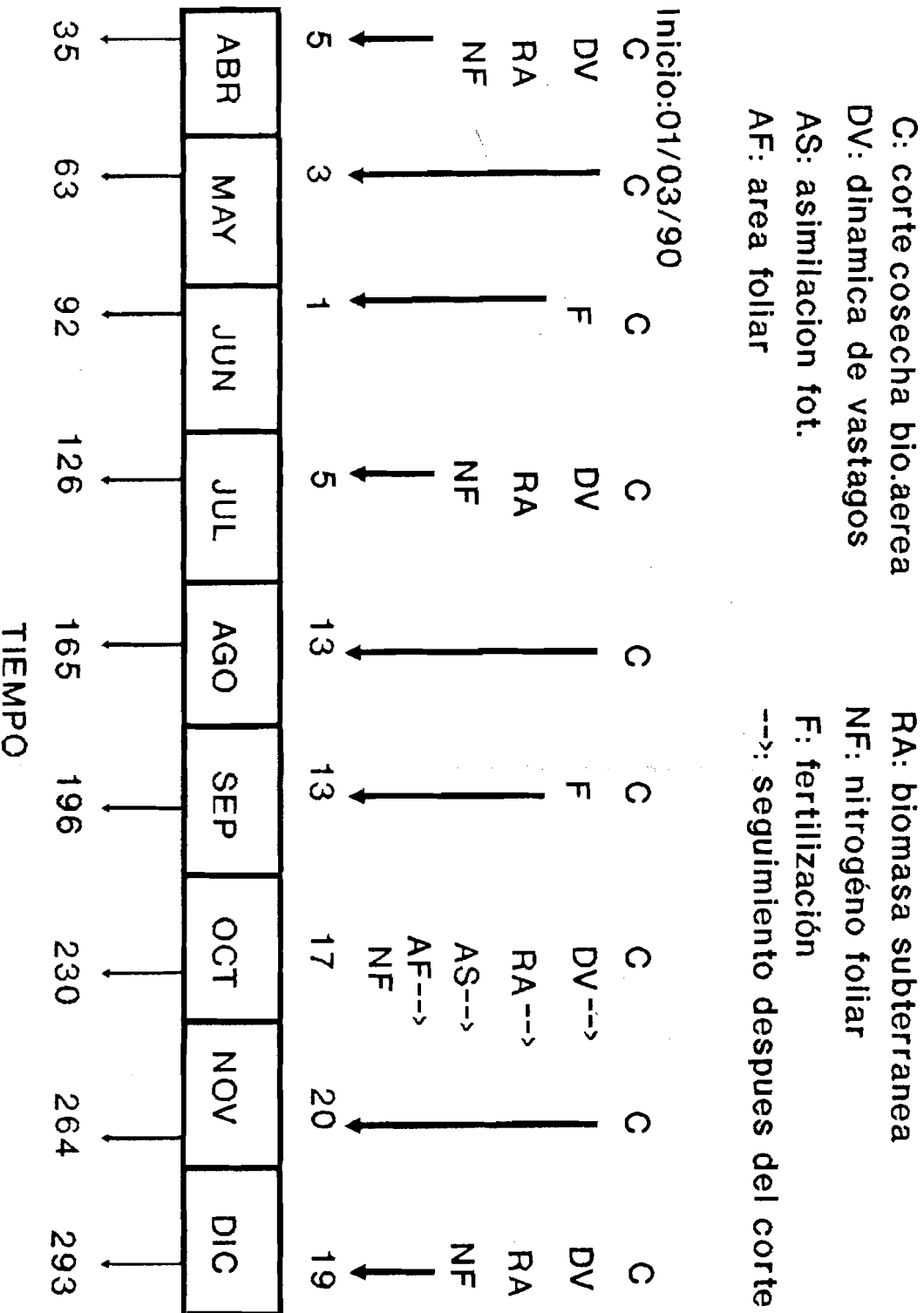
##### 1.- Biomasa y Producción Primaria Neta (PPN)

Cada 30 días se tomó la biomasa cosechada de 3 plantas en cada uno de los tratamientos de fertilización sometidos a corte (1 por parcela tomada al azar). También se cosechó una planta de cada parcela testigo cuatro veces durante el año, cada 90 días aproximadamente después del corte inicial en marzo. Total de muestras 12 cada 30 días y 15 cada 90 días.

Cada 90 días se cosechó una planta por tratamiento incluyendo las raíces en un cuadrado de  $50 \times 50 \text{ cm}$  ( $0.25 \text{ m}^2$ ) x  $15 \text{ cm}$  de profundidad (cuatro veces al año).

El procesamientos de las muestras en el laboratorio fué similar al realizado en el año 1989.

Fig. 15. Cronograma de actividades realizadas durante el año 1990. En la parte superior del nombre del mes se presenta el día y en la parte inferior el tiempo de experimentación.



El corte se realiza en todas las parcelas, excepto las tes.

## 2.- Dinámica de vástagos y hojas

Cada 90 días y en los días después del corte junto con la medición de la asimilación se hicieron mediciones del tamaño (área de la macolla a través de su diámetro) y se determinó el número de vástagos de cada una.

## 3.- Traslado de sustancias de reserva

Se cuantificaron los cambios en la biomasa subterránea durante los primeros días después del corte, en la misma ocasión en que se midió la asimilación. La metodología utilizada fué la misma descrita anteriormente para la biomasa subterránea.

## 4.- Asimilación fotosintética

Se realizó un solo ciclo de medición para los días siguientes al corte (3, 8, 16, 36, 42 y 50 días después del corte) durante los meses de octubre y noviembre, en hojas y plantas de los distintos tratamientos de corte-fertilización y testigos. La metodología fué similar a la empleada en el año 1989.

## 5.- Potencial Hídrico Foliar

Se realizaron varios cursos diarios del potencial hídrico de las hojas en los diferentes tratamientos en los días siguientes al corte, siguiendo el ciclo de medición del intercambio de gases.

## 6.- Análisis de Crecimiento y Asignación de Biomasa

En los días siguientes al corte, junto con las mediciones de intercambio de gases y 30 días después, se realizaron mediciones del área foliar específica, índice de área foliar, y crecimiento de vástagos y hojas después del corte. La metodología y principales actividades fueron:

6.1.- Actividades realizadas junto con las mediciones de intercambio de gases (a partir del 17/10/90):

a.- Número total de vástagos, discriminando entre vivos y muertos.

b.- Número de hojas por vástago, discriminando los diferentes tipos de hojas, y marcando 10 vástagos en cada planta para este seguimiento.

c.- Medición del tamaño de los vástagos marcados en cada planta

d.- Conteo del número de inflorescencias en cada planta

e.- Muestreo de la biomasa foliar y medición del área en el laboratorio .

f.- Separación de la parte foliar y no foliar del material

d.- Medir el diámetro de la macolla y calcular el área que cubre la planta.

Las plantas utilizadas para las tres últimas actividades fueron las mismas que se utilizaron para la medición de la tasa asimilatoria con el sistema cerrado.

6.2.- Actividades realizadas a los 30 días después del corte (19/11/90):

a.- Se tomaron 10 plantas por parcela (30 por tratamiento) y se

calculó el diámetro de la macolla, así como su fisonomía.

b.- De las 10 plantas mencionadas anteriormente, en una de ellas se contó el número de vástagos total, discriminando entre vivos y muertos.

c.- En ocho plantas (dos por tratamiento) marcadas con anterioridad, se siguió el crecimiento de los vástagos marcados, midiendo el tamaño de los vástagos, y contando el número de hojas, rebrotes e inflorescencias si las hay.

d.- Se tomaron tres submuestras representativas de cada muestra de cosecha y se separó el material en hojas y resto.

e.- Se midió el área foliar de las hojas de cada submuestra utilizando un planímetro.

f.- Se determinó la biomasa foliar de las submuestras.

g.- De una planta testigo se cosechó toda la parte aérea y de ella se separó el tejido vivo y muerto; luego se separó la biomasa de tallos, hojas e inflorescencias; de las hojas se midió su área foliar; por último se calculó el peso de todo el material separado.

#### 7.- Nitrógeno Foliar

Se tomaron muestras de los distintos tipos de hojas en los diferentes tratamientos cada 60 días durante el año. También se tomaron muestras de los distintos tipos de hojas de los diferentes tratamientos en los días siguientes al corte junto con la medición del intercambio de gases. La metodología de determinación del nitrógeno fue la misma del año 1989.

## F.- CALCULOS Y METODOS ESTADISTICOS EMPLEADOS

### 1.- Biomasa y Producción

Las muestras (n) de biomasa aérea (b), expresada en g/planta, de cada cosecha son promediadas (B) y calculado el error estandar (ES)

$$B = \sum b/n \quad (2)$$

$$ES = \sigma_{(n-1)} / \sqrt{(n-1)} \quad (3)$$

La biomasa total cosechada (BC) es la suma de las biomasa de las diferentes cosechas, y la biomasa total (BT) es la anterior mas la biomasa de la corona (COR) (tejido remanente después del corte).

$$BT = BC + COR \quad (4)$$

$$BC = \sum B \quad (5)$$

La producción de biomasa cosechada (PC) es la cantidad de biomasa cosechada (BC) por día (g/planta d); mientras que la producción total (PT) está en relación con la biomasa total (BT).

$$PC = BC / t \quad (6)$$

$$PT = BT / t \quad (7)$$

siendo t la cantidad de días de experimentación.

Para determinar la significación estadística de las diferencias de biomasa (b) entre los distintos tratamientos se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) entre los datos de biomasa para cada fecha de cosecha (Sokal and Rholf 1969). Se utilizó el paquete estadístico STATGRAF. El nivel de

significación utilizado fué de 0,95.

## 2.- Intercambio de Gases

### a.- Sistema Abierto

Los datos de: velocidad del flujo de aire ( $\text{cm}^3 \text{ min}^{-1}$ ), concentración de  $\text{CO}_2$  del ambiente (ppm), cantidad de  $\text{CO}_2$  asimilado por la hoja (ppm), el área de la hoja ( $\text{cm}^2$ ), la humedad relativa del aire que entra y del que sale de la cámara (%), la temperatura de la cámara ( $^\circ\text{C}$ ), la radiación fotosintéticamente activa (RFA) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), suministrados por el analizador portátil de gases infrarrojo, son introducidos en un programa de análisis de estos datos, donde son evaluados y se calculan los siguientes parámetros siguiendo la metodología empleada por Caemmerer and Farquhar (1981): asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), RFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), temperatura foliar ( $^\circ\text{C}$ ), tasa transpiratoria (E) ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), conductancia estomática (G) ( $\text{Mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y concentración de  $\text{CO}_2$  externo y en las cavidades subestomáticas (ubar).

Con los datos de radiación (RFA) y asimilación (A) encontrados para cada tipo de hoja y tratamiento en cada fecha de medición se realizaron análisis de regresión lineal

$$y = a + (b * \text{Ln } x) \quad (8)$$

donde  $y = A$ ,  $x = \text{RFA}$ ,  $a =$  punto de intercepción con el eje  $y$  y  $b =$  pendiente de la regresión. También se obtienen los errores de estimación de  $y$  y  $b$  y el coeficiente de regresión o determinación ( $r^2$ ).

Utilizando el curso diario máximo de RFA en cada año y las

ecuaciones de regresión lineal antes descritas se obtiene la tasa asimilatoria diaria de CO<sub>2</sub> (AD)(gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Donde AD = área bajo la curva determinada por la función:  $f(x) = a + (b * \text{Ln } x)$ , donde  $x$  = RFA determinada para cada hora del día entre las 6:00 y las 18:00 horas.

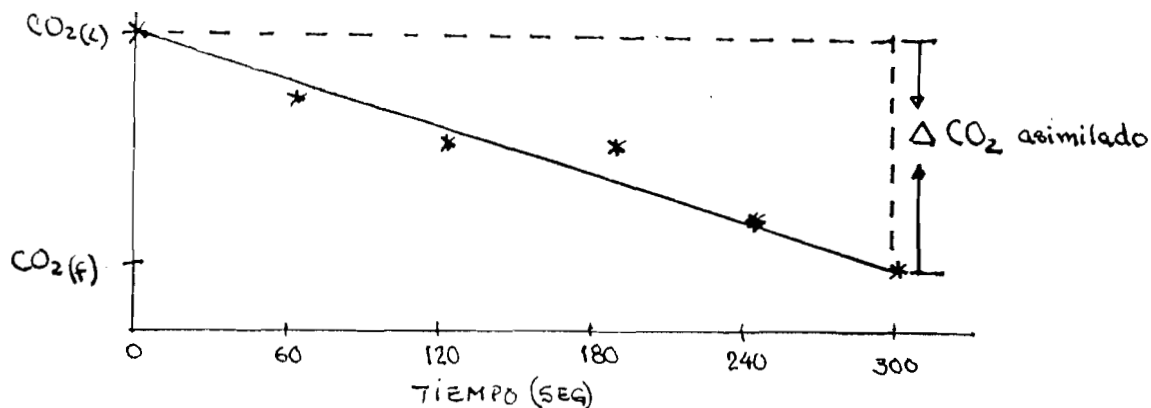
$$AD = \text{PM CO}_2 * \int f(x) \quad (9)$$

Debido a lo difícil de resolver la integral para cada ecuación de regresión lineal, se optó por calcular el área bajo la curva de la función utilizando un planímetro.

#### b.- Sistema Cerrado

Los datos de RFA, temperatura de la cámara y humedad relativa de la cámara son promediados para el período de tiempo de medición (5 min).

Los datos de asimilación de CO<sub>2</sub> (ubar) obtenidos para cada minuto de medición son analizados y se calcula la cantidad de CO<sub>2</sub> que es asimilado durante todo el período de tiempo llevado a segundos.



Esta diferencia de  $\text{CO}_2$  se utiliza para calcular la tasa de asimilación en  $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a través de la siguiente ecuación:

$$A = V * \text{CO}_2 \text{ (ubar)} * 100.000 / S * R * T * t \quad (10)$$

donde  $V$  = volumen de la cámara ( $\text{m}^3$ ),  $S$  = área foliar ( $\text{m}^2$ ),  $R$  = constante de los gases ideales =  $8,3144 \text{ J mol}^{-1} \text{ }^\circ\text{K}^{-1}$ ;  $T$  = temperatura en  $^\circ\text{K}$ , y  $t$  = tiempo (seg).

### 3.- Análisis del Crecimiento

Utilizando los datos biomasa aérea (B), área foliar (S), peso foliar (Wf), peso total de la planta ( $W = B + \text{COR}$ ) se calcularon los siguientes parámetros del crecimiento:

a.- Tasa de Crecimiento (R):

$$R = \text{Ln } B_2 - \text{Ln } B_1 / t_2 - t_1 \quad (11)$$

b.- Tasa de Crecimiento Relativa (TCR)

$$\text{TCR} = R / B_2 - B_1 \quad (12)$$

c.- Area Foliar Específica (AFE):

$$\text{AFE} = S / Wf \quad (13)$$

d.- Índice de Area Foliar (IAF)(densidad de siembra  $1 \text{ m}^2$ ):

$$\text{IAF} = S \quad (14)$$

e.- Tasa de Asimilación Neta por unidad de área foliar (TAN):

$$\text{TAN} = (W_2 - W_1) (\text{Ln } S_2 - \text{Ln } S_1) / (S_2 - S_1) (t_2 - t_1) \quad (15)$$

f.- Tasa de Asimilación neta por unidad de peso (F):

$$F = (S_2 - S_1) (\text{Ln } W_2 - \text{Ln } W_1) / (\text{Ln } S_2 - \text{Ln } S_1) (W_2 - W_1) \quad (16)$$

Para una mayor descripción de la metodología utilizada en la medición del intercambio de gases, y de los cálculos y definiciones utilizadas para la biomasa, producción, asimilación de  $\text{CO}_2$  y el análisis de crecimiento ver Coombs et al. (1987).

#### IV. - RESULTADOS

##### A.- BIOMASA Y PRODUCCION AEREA. AÑO 1989.

##### 1.- Frecuencia de corte cada 15 días

En las tres primeras fechas o períodos de corte no se presentaron diferencias en la cantidad de biomasa cosechada entre los dos tratamientos, sin embargo cuando las plantas no pudieron ser cortadas en la fecha prevista, sino al cabo de 27 días del corte anterior, la biomasa de estas plantas aumento entre 8 y 10 veces en relación a los otros períodos de corte (Fig.16).

A partir de la cuarta cosecha se observan mayores valores de biomasa cosechada en las plantas cortadas a 25 cm; (06/07/89) (Fig.16). En los últimos tres períodos de corte no se observan diferencias entre los tratamientos, incluso en los dos últimos períodos, que tienen intervalos de corte mayores (22-23 días), la biomasa no es mucho mayor que la observada en intervalos de corte menores (15 - 18 días) (Fig.16).

La biomasa total cosechada en las plantas cortadas a 25 cm resultó ser un 12% superior (160,8 g) a la biomasa cosechada en el tratamiento de corte a 15 cm (Tabla 1). Si a esta biomasa cosechada le sumamos la biomasa correspondiente a la corona o tejido remanente, las diferencias entre los tratamientos de altura de corte son mayores, ya que la corona de plantas cortadas a 25 cm de altura es un poco mas del doble de la de las plantas cortadas a 15 cm de altura, lo cual equivale a una diferencia del 23,8% del total de biomasa cosechada en plantas cortadas a 15 cm de altura (Tabla 1).

Tabla 1.- Biomasa aérea (g/planta) y Producción aérea (g/planta d) de Panicum maximum sometido a diferentes frecuencias y alturas de corte durante el año 1989.

COR: Biomasa de la corona

BC: Biomasa total cosechada

BT: Biomasa aérea total

PC: Producción de biomasa cosechada

PT: Producción diaria total

TIEMPO: Período de tiempo considerado para producción

TRATAMIENTO	TIEMPO (días)	COR	BC	BT	PC	PT
15 días, 15 cm	241	169.70	1301.32	1471.02	5.40	6.10
15 días, 25 cm	241	359.10	1462.15	1821.25	6.07	7.56
30 días, 15 cm	241	169.70	1851.75	2021.45	7.68	8.39
30 días, 25 cm	241	359.10	2156.36	2515.46	8.95	10.44
45 días, 15 cm	196	169.70	2157.10	2326.80	11.01	11.87
45 días, 25 cm	196	359.10	2008.44	2367.54	10.25	12.08
Control	260			4258.00		16.38

Fig. 16. Biomasa aérea cosechada en los tratamientos de corte cada 15 días en el año 1989. Se indica la duración del período de crecimiento (DIAS) y la fecha del corte.

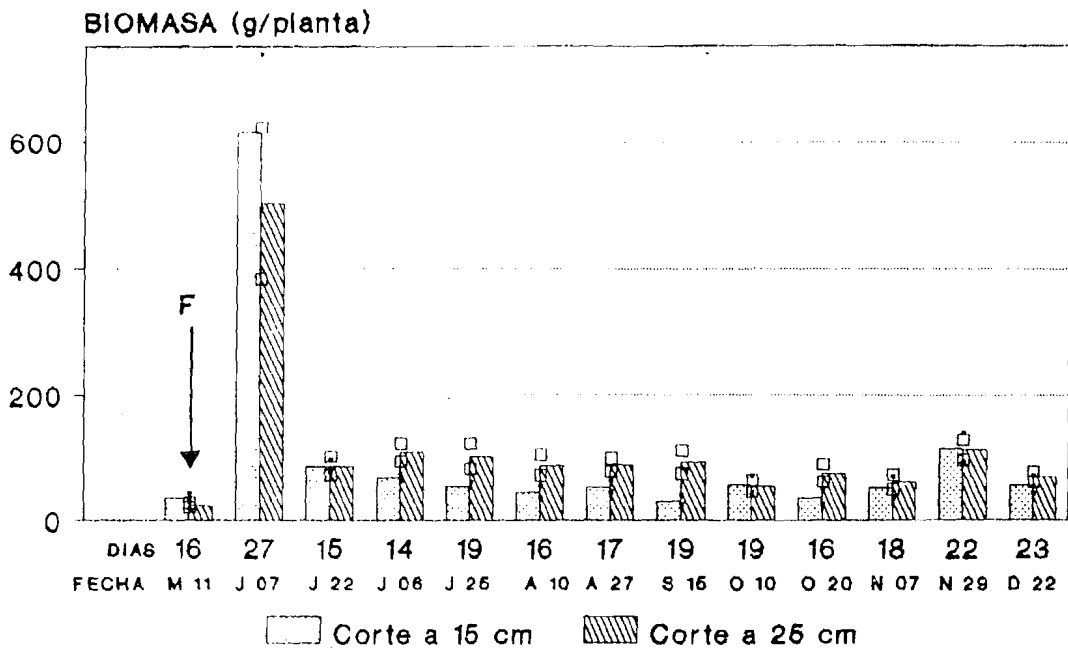
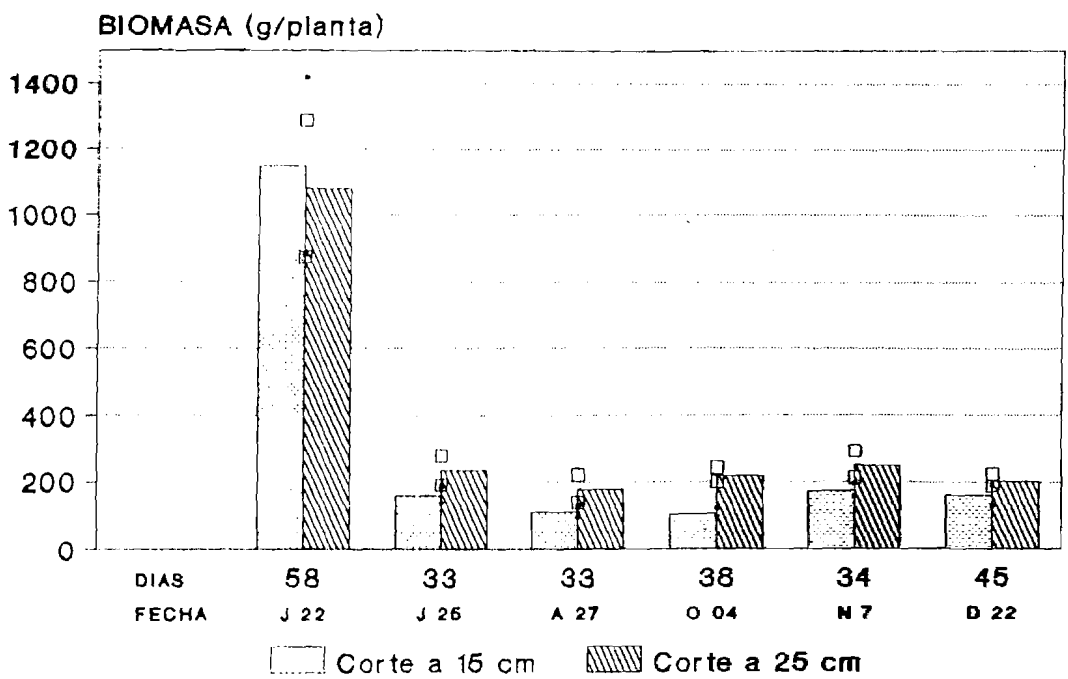


Fig. 17. Biomasa aérea cosechada en los tratamientos de corte cada 30 días en el año 1989. Se indica la duración del período de crecimiento (DIAS) y la fecha del corte.



La producción de biomasa cosechada ( $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) es mayor en plantas cortadas a 25 cm, en un equivalente al 12,4% de la producción en plantas cortadas a 15 cm; y con respecto a la producción total la diferencia es un poco mayor, equivalente al 23,9% de la producción total de plantas cortadas a 15 cm de altura (Tabla 1).

## 2.- Frecuencia de corte cada 30 días

Debido a que el primer corte no se pudo realizar, la primera medición de cosecha se tiene a los 60 días después del corte, con una biomasa 5 veces mayor que la obtenida en los demás cortes (Fig 17); debemos mencionar aquí que la fertilización se realizó al inicio de este período de crecimiento. Se observa que la biomasa en los períodos de corte de aproximadamente 34 días, presenta valores de 200 g para las plantas cortadas a 25 cm; mientras que las cortadas a 15 cm tienen un poco menos. La última medición tiene una frecuencia de corte de 45 días, y sin embargo su biomasa no pasa de 200 g.

La frecuencia de corte de 30 días y altura de corte de 25 cm presenta la mayor cantidad total de biomasa cosechada y biomasa total, incluso 500 g más de biomasa total que el tratamiento 30/15 (Tabla 1). La producción en este tratamiento está por debajo de los tratamientos de 45 días de corte; sin embargo la diferencia con la mayor producción de las plantas cortadas fué de menos de  $2 \text{ g planta}^{-1} \text{d}^{-1}$  (Tabla 1).

### 3.- Frecuencia de corte cada 45 días

En la figura 18 se observa que en las dos primeras mediciones los valores están alrededor de 750 g para el corte a 25 cm, mientras que en el corte a 15 cm los valores oscilan entre 500 y 600 g. En dos muestreos siguientes la biomasa cosechada disminuye un 40 (corte a 25 cm) y 50% (corte a 15 cm) en relación con las anteriores mediciones.

La biomasa cosechada y total para esta frecuencia de corte es 200 g mas baja que la obtenida en el tratamiento 30/25; sin embargo hay que considerar que la cantidad de días fué menor. La producción de estas parcelas fué la mas alta dentro de los tratamientos de corte. Las diferencias en biomasa y producción entre las dos alturas de corte son muy pequeñas (Tabla 1).

### 4.- Plantas Control

Las plantas que no fueron cortadas presentaron la mayor acumulación de biomasa aérea y por ende la mayor producción (Tabla 1). Estas plantas alcanzaron una altura de mas de 2 m, con muy poco tejido foliar y mucho tejido de sostén, lo cual no las hace útil desde el punto de vista forrajero.

### 5.- Resultados del Análisis de Varianza (ANOVA)

En la tabla 2 se observa en primer lugar que no hay diferencias significativas entre las dos alturas de corte para los tratamientos de corte cada 30 días, excepto en la cuarta fecha. Si comparamos los tratamientos de frecuencia de corte de

Fig. 18. Biomasa aérea cosechada en los tratamientos de corte cada 45 días en el año 1989. Se indica la duración del período de crecimiento (DIAS) y la fecha del corte.

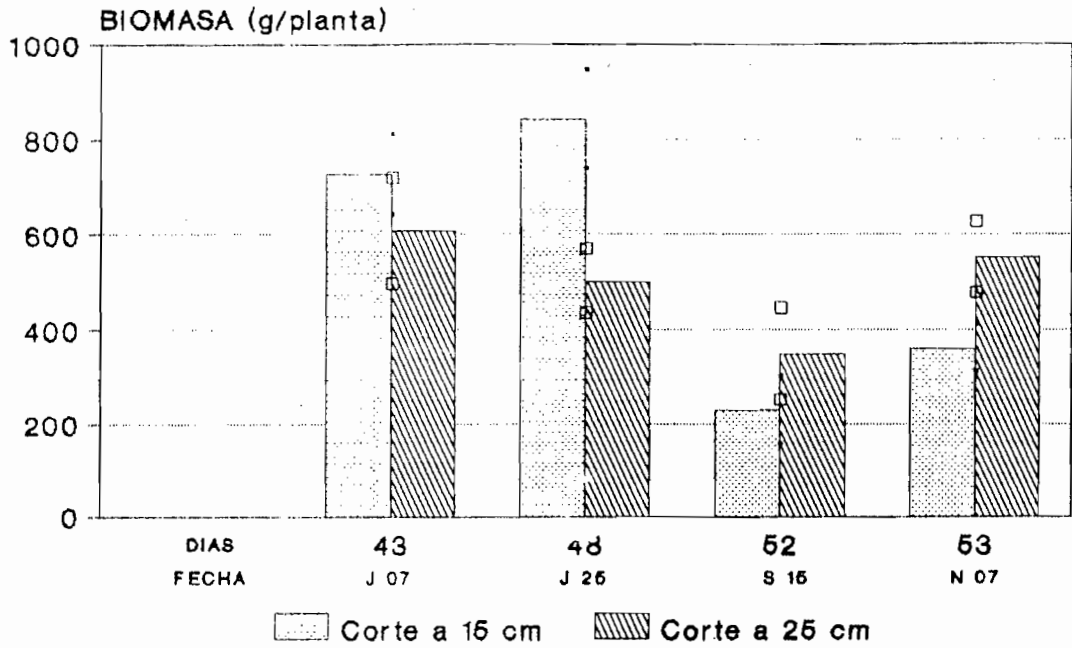


Fig. 19. Suma de la biomasa aérea cosechada en los distintos tratamientos de frecuencia y altura de corte, a través del tiempo de experimentación, para el año 1989.

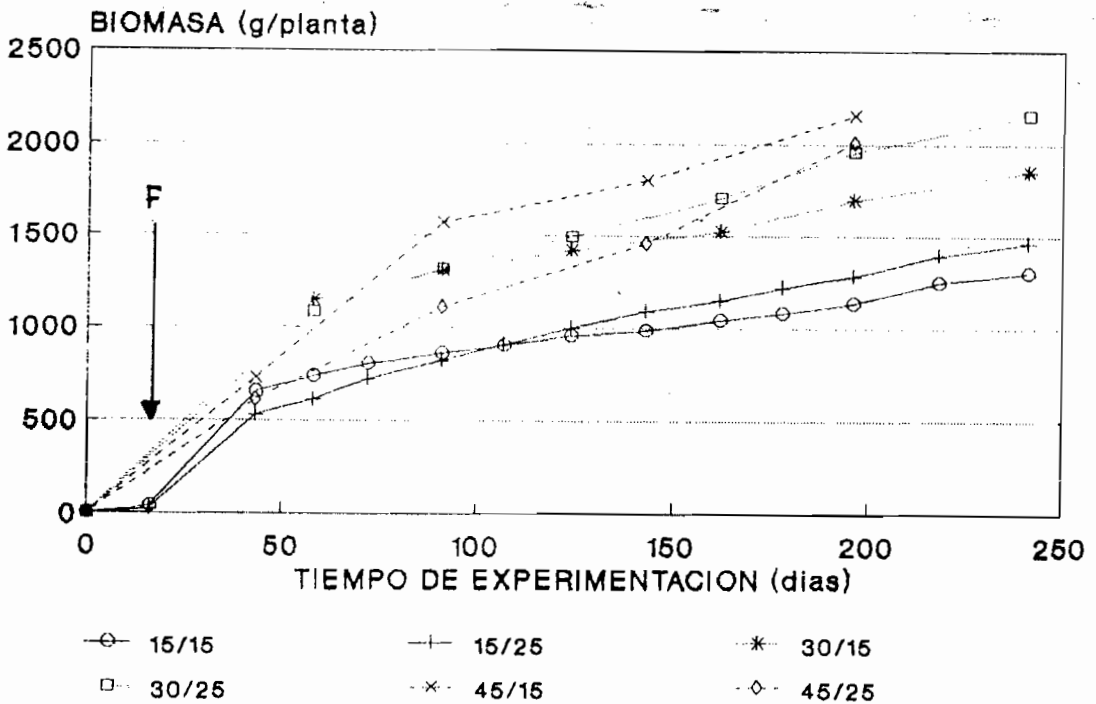


TABLA 2. RESULTADOS DE LOS ANALISIS DE VARIANZA (ANOVA) REALIZADOS PARA LOS DATOS DE BIOMASA AEREA COSECHADOS EN LAS DIFERENTES FECHAS DEL AÑO 1989 E INICIOS DEL 90.

(-) Varianza homogenea, 95% de confianza

(\*) Varianza homogenea, 90% de confianza

(@) Datos trasformados y evaluados usando raiz cuadrada, para homogeneizar la varianza, 95% confianza.

(+) Análisis usando test de Kruskal-Wallis por no homogenización de la varianza, 95% de confianza.

Los tratamientos con igual letra no presentan diferencias significativas entre si.

TRAT	11/05 (-)	07/06 (-)	F E C 22/06 (+)	H A S 07/07 (*)	25/07 (@)	25/07 (*)	10/08 (-)	27/08
15/15	a	a	a	a	a	a	a	a
15/25	a	a	a	b	ab	ab	a	ab
30/15			b		bc	ab		ab
30/25			b		c	b		b
45/15		a			d	c		
45/25		a			e	d		

CONTROL

TRAT	15/09 (-)	04/10 (@)	F E C 20/10 (-)	H A S 07/11 (@)	29/11 (-)	22/12 (-)	05/04 (-)	03/05 (-)
15/15	a	a	a	a	a	a	a	a
15/25	a	a	a	a	a	a	a	a
30/15		ab		b		b	a	a
30/25		b		bc		b	a	a
45/15	ab			cd			a	a
45/25	b			d			a	a

CONTROL

c

c

30 y 15 días, vemos que el tratamiento 30/25 difiere significativamente del tratamiento 15/15 en todas las fechas del año 89, y con 15/25 en 5 de las fechas consideradas, mientras que 30/15 es diferente de los tratamientos de 15 días en solo 3 de las 6 fechas consideradas.

El tratamiento 45/25 difiere significativamente de los de 15 días en tres de las fechas consideradas, y 45/15 difiere en dos de las 4 fechas. Si se comparan los tratamientos de 30 y 45 días vemos que el tratamiento 45/25 es diferente de 30/15 y 30/25; mientras que 45/15 solo es diferente de 30/15 en las dos fechas y de 30/25 en una fecha. Las plantas control son diferentes de los tratamientos de corte cuando son comparados.

Es de hacer notar que las últimas dos fechas donde no se presentan diferencias significativas entre todos los tratamientos corresponden al período de homogenización de las parcelas en el año 1990.

#### 6.- Suma de las cosechas de Biomasa Aerea

En la figura 19 se observa que durante los primeros 50 días de experiencia los tratamientos de corte cada 15 días tienen una rápida acumulación de biomasa, es decir una primera fase de crecimiento realcionada posiblemente con la mayor disponibilidad de fertilizante. A partir de los 50 días se observa una segunda fase de crecimiento mas lenta, que es mas notable en los tratamientos con altura de corte de 15 cm. Los tratamientos de 30 días acumulan biomasa de manera semejante hasta los 60 días, cuando el tratamiento 30/25 presenta una tasa de acumulación

mayor. El tratamiento 45/15 presenta una acumulación constante durante toda la experiencia, mientras que el tratamiento 45/25 disminuye en su tasa de acumulación a los 90 días aproximadamente. En esta figura se puede observar graficamente la similitud entre las curvas de acumulación de biomasa de los distintos tratamientos; sin embargo son diferentes los tratamientos 30/25 y 30/15.

B.- BIOMASA Y PRODUCCION AEREA. AÑO 1990.

1.- Período de uniformidad de las plantas

Las tres primeras mediciones de biomasa aérea del año 1990 (92 días) corresponden a un período de tiempo previo a la diferenciación de los tratamientos por la fertilización, en el cual las plantas son sometidas al corte cada 30 días a 25 cm, y en el cual se logra la uniformidad de las plantas. En este período se observa que la biomasa de las cosechas va disminuyendo (Figs. 20, 21, 22 y 23). La biomasa cosechada en este período fué de 575,1 g planta<sup>-1</sup>, y la producción fué de 6,25 g planta<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> (Tabla 3).

2.- Tratamientos de fertilización y corte cada 30 días a 25 cm

a.- Plantas sin Fertilizante.

En la figura 20 se observa que la biomasa de cada cosecha se mantiene en un rango entre 100 y 200 g planta<sup>-1</sup> cuando el período o frecuencia de corte está alrededor de 34 días, pero cuando disminuye la frecuencia de corte (63 días) la biomasa supera los 300 g planta<sup>-1</sup>, observandose una gran varianza entre las

Tabla 3. Biomasa aérea (g/planta) y Producción aérea (g/planta d) de *Panicum maximum* sometido a corte cada 30 días a 25 cm, con diferentes tratamientos de fertilización, en el año 1990.

COR: Biomasa de la corona

BC: Biomasa total cosechada

BT: Biomasa aérea total

PC: Producción de biomasa cosechada

PT: Producción diaria total

TIEMPO: Período de tiempo para estimar la producción

TRATAMIENTO	TIEMPO (días)	COR	BC	BT	PC	PT
SIN FERT.	293	460.3	1546.1	2006.4	5.28	6.85
NITROGENO	293	460.3	2090.9	2551.2	7.14	8.71
NPK	293	460.3	2687.6	3147.9	9.17	10.74
NPK2	293	460.3	2537.2	2997.5	8.66	10.23
CONTROL SF	293	460.3	3610.1	4070.4	12.32	13.89
CONTROL NIT	293	460.3	4472.3	4932.6	15.26	16.83
CONTROL NPK2	293	460.3	5722.3	6182.6	19.53	21.10
SIN FERT. (*)	201	460.3	971.0	1431.3	4.83	7.12
NITROGENO (*)	201	460.3	1515.8	1976.1	7.54	9.83
NPK (*)	201	460.3	2112.5	2572.8	10.51	12.80
NPK2 (*)	201	460.3	1962.1	2422.4	9.76	12.05
TODOS LOS TRAT. ANTES DE FERT.	92		575.1		6.25	

(\*) Período desde la primera fertilización

muestras, mientras que los anteriores muestreos presentan un menor error de estimación. El primer muestreo, luego del período de homogenización, es significativamente menor que los tratamientos NPK y NPK2, la tercera cosecha también es significativamente menor que los otros tres tratamientos, mientras que no se presentan diferencias significativas en las demás fechas (Tabla 4). En el segundo y los últimos tres muestreos de todos los tratamientos no hay diferencias significativas entre ellos (Tabla 4).

La biomasa cosechada, a partir de la fecha de fertilización, fué la menor de todas los tratamientos, con una producción igual a la mitad de la encontrada para el tratamiento NPK2 (Tabla 2). También se observa que la producción de este período fué menor que la obtenida en el período previo de uniformidad de las plantas, en el cual no se fertilizó.

#### b.- Plantas fertilizadas con Nitrógeno

Después de la fertilización la biomasa cosechada aumenta en el primer muestreo el doble de la anterior medición, y para el 13/08/90, se observan los máximos valores de este tratamiento (Fig. 21). Los dos siguientes muestreos tienen valores entre 200 y 300 g, similares al del primer muestreo luego de la fertilización. En el penúltimo muestreo se observa una gran disminución de la biomasa cosechada, y en la última cosecha se tiene una biomasa de 248 g aunque la frecuencia de corte haya sido menor (63 días). El muestreo inmediato a la fertilización es significativamente menor que los tratamientos de fertilización

TABLA 4. RESULTADOS DE LOS ANALISIS DE VARIANZA (ANOVA) REALIZADOS PARA LOS DATOS DE BIOMASA AEREA COSECHADOS EN LAS DIFERENTES FECHAS DEL AÑO 1990. EL NIVEL DE CONFIANZA ES DE 95%.

Los tratamientos con igual letra no presentan diferencias significativas entre si.

TRAT	05/07	F E C H A S 13/08	13/09	17/10	20/11	19/12
SF	a	a	a	a	a	a
NIT	a	a	b	a	a	a
NPK	b	a	b	a	a	a
NPK2	b	a	b	a	a	a

con NPK, en la tercera cosecha la biomasa es significativamente mayor que el tratamiento sin fertilizante, aunque no difiere significativamente de los otros dos tratamientos (Tabla 4).

La biomasa fué 500 g superior a la aportada por el tratamiento sin fertilizante, mientras que la producción fué casi el doble de la encontrada en el tratamiento SF (Tabla 3).

c.- Plantas fertilizadas con Nitrógeno, Fósforo y Potasio una sola dosis (NPK)

Los mayores valores de biomasa se observaron en los dos muestreos inmediatamente después de la fertilización, después fué disminuyendo la biomasa en cada cosecha, y en la última, cuya frecuencia de corte es menor, la biomasa aumenta mas del doble de la anterior (Fig. 22).

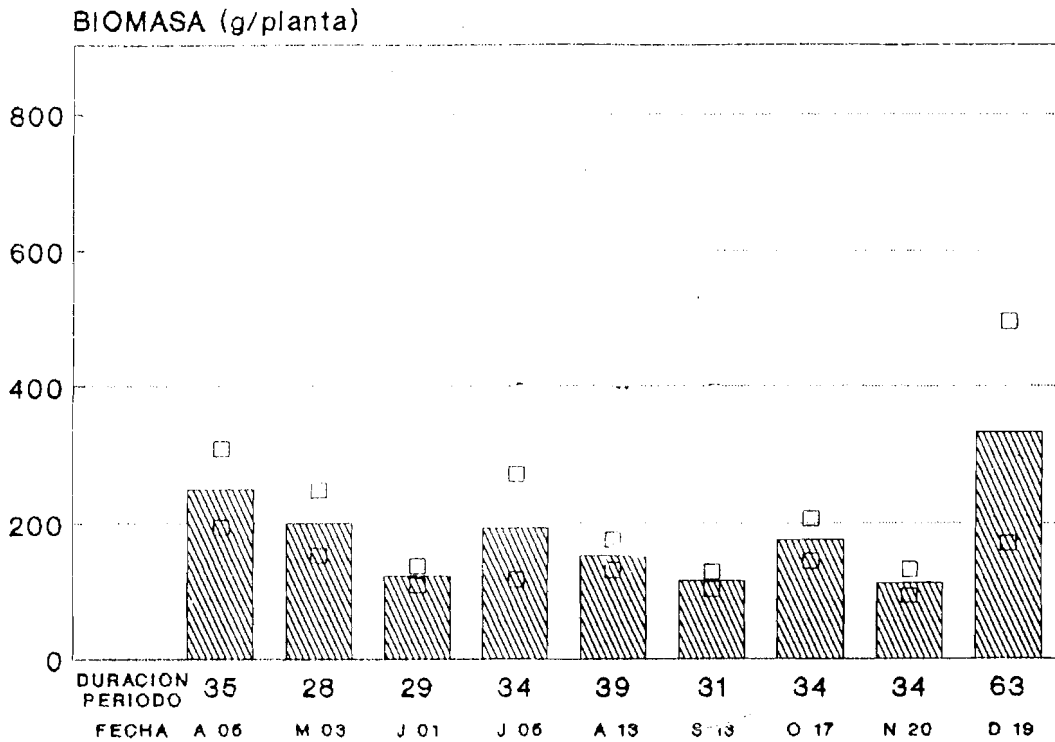
La biomasa de este tratamiento fué la mayor en relación con los tratamientos de corte, al igual que la producción (Tabla 3).

d.- Plantas fertilizadas con Nitrógeno, Fósforo y Potasio en dos ocasiones (NPK2).

Al igual que el tratamiento anterior, se observa una mayor cosecha de biomasa en los dos siguientes muestreos a la 1ra. fertilización, para luego disminuir su biomasa en el tercer muestreo (Fig. 23). Después de la 2da. fertilización ocurre un nuevo aumento de la biomasa en relación al anterior muestreo, para después empezar a disminuir en igual forma que el tratamiento NPK.

La biomasa fué solo 150 g menor que la obtenida en el

**Fig. 20. Biomasa aérea cosechada en el tratamiento sin fertilizante (SF) durante el año 1990. Se indica la duración del período de crecimiento (DIAS) y la fecha del corte.**



**Fig. 21. Biomasa aérea cosechada en el tratamiento fertilizado con nitrógeno (NIT) del año 1990. Se indica la duración del período de crecimiento (DIAS) y la fecha del corte.**

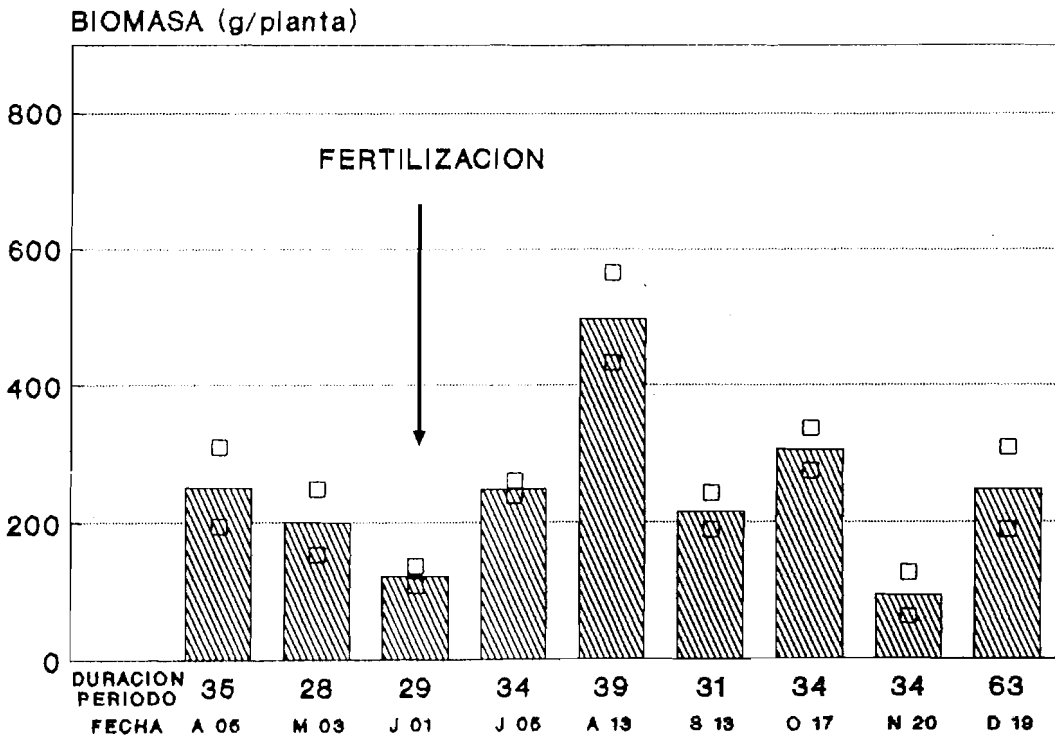


Fig. 22. Biomasa aérea cosechada en el tratamiento fertilizado con N,P y K en una sola dosis, del año 1990 (NPK). Se indica el período de crecimiento y la fecha del corte.

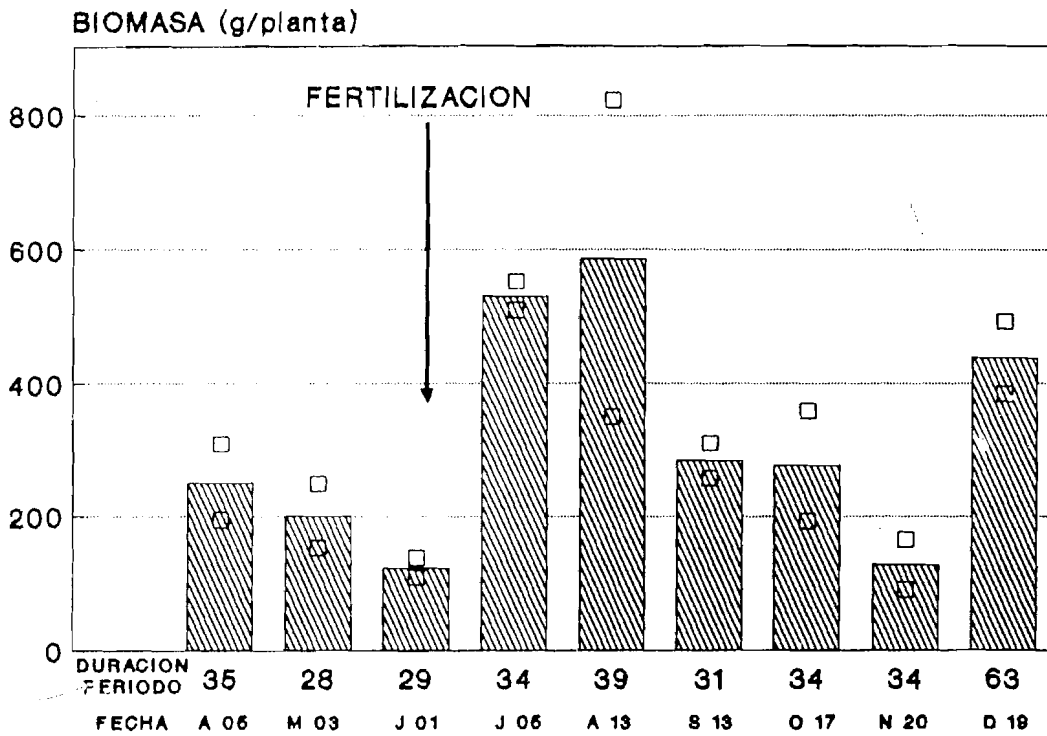
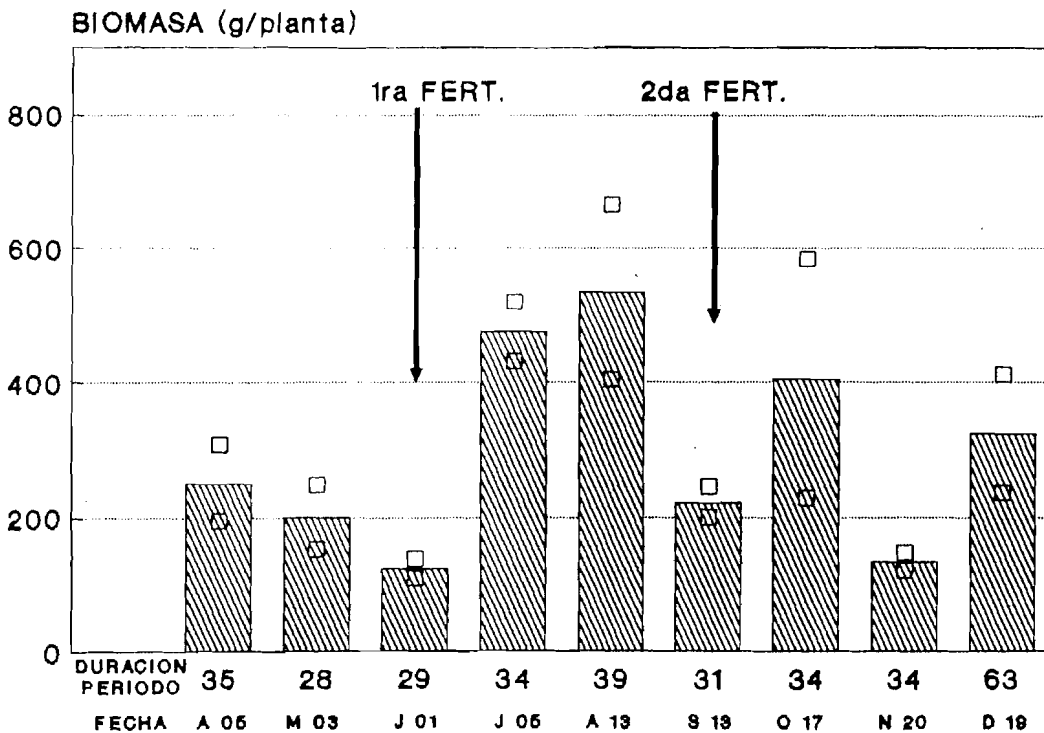


Fig. 23. Biomasa aérea cosechada en el tratamiento fertilizado con N,P y K en dos aplicaciones, año 1990 (NPK). Se indica el período de crecimiento y la fecha del corte.



tratamiento NPK, y la producción fué  $0,90 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$  menor que este mismo tratamiento (Tabla 3).

### 3.- Tratamientos de fertilización, sin corte (Testigos)

En la tabla 3 se presentan los datos de biomasa y producción de estos tratamientos. Las plantas sin fertilizante presentaron la menor cantidad de biomasa total y la menor producción de estos tratamientos, incluso fué menor su producción que la del tratamiento de corte NPK. La mayor producción y biomasa fué del tratamiento con NPK2, con una diferencia de mas de 1000 g con respecto al tratamiento TN y 2000 g con el tratamiento TSF.

### 4.- Suma de las cosechas de biomasa aérea

En la figura 24 se puede ver como a partir de la fecha de fertilización se diferencian tres patrones de acumulación de biomasa. En primer término tenemos que el tratamiento SF no observa cambios en la acumulación de biomasa, es decir que no presenta cambios en la linealidad de la acumulación. Por otro lado las plantas fertilizadas con NPK muestran cambios en la acumulación de biomasa semejantes, sin muchas diferencias notables. El tratamiento con N muestra una acumulación de biomasa intermedia. Se puede ver como en los tratamientos fertilizados decae el ritmo de acumulación de biomasa en los dos últimos períodos, y también se ve en el tratamiento NPK2 ocurre un pequeño aumento en la acumulación de biomasa luego de la segunda fertilización.

Fig. 24. Suma de la biomasa aérea cosechada en los tratamientos del año 1990. Se indican las fechas de fertilización

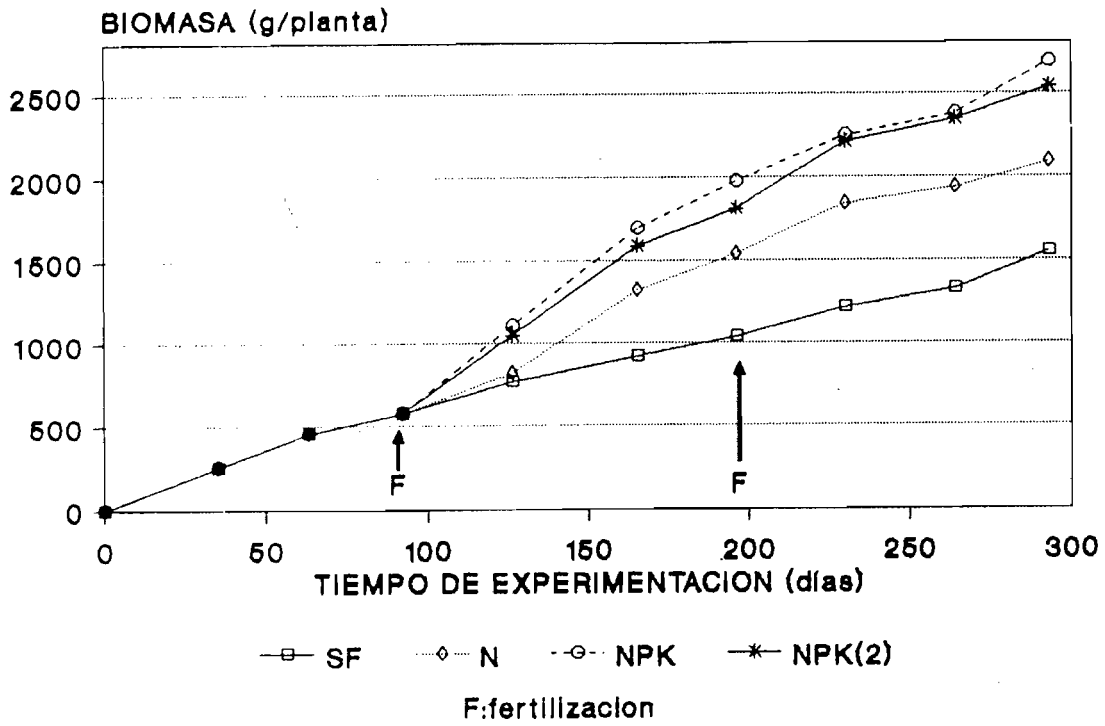


Tabla 5.- Seguimiento de la biomasa subterránea de *Panicum maximum* en los días siguientes al corte. Se presentan dos ciclos de medición del año 1989.

1er. Ciclo de medición			
TRATAM	FECHA	DDC	BIOMASA mg/g suelo
45/15	09/06	2	1.57
	12/06	5	1.39
	16/06	9	1.05
45/25	09/06	2	1.73
	12/06	5	1.22
	16/06	9	1.09
CONTROL	09/06	0	1.56
2do. Ciclo de medición			
TRATAM	FECHA	DDC	BIOMASA mg/g suelo
45/15	08/11	0	1.05
	10/11	2	1.07
	12/11	4	1.71
	18/11	10	1.8
	29/11	21	1.17
45/25	08/11	0	0.96
	10/11	2	1.56
	12/11	4	2.09
	18/11	10	2.54
	29/11	21	0.83

Tabla 6.- Biomasa subterránea para los diferentes tratamientos de altura y frecuencia de corte. Dos mediciones, año 1989 (mg/g suelo)

TRATAM	25/07	22/12
15/15	2.83 ± 0.15	0.73 ± 0.11
15/25	1.14 ± 0.13	0.64 ± 0.17
30/15	1.14 ± 0.21	1.43 ± 0.46
30/25	1.71 ± 0.29	1.27 ± 0.28
45/15	1.87 ± 0.25	
45/25	1.69 ± 0.12	

relación a los demás tratamientos, mientras que los tratamientos 15/25 y 30/15 son semejantes y tienen los menores valores, y los tratamientos 30/25, 45/15 y 45/25 tienen valores intermedios y similares. En la segunda fecha se observa una gran disminución en la biomasa de los tratamientos de corte cada 15 días en relación a la primera fecha, mientras que los tratamientos de corte cada 30 días presentan valores similares a la primera fecha.

### 3.- Biomasa subterránea del año 1990

Lamentablemente debido a errores cometidos en el manejo de las muestras de biomasa subterránea en el laboratorio, los datos de las dos últimas mediciones no se presentan.

En la tabla 7 se puede ver que en el muestreo realizado cuando aún no se había iniciado el experimento de fertilización, el tratamiento 30/25 presenta la mayor cantidad de biomasa por unidad de superficie en los primeros 15 cm, y este valor es más del doble del obtenido en los tratamientos testigo y 45/25. Por otro lado se observa que después de iniciado el experimento con los tratamientos de fertilización, las plantas testigo acumulan mucha más biomasa que los tratamientos de corte. Dentro de los tratamientos de corte las plantas SF tienen una mayor biomasa que los tratamientos con fertilización, los cuales son similares entre ellos.

Tabla 7.- Biomasa subterránea (g/m<sup>2</sup>) de Panicum maximum en los primeros 15 cm de suelo. Se presentan dos fechas de medición en el año 1990: antes y después de la primera fertilización

FECHA	15/25	30/25	45/25	CONTROL
05/04	368.32	543.04	162.04	255.12
error	21.96	45.04	50.08	25.84

FECHA	SF	NIT	NPK	NPK2	CONTROL	SF
06/07	489.56	307.64	313.96	276.08	762.80	
error	42.00	74.04	26.56	55.40	53.36	

## D.- INTERCAMBIO DE GASES. SISTEMA ABIERTO

### 1- Ciclos de medición, año 1989

#### a.- Tasa de Asimilación en función de la temperatura.

En condiciones de campo es difícil obtener curvas de respuesta de la tasa fotosintética en función de la temperatura; sin embargo se pueden hacer ciertas consideraciones al observar los cambios de la tasa fotosintética de las hojas de plantas sometidas a corte y plantas control en función de la temperatura, para los diferentes tratamientos de intensidad y frecuencia de corte y diferentes rangos de radiación en conjunto.

En la figura 25a se puede ver que, en las hojas de plantas con menos de 5 días de cortadas, los máximos valores de asimilación se encuentran en un rango de temperatura entre los 32 y 37°C, con un óptimo fotosintético alrededor de 35°C. También es importante señalar que cuando la temperatura es mayor de 37°, la tasa fotosintética no sobrepasa los 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Si observamos ahora la figura 25b, la cual corresponde a hojas de plantas con más de 9 días luego del corte, encontramos altas tasas fotosintéticas en un rango de temperatura similar al de las plantas con 5 y menos días después del corte, hacia el extremo izquierdo (bajas temperaturas); sin embargo el rango de temperatura por el extremo derecho (altas temperaturas) se extiende, en estas plantas, hasta casi los 40°C, encontrando tasas fotosintéticas cercanas a los 10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 40°C. El rango entonces de temperatura para la fotosíntesis se encuentra entre los 32 y 39,5°C con un óptimo a los 36°C.

Fig. 25a. Variación de la Tasa Asimilatoria (A) en función de la temperatura foliar (T) en hojas de plantas entre 1 y 5 días después del corte, en diferentes tratamientos de 1989

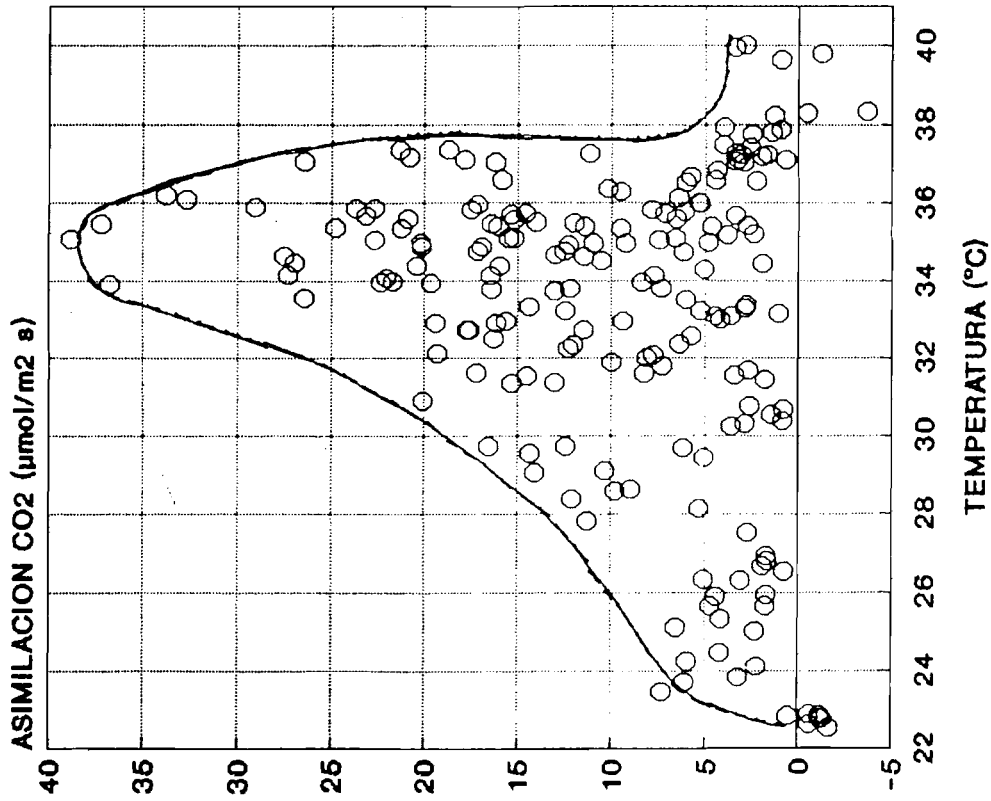


Fig. 25b. Variación de la Tasa Asimilatoria (A) en función de la temperatura foliar (T) en hojas de plantas con mas de 9 días después del corte, en diferentes tratamientos de 1989

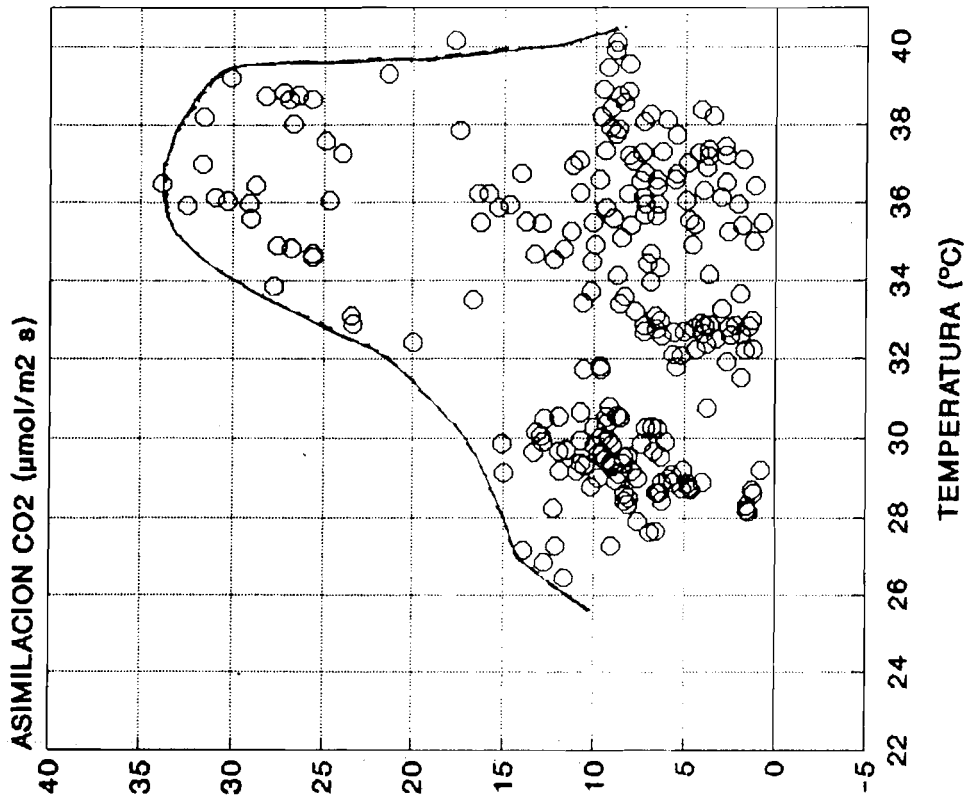
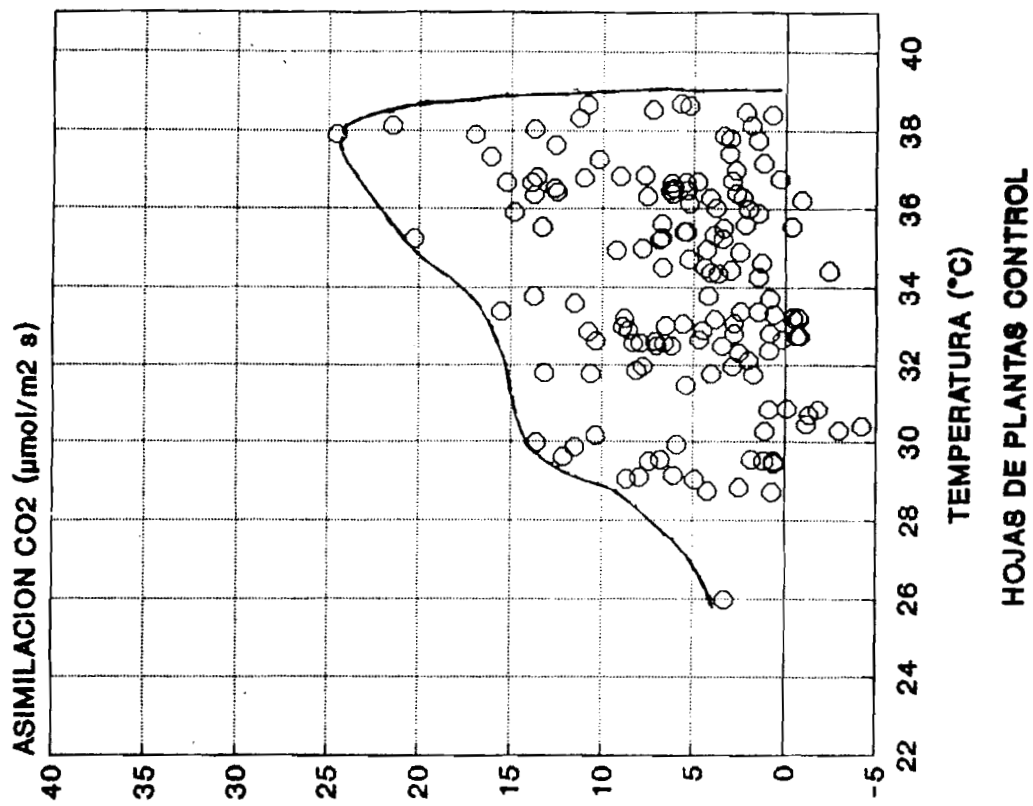


Fig. 26. Variación de la Tasa Asimilatoria (A) en función de la temperatura foliar (T), en plantas control del año 1989.



En la figura 26 se observa que para las hojas de plantas control el rango de temperatura se encuentra entre los 30 y 39°C, similar al observado en las plantas con mas de nueve días de cortadas, y un poco mas amplio por el extremo de las bajas temperaturas.

b.- Respuesta asimilatoria a los cambios de radiación.

Los resultados de ajustes de regresión entre la RFA y la tasa asimilatoria de CO<sub>2</sub> (Apd. 1) permiten una mejor comparación entre los distintos tipos de hojas y tratamientos de los distintos días después del corte: uno, dos, tres, cinco, nueve, once, catorce y diecisiete. Además se pueden comparar los dos ciclos de medición (junio y noviembre).

En la figura 27 se observa que en plantas con 1 día de cortadas las tasas asimilatorias tienen valores alrededor de 15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a altos valores de RFA (2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Para el segundo día después del corte (Fig. 28) se observa que las hojas de plantas que fueron sometidas a corte con mayor frecuencia y a menor altura (tratamientos 15/15, 15/25, 30/15) presentan tasas fotosintéticas mayores a altas intensidades de radiación que hojas de plantas con menor intensidad y frecuencia de corte (tratamientos 30/25 y 45/15). Similar observación se encuentra al cabo de tres días después del corte (Fig.29), solo que las tasas fotosintéticas son mayores en relación al segundo y primer día.

Al cabo de 5 días después del corte no se observa diferencia entre los distintos tratamientos (Fig. 30); sin embargo la tasa fotosintética a altas radiaciones son un poco menores que las

Fig. 27. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, en hojas de plantas con 1 día de cortadas, en diferentes tratamientos del año 1989.

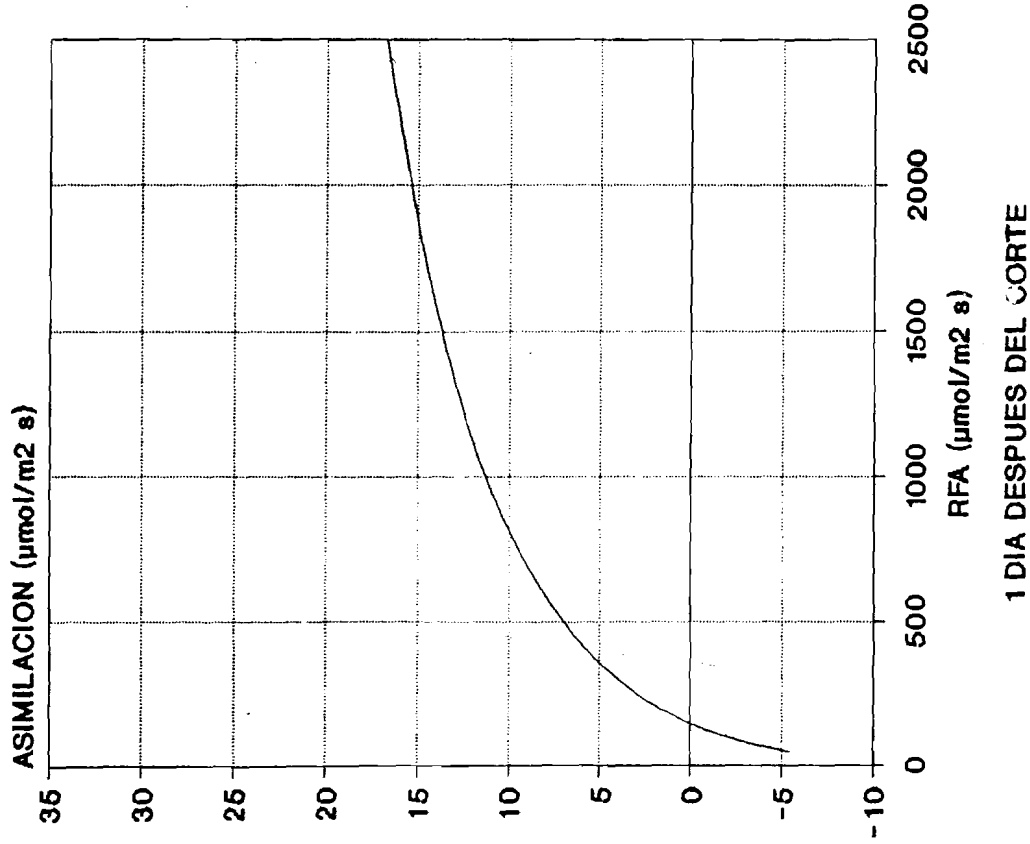
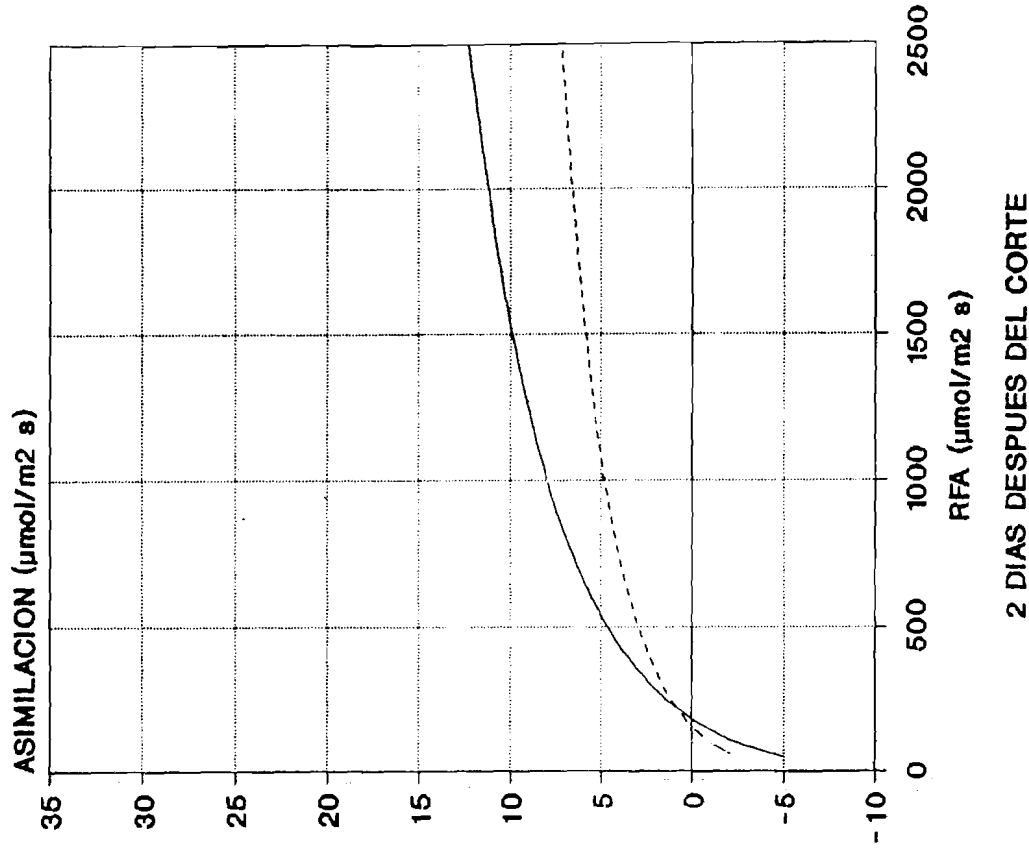


Fig. 28. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, de los tratamientos 15/15, 15/25, 30/15 (—) y 30/25, 45/15 (---), en plantas con 2 días después del corte, año 1989.



mayores encontradas en plantas a los tres días y mayores en comparación con las de dos días después del corte.

Luego de nueve días después del corte se encontró una diferenciación visual entre las hojas maduras de los distintos tratamientos de frecuencia y altura de corte: un grupo corresponden a las hojas que fueron cortadas y que prosiguieron su crecimiento normal, y el otro grupo de hojas que se desarrollaron luego del corte. El primer grupo lo denominamos como hojas maduras viejas (A), próximas a la senescencia, y el segundo grupo lo denominamos hojas maduras nuevas (B). El grupo B presentó las mayores tasas asimilatorias ( $28 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a altas intensidades de RFA ( $2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), registradas durante la experiencia (Fig. 31); mientras que el grupo A obtuvo tasas fotosintéticas muy bajas ( $7,5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a altos valores de RFA ( $2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), observando una casi saturación a intensidades de RFA de  $1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

A los 11 días después del corte los tratamientos de corte mas frecuente (15 días) y con menor altura de corte (30/15 y 45/15) presentan tasas de asimilación similares a las de hojas viejas de plantas cortadas a los 11 días (Fig.32); mientras que las hojas de plantas cuyo tratamiento es de una frecuencia de corte menor y la altura de 25 cm (30/25 y 45/25) presentan tasas de asimilación mas altas que las anteriores (Fig. 32).

A los 14 días después del corte empiezan a aparecer las primeras hojas senescentes y su tasa de asimilación a altos valores de RFA son semejantes incluso un poco mas bajos que los

Fig. 29. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para tratamientos con mayor intensidad de corte (—) y menor intensidad (---) a los 3 días del corte, año 1989.

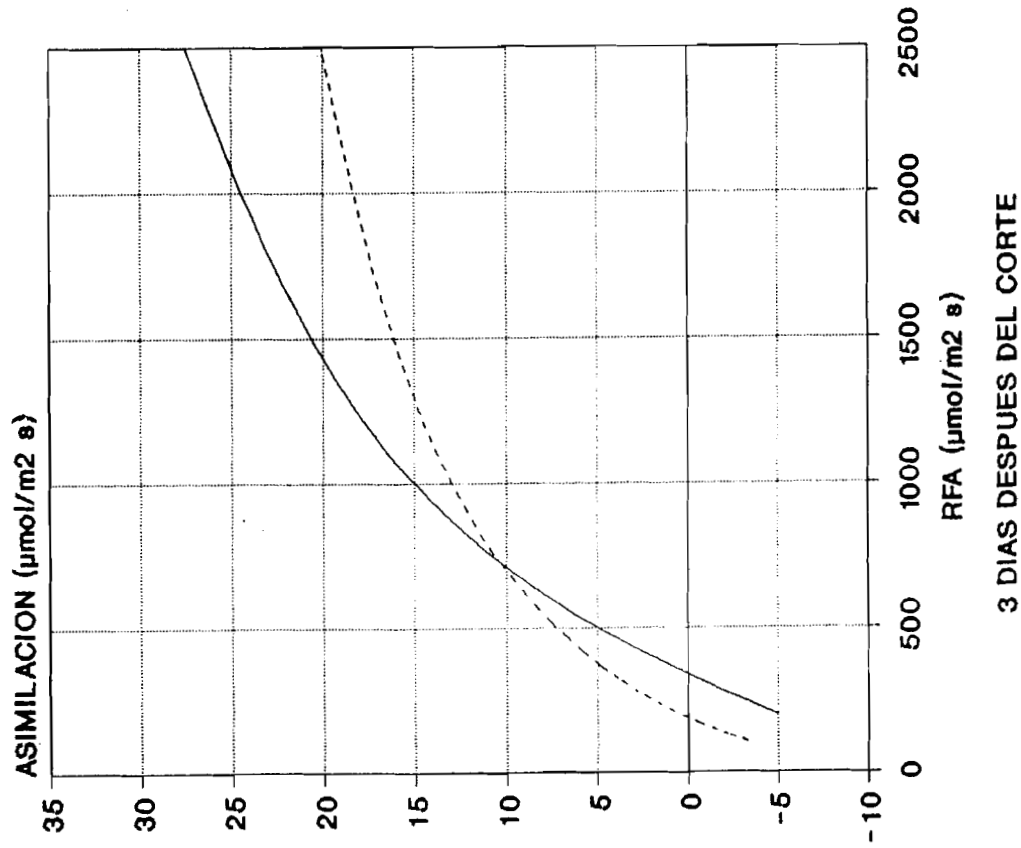


Fig. 30. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de todos los tratamientos en conjunto, con 5 días después del corte, año 1989.

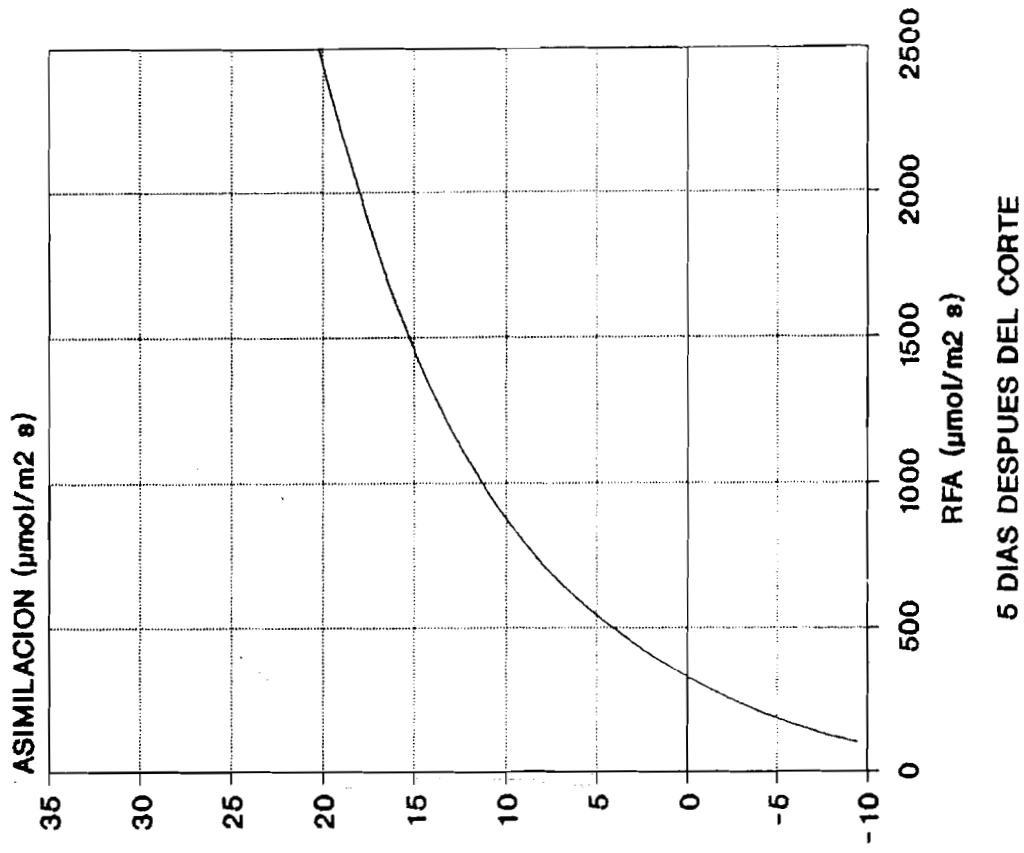
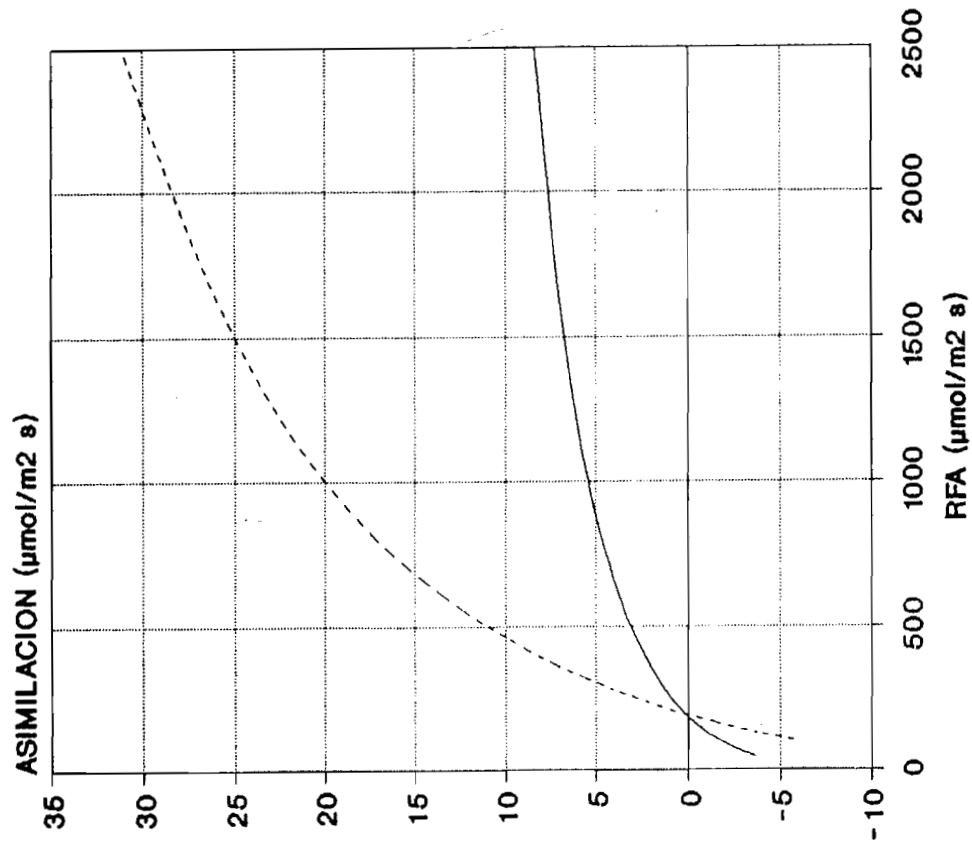
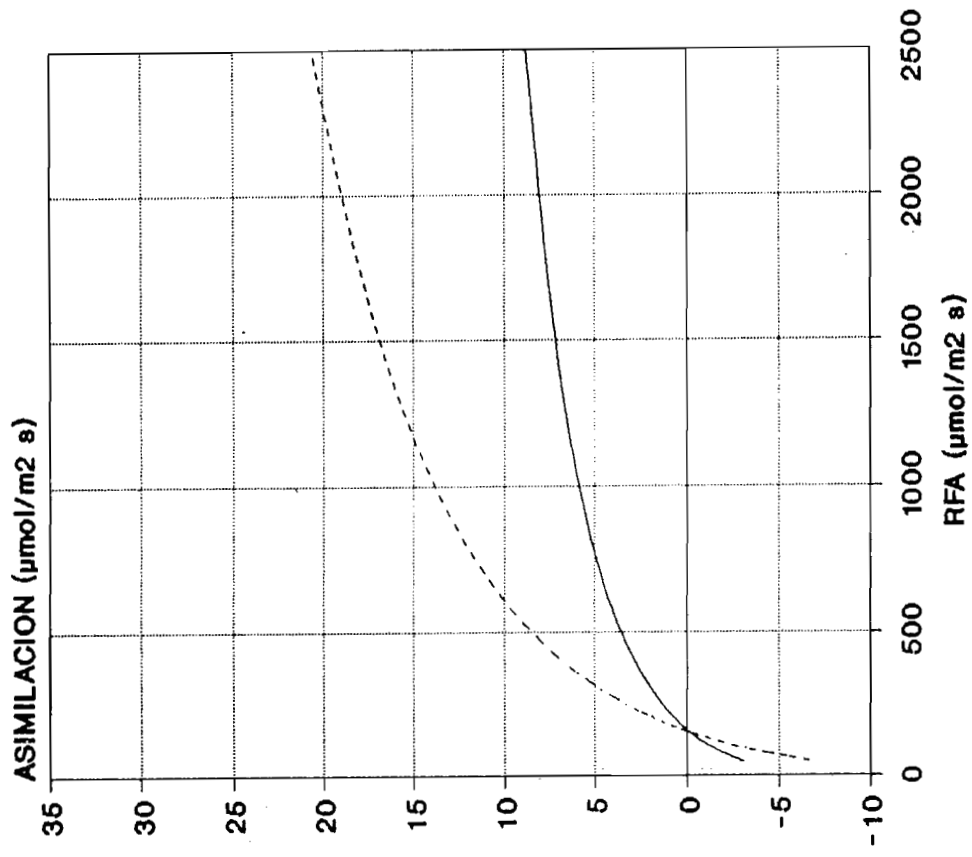


Fig. 31. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras nuevas (- -) y maduras viejas (-), todos los tratamientos, 9 días después del corte, año 1989.



9 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 32. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, de tratamientos con mayor intensidad de corte (-) y menor intensidad (- -) a los 11 días del corte, año 1989.



11 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 33. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, de hojas maduras (—) y senescentes (- -) de plantas con 14 días después del corte, año 1989.

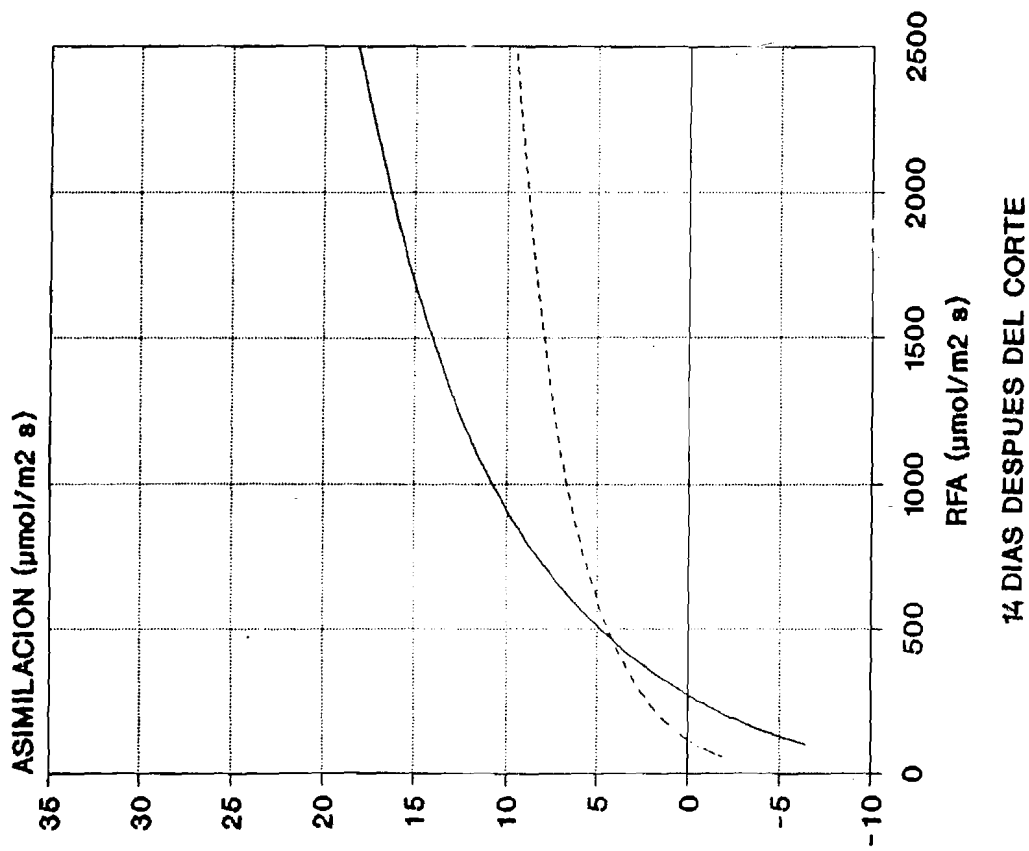
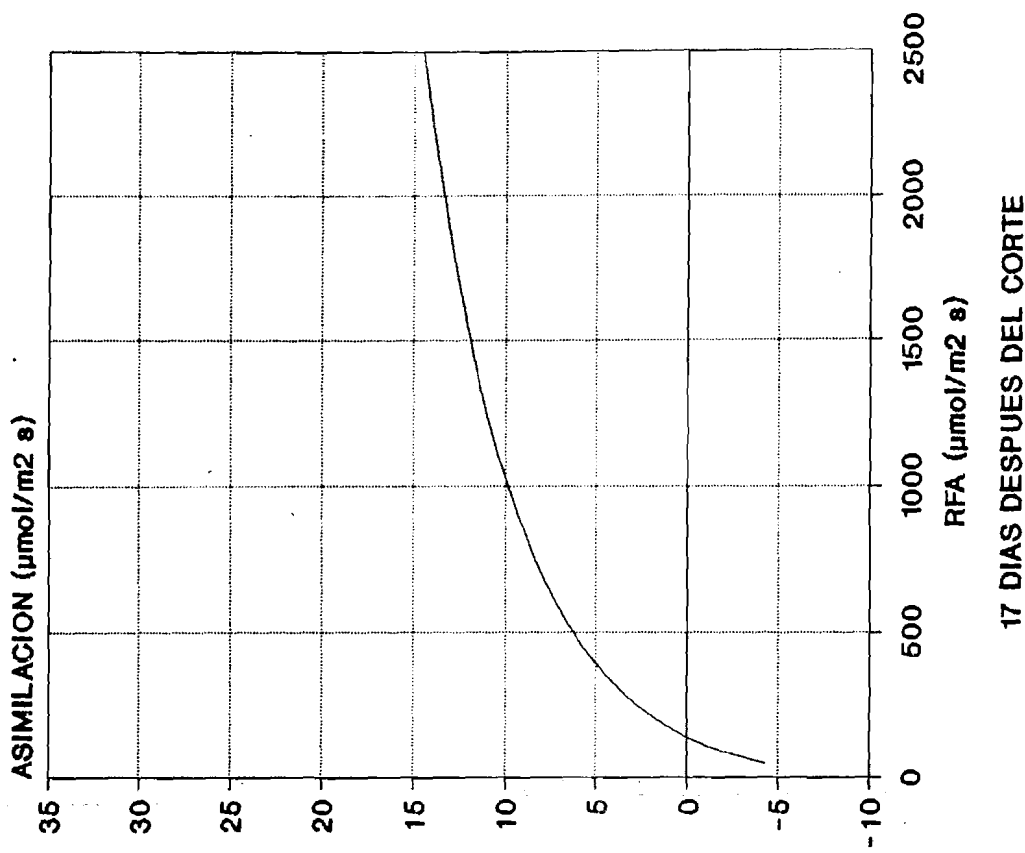


Fig. 34. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras en todos los tratamientos con 17 días después del corte, año 1989.



valores obtenidos para las hojas maduras que aún no han iniciado su senescencia (Fig.33). Para la misma fecha encontramos que las hojas maduras nuevas y juveniles presentan tasas asimilatorias por encima de  $15 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a valores de radiación por encima de los  $1700 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Para los 17 días después del corte encontramos que no hay diferencia entre las hojas de los distintos tratamientos, y las hojas maduras presentan valores de asimilación máxima que no sobrepasan los  $15 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a altos valores de RFA ( $2000$  y  $2500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 34).

En las plantas control (Fig. 35) encontramos que las hojas jóvenes presentan las tasas asimilatorias mas altas, luego las hojas maduras y por último la hojas senescentes. Para los tres tipos de hojas los valores estuvieron por debajo de las plantas cortadas. En el caso de las hojas maduras, estas presentan valores de asimilación alrededor de los  $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  cuando la radiación es alrededor de  $2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

En base a observación directa y a las mediciones de la tasa asimilatoria, se pueden distinguir tres generaciones de hojas durante un periodo de 15 días después del corte (Fig. 36). La primera generación corresponde a las hojas maduras que después del corte prosiguen su crecimiento normal, estas hojas empiezan a disminuir en su capacidad fotosintética alrededor de los 9 días después del corte, y para esta fecha son las hojas que denominamos maduras viejas (A), esta generación de hojas empieza su proceso de senescencia alrededor de los 14 días después del

Fig. 35. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, en hojas juveniles (...), maduras (—) y senescentes (- -) de plantas control, año 1989.

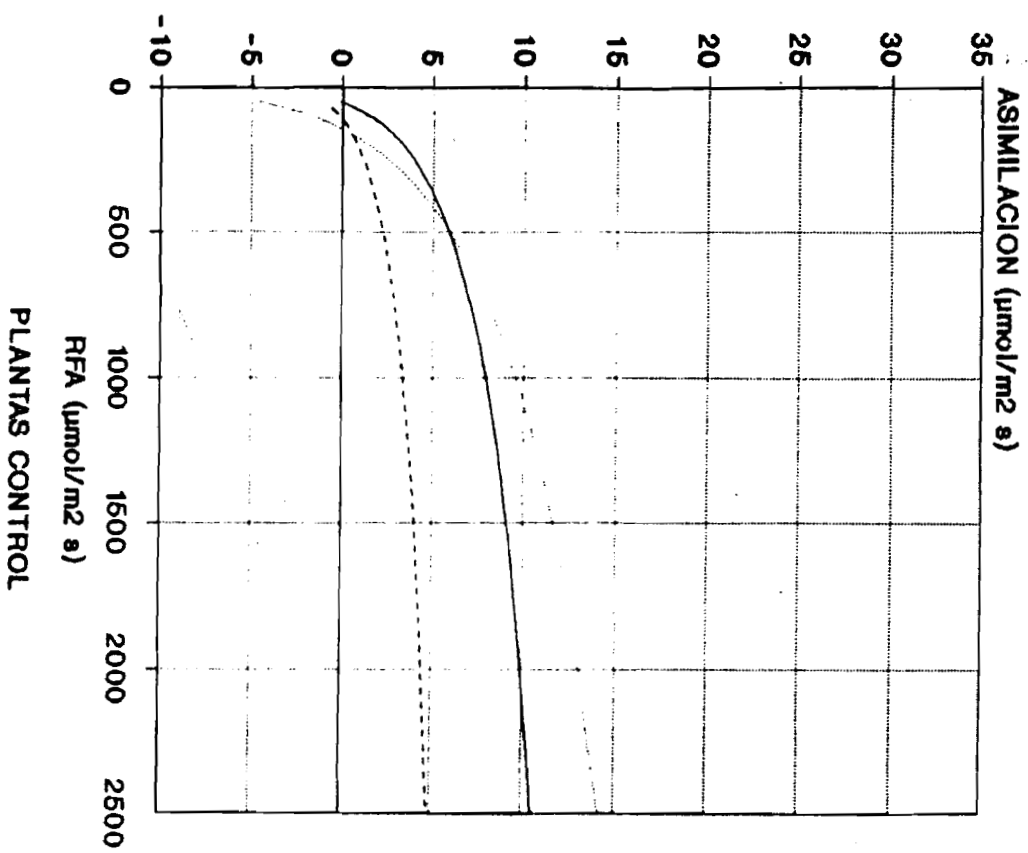
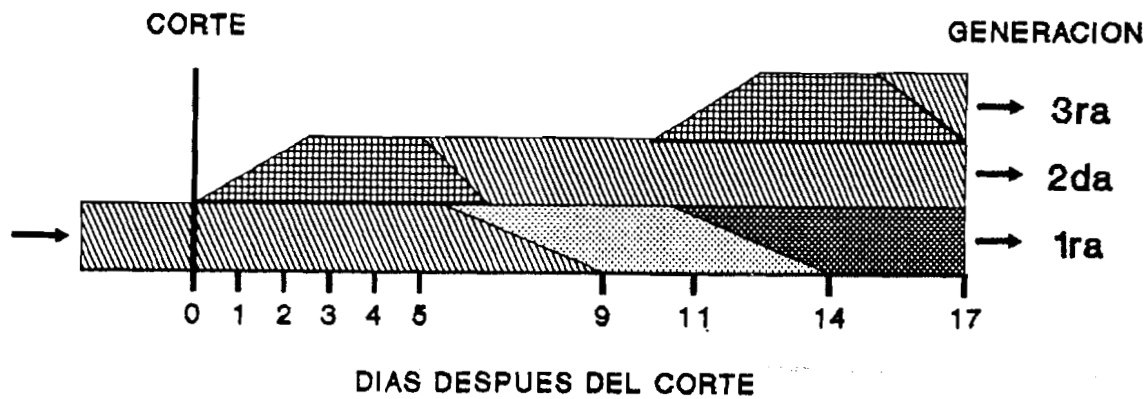


Fig. 36. Diagrama que ilustra el desarrollo de tres distintas generaciones de hojas que se presentan en los primeros 15 días después del corte.



	H. MADURA		H. SENESCENTE
	H. MADURA VIEJA		H. JUVENIL

corte.

Una segunda generación corresponde a las hojas que se empiezan a desarrollar inmediatamente después del corte y que alcanzan su madurez entre los 5 y 9 días después del corte cuando tienen su mayor respuesta fotosintética. La tercera generación de hojas comienza a aparecer alrededor de los 12 días después del corte, y presentan tasas similares a las hojas de la segunda generación cuando algunas de estas hojas han completado su madurez.

#### c.- Curso diario de radiación

Tomando los datos de radiación para los diferentes días después del corte en cada uno de los dos ciclos de medición, se obtuvo la curva máxima de RFA del año 1989 (Fig. 37). Se observa un aumento rápido de la RFA a partir de las 7 de la mañana y para las 9:30 am la radiación obtiene valores de  $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; a partir de esta hora y hasta las 4:30 pm la radiación se mantiene por encima de los  $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , para luego comenzar a disminuir rápidamente hasta las 6 pm cuando está alrededor de  $0 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

#### d.- Cambios en la Tasa Transpiratoria

Los cambios en la tasa transpiratoria son directamente proporcionales a los cambios en la tasa asimilatoria, es decir que a medida que aumenta la asimilación de  $\text{CO}_2$ , aumenta la transpiración; sin embargo los coeficientes de correlación no son superiores al 60% (Fig. 38). Esta misma tendencia es **observada** en restantes mediciones del año 1989 y 1990.

**Fig. 37. Curso máximo de radiación fotosintéticamente activa durante un día despejado en el año 1989. Datos obtenidos de las mediciones de asimilación fotosintética.**

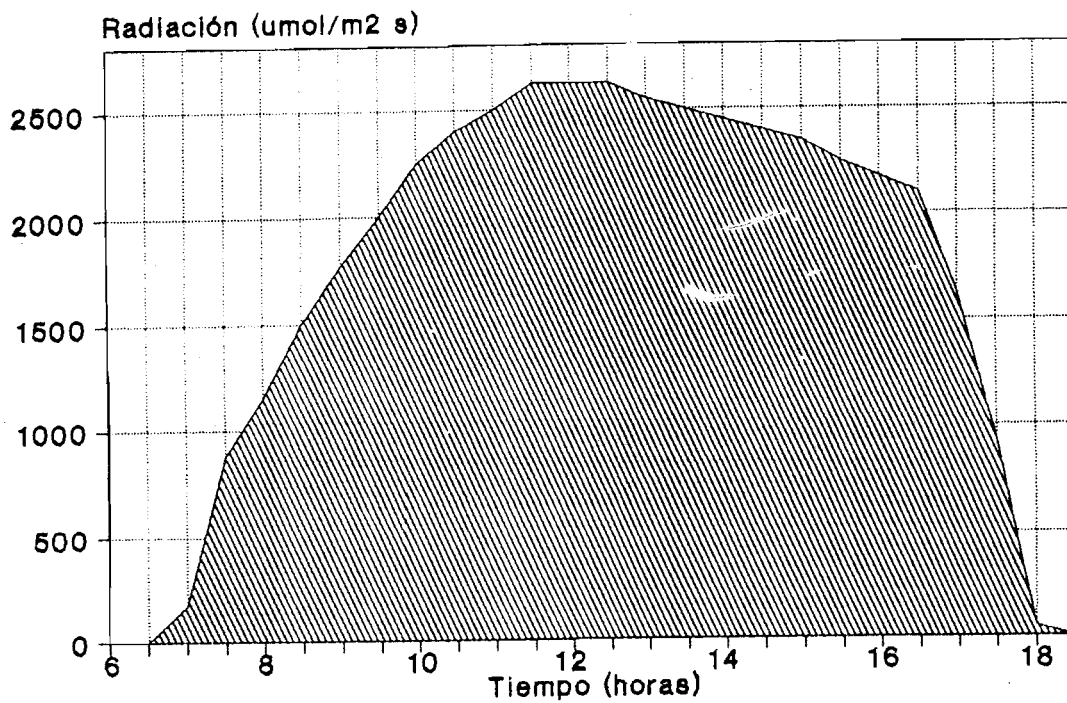
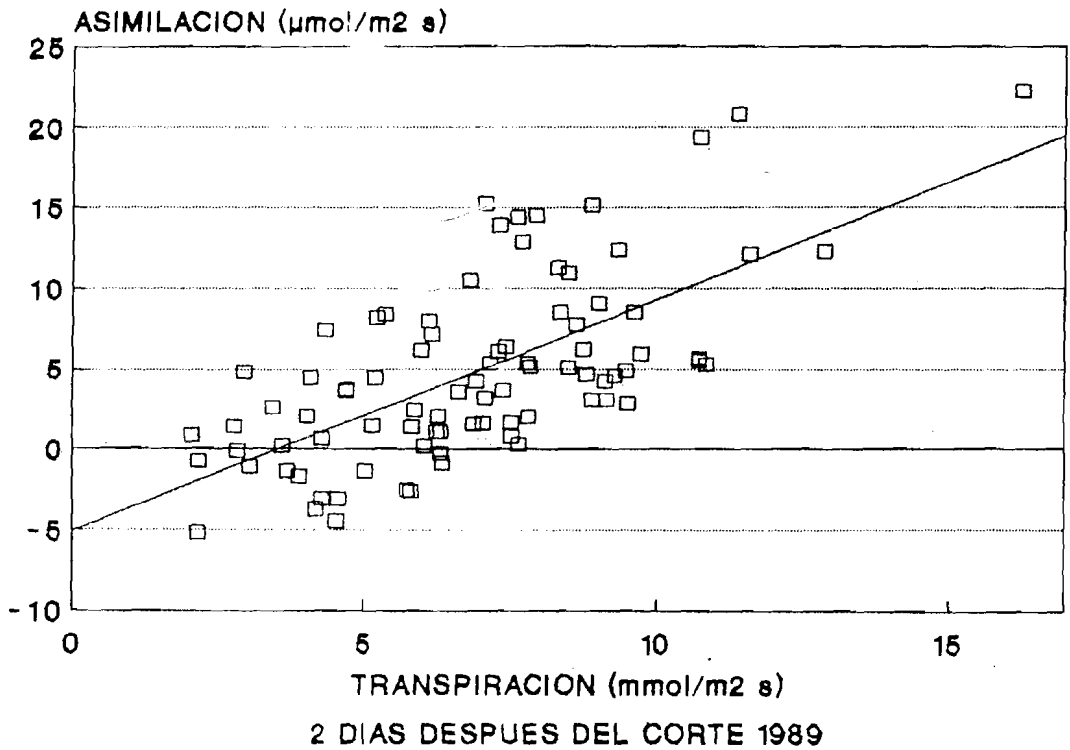


Fig. 38. Relación entre la tasa traspiratoria (E) y la tasa fotosintética (A) en hojas maduras de plantas con dos días de cortadas, año 1989.  $R < 60\%$ .



## 2.- Ciclos de medición año 1990.

### a.- Respuesta asimilatoria a los cambios de radiación

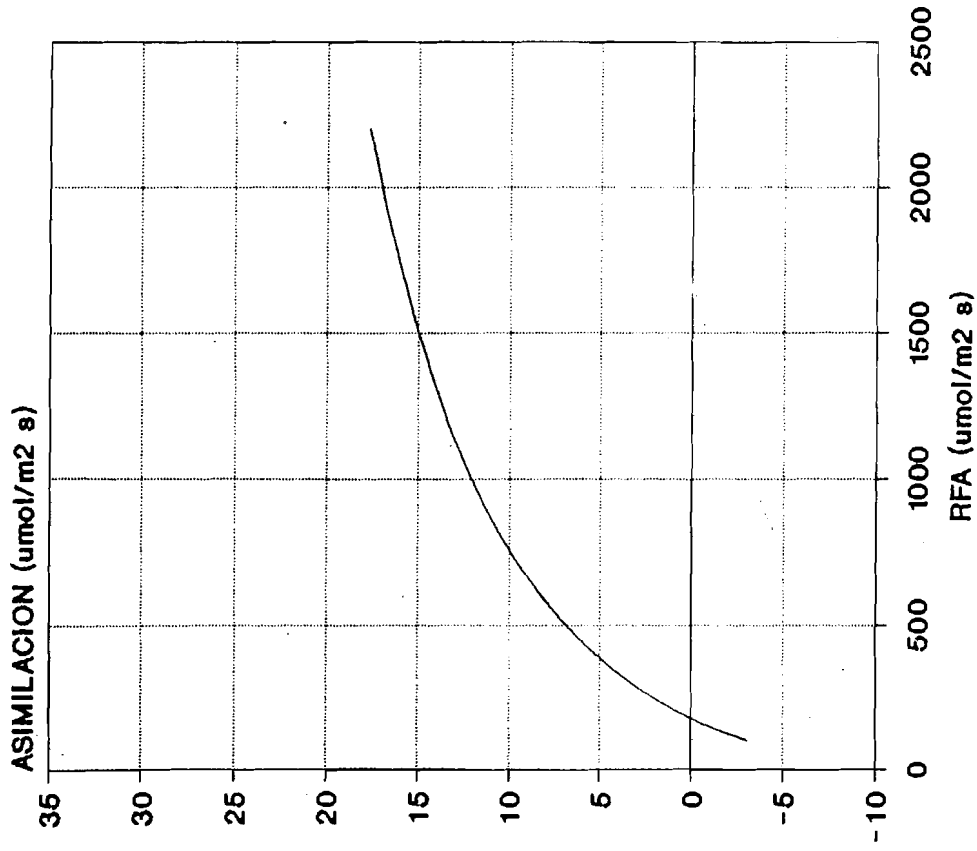
En el apéndice 1 se presentan los resultados de regresión logarítmica obtenidos para la tasa asimilatoria en función de la RFA. Se encontraron diferencias significativas entre las mediciones que corresponden a diferentes días después del corte; mientras que no hay diferencias entre las hojas de plantas de distintos tratamientos de fertilización.

Tres días después del corte no se encontraron diferencias en la respuesta asimilatoria entre los distintos tratamientos de fertilización, y los valores de asimilación están por encima de los  $15 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de RFA (Fig. 39). Mientras que a los ocho días la asimilación es mayor, con valores que sobrepasan los  $20 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a altas radiaciones ( $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 40). A los 16 días se observan valores similares a los observados a los ocho días, y tampoco se observan diferencias entre los distintos tratamientos (Fig 41).

En relación a las plantas control, se realizaron dos mediciones durante el ciclo, una a los dos días del corte y la otra a los 16 días, ambas con similares resultados (Apd. 2). En la figura 42 se observa que la respuesta asimilatoria es alta con valores mayores a  $20 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a radiaciones de  $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

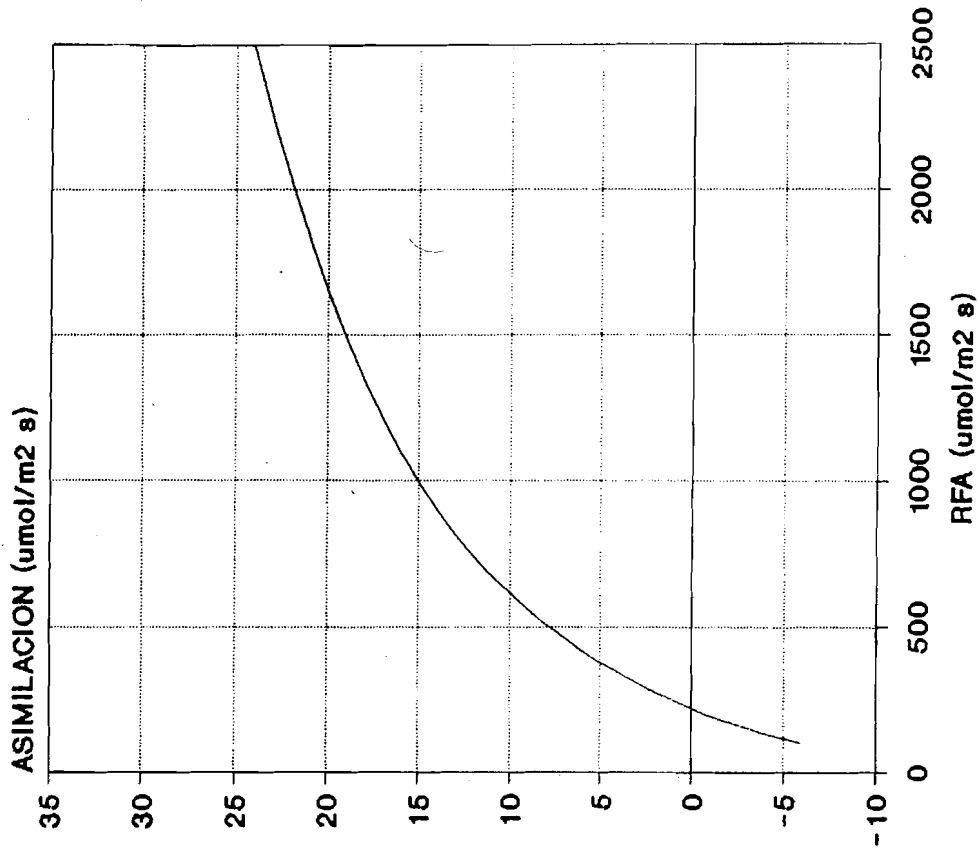
En las hojas de plantas que no fueron cortadas el 17 de octubre, se observó que a los 36 días después del corte las tasas asimilatorias fueron bajas en comparación con las demás

Fig. 39. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas de todos los tratamientos de corte del año 1990, con 3 días después del corte.



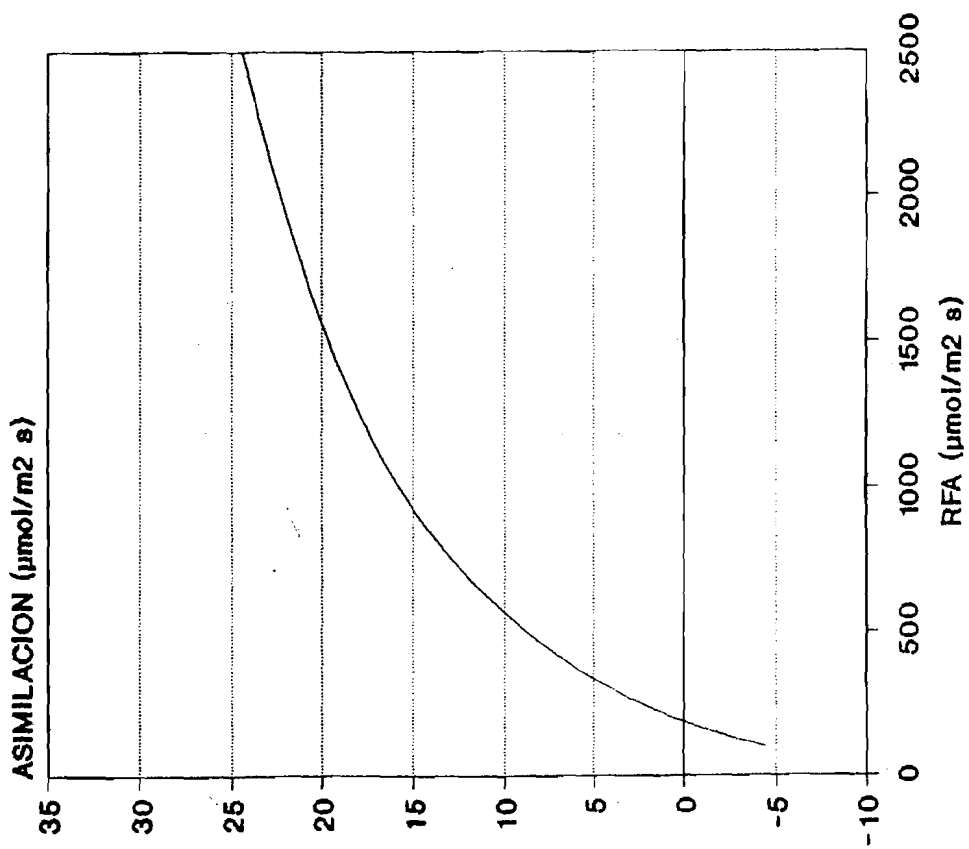
3 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 40. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas de todos los tratamientos de corte del año 1990, con 8 días después del corte.



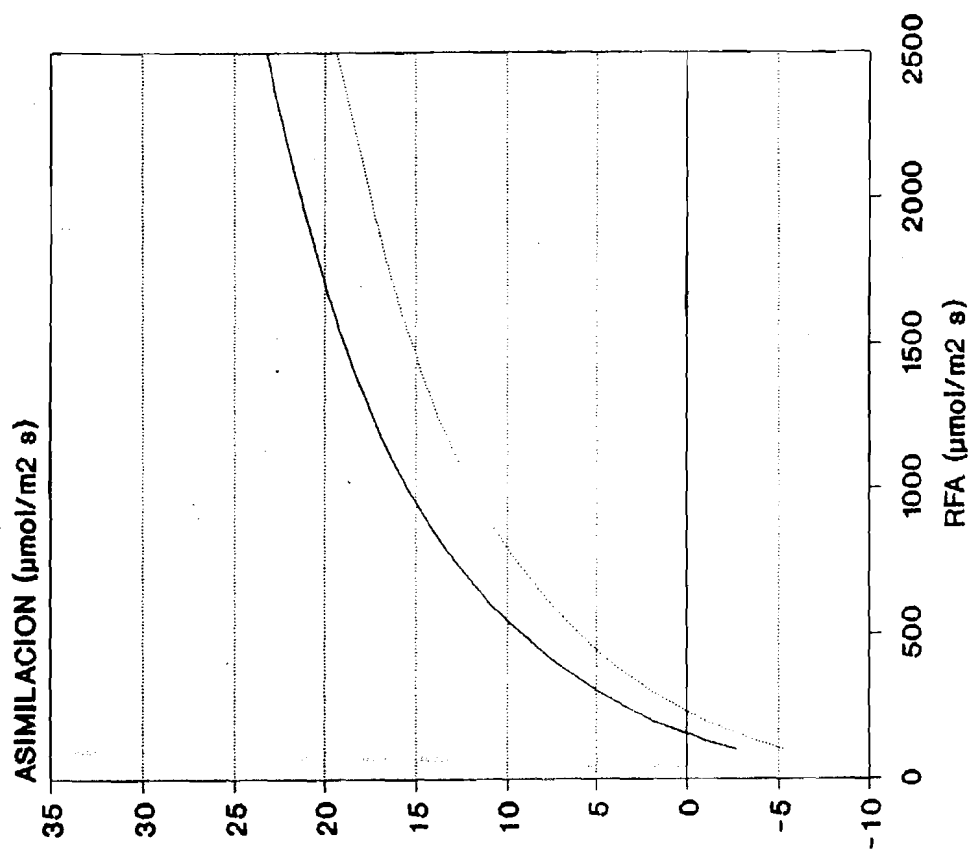
8 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 41. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas de todos los tratamientos de corte del año 1990, con 16 días después del corte.



16 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 42. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas control con 2 (—) y 16 (---) días después del corte.



TESTIGOS EN DOS DIF. FECHAS

mediciones, no llegando a obtenerse valores por encima de 10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a radiaciones superiores a los 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , es de hacer notar que para esta fecha las plantas fertilizadas con NPK una sola dosis presentaron tasa mucho mas bajas que para los otros tres tratamientos en conjunto (NPK en dos dosis, N y sin fertilizante) (Fig. 43).

Al cabo de los 42 días después del corte se encontró que no hay diferencia entre los tratamientos de fertilización, y la tasa asimilatoria aumentó respecto a la anterior con valores superiores a 15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  cuando la RFA es de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 44). A los 50 días después del corte tampoco se observa diferencia entre los tratamientos y los valores de asimilación son similares a los anteriores (Fig. 45).

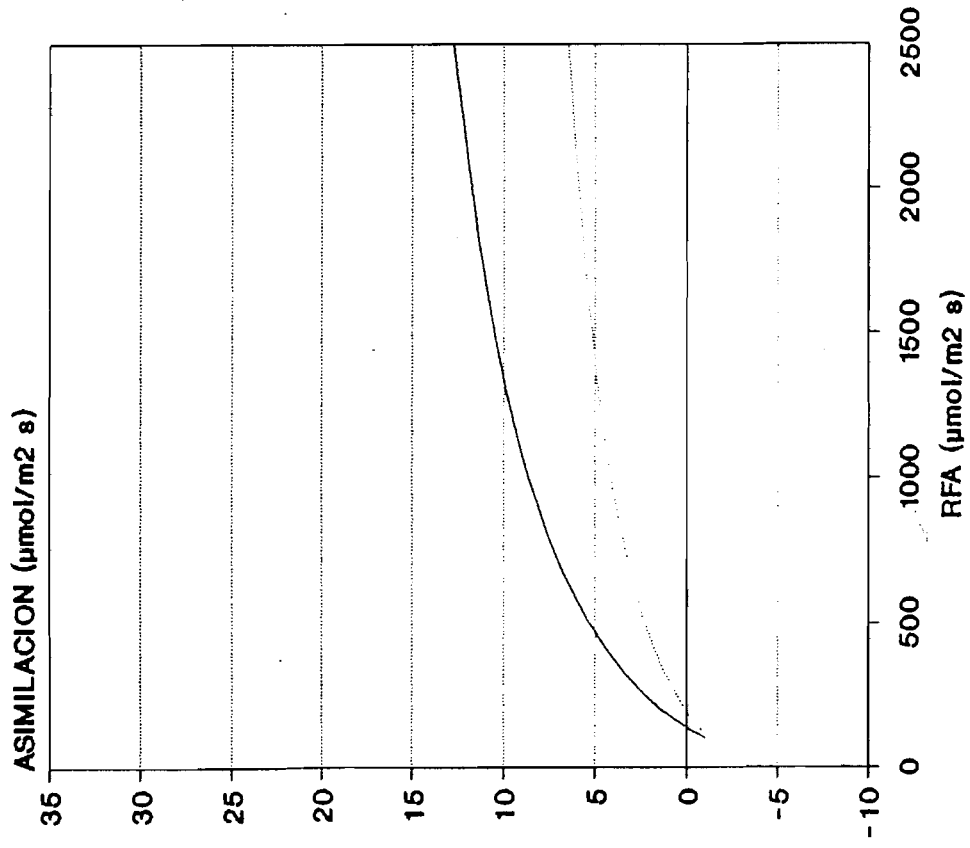
#### b.- Curso maximo de radiación

Usando el mismo procedimiento del año 1989, se obtuvo la curva de máxima radiación fotosintéticamente activa diaria para el año 1990 (Fig. 46). Se observa que la radiación aumenta rapidamente a partir de las 7 am, y a las 9 de la mañana ya está por encima de los 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , manteniendose en valores superiores a los 2500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  entre las 10:30 am y la 1:30 am. A partir de las 4 pm disminuye rapidamente para llegar alrededor de 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a las 6 pm.

### 3.- Asimilación Diaria de $\text{CO}_2$

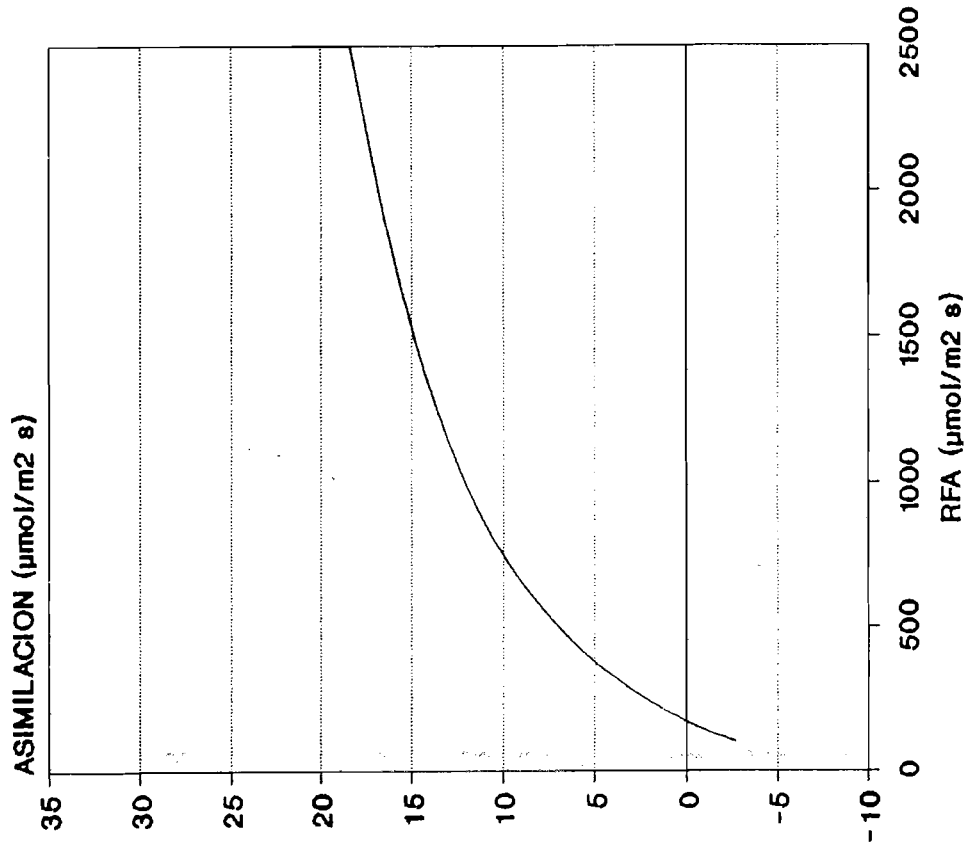
En la tabla 8 se resumen los resultados de los cursos máximos de asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  para cada tipo de hoja (edad

Fig. 43. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, en hojas maduras del tratamiento NPK (...) y los demás tratamientos de corte (-), del año 1990, a 36 días del corte.



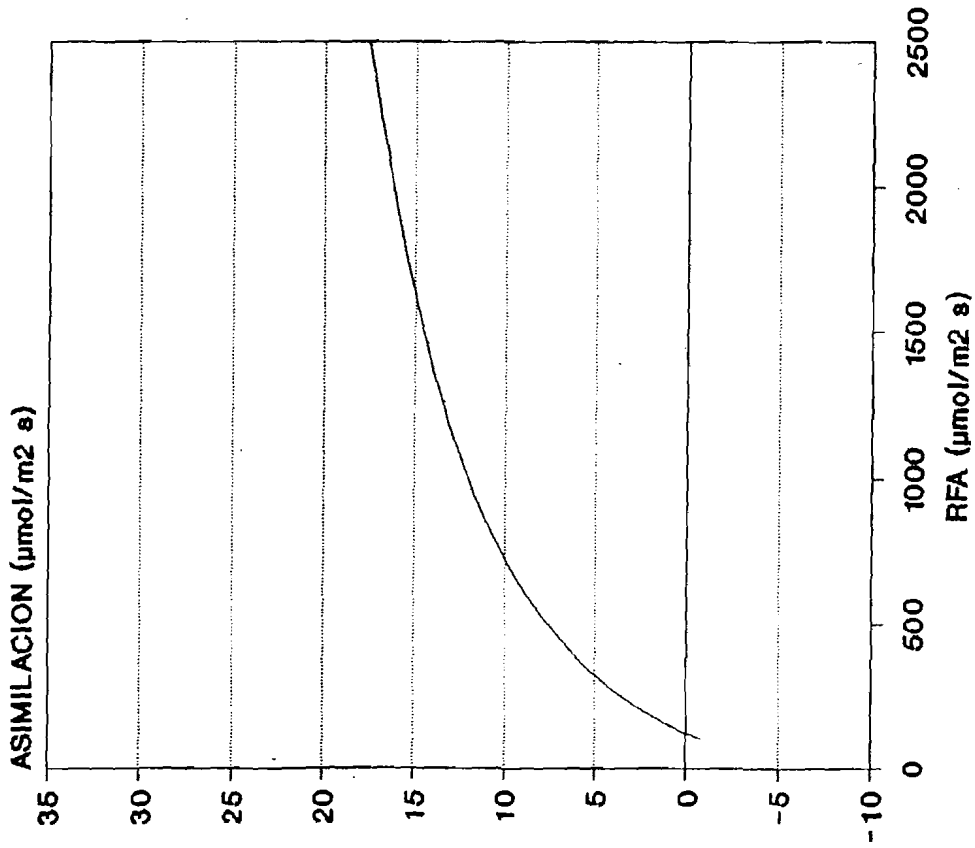
36 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 44. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas de todos los tratamientos de corte del año 1990, con 42 días después del corte.



42 DIAS DESPUES DEL CORTE

Fig. 45. Tasa Asimilatoria de CO<sub>2</sub> (A) en función de la RFA, para hojas maduras de plantas de todos los tratamientos de corte del año 1990, con 50 días después del corte.



50 DÍAS DESPUES DEL CORTE

TABLA 8. ASIMILACION DIARIA DE CO2 AÑOS 89 Y 90

AÑO	TRATAMIENTO	TIPO DE HOJA Y GENERACION	DIAS ASIMILACION D.C.	(gCO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> d)
1989	CORTE A 15 Y 25 cm	Malra	1	24.5075
	15/15,15/25,30/15,45/25	Malra	2	18.3599
	45/15,30/25	Malra	2	10.2915
	15/15,15/25	Malra, Ju2da	3	38.9126
	30/15,30/25,45/15,45/25	Malra, Ju2da	3	29.6344
	TODOS	Malra, Ju2da	5	29.1202
	15/15,15/25 45/15,45/25	Ma2da	9	45.4686
	15/15,15/25 45/15,45/25	Ma1ra	9	12.0912
	15/15,15/25,30/15,45/15	Ma2da	11	13.2406
	45/25,30/25	Ma2da	11	31.7819
	15/15,15/25	Ma2da, Ju3ra	14	26.8970
	TODOS	Ma2da, Ma3ra	17	21.9139
	CONTROL	Ju	0	21.6382
	CONTROL	Ma	0	16.4316
	CONTROL	Se	0	7.4407
	1990	NPK2,NPK,NIT,SF	Ma	3
NPK2,NPK,NIT,SF		Ma	8	35.7853
NPK2,NPK,NIT,SF		Ma	16	36.5137
NPK		Ma	36	9.5307
NPK2,NIT,SF		Ma	36	19.5774
NPK2,NPK,NIT,SF		Ma	42	27.5942
NPK2,NPK,NIT,SF		Ma	50	25.5375
CONTROL		Ma	0	28.5797
CONTROL		Ma	0	34.8641
CONTROL		Ma	0	31.6576

TRATAMIENTOS:

15/15: corte cada 15 días a 15 cm de altura

15/25: corte cada 15 días a 25 cm de altura

30/15: corte cada 30 días a 15 cm de altura

30/25: corte cada 30 días a 25 cm de altura

45/15: corte cada 45 días a 15 cm de altura

45/25: corte cada 45 días a 25 cm de altura

NPK2: fertilizado con nitrógeno, fósforo y potasio, dos ocasiones

NPK: fertilizado con nitrógeno, fósforo y potasio una sola vez

NIT: fertilizado con nitrógeno

SF: sin fertilizante

TIPOS DE HOJA:

Ma: madura

Ju: juvenil

Se: senescente

GENERACION:

1ra: primera generación

2da: segunda generación

3ra: tercera generación

y generación), si es el caso, y para cada tratamiento de corte y fertilización, para los años 1989, 90 (Apd. 2). Las principales observaciones que llaman la atención son:

a.- En forma general la tasa asimilatoria aumenta durante unos días después del corte, pero al cabo de 11 días empieza a disminuir.

b.- Para los 2 y 3 días después del corte los tratamientos cuyo corte es mas frecuente y a menor altura (15/15, 15/25, 30/15) (mayor intensidad de manejo) tienen tasas asimilatorias mayores que tratamientos con menor frecuencia y mayor altura de corte (30/25, 45/15, 45/25).

c.- A los 3 y 5 días después del corte las hojas maduras de la 1ra. generación y las hojas juveniles de la 2da. generación tienen tasas asimilatorias similares.

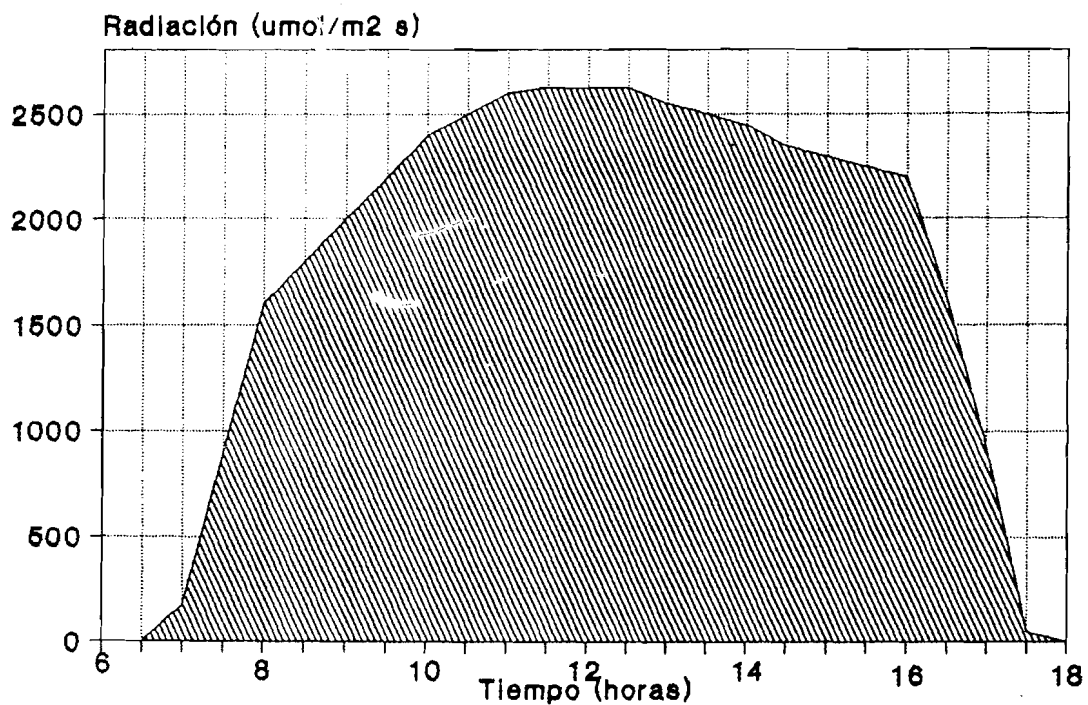
d.- A los 5, 9, 14 y 17 días después del corte no hay diferencias entre las hojas de la misma edad en los tratamientos medidos.

e.- A los 9 días hay una clara diferenciación en la asimilación de hojas maduras de la 1ra y segunda generación; y a partir de esta fecha las hojas maduras de la segunda generación son las de mayor asimilación.

f.- A los 11 días, cuando la asimilación diaria empieza a disminuir, los tratamientos con mayor intensidad y frecuencia de corte tienen valores menores que los tratamientos con menor intensidad y frecuencia de corte.

g.- Para el año 90 observamos que no hay diferencias en la asimilación diaria de los distintos tratamientos de

**Fig. 46. Curso máximo de radiación fotosintéticamente activa durante un día despejado en el año 1990. Datos obtenidos de las mediciones de asimilación fotosintética.**



fertilización, excepto a los 36 días después del corte cuando la asimilación diaria del tratamiento NPK es menor a los otros tres tratamientos en conjunto.

h.- La asimilación aumenta después del corte hasta alcanzar valores alrededor de  $36 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a los 8 y 16 días, para luego disminuir a los 36 días y aumentar nuevamente a los 42 y 50 días después del corte.

i.- En las plantas control del año 89 se presentan diferencias entre los tres tipos de hojas, teniendo mayor asimilación las juveniles, seguidas de las maduras y por último las senescentes.

j.- En el año 90, las hojas maduras de plantas control presentan diferencias entre las dos fechas de medición, correspondientes a los 2 y 16 días después del corte, para lo cual se promediaron ambas mediciones y se obtuvo el último valor presentado en la tabla.

## E.- INTERCAMBIO DE GASES. SISTEMA CERRADO

### 1.- Ciclo de Medición del año 1989.

#### a.- Cambios en la Tasa Asimilatoria en relación al tiempo transcurrido después del corte

De manera general la tasa asimilatoria es negativa (entre -10 y -20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) luego de 1 y 2 días del corte, y aumenta progresivamente en los primeros tres días después del corte (entre -10 y 10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), alcanzando valores máximos entre los 5 y 9 días (19,57 y 16,00  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , con valores intermedios alrededor de 15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a valores de RFA superiores a 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), para empezar a disminuir lentamente a partir de los 11 y 14 días (entre 10 y 17  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con máximos alrededor de 19  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y caer a los 17 días a valores de 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figs. 47-52; Tabla 9; Apd. 3).

#### b.- Relación entre la Tasa Asimilatoria y la Temperatura

Se observa que durante los tres días siguientes al corte la tasa asimilatoria disminuye y la tasa respiratoria aumenta cuando la temperatura aumenta y pasa por encima de los 40°C (Fig. 48, Apd. 3). También se observa que los cambios en la temperatura se deben principalmente a aumentos y disminuciones en la RFA; por ello encontramos tasas asimilatorias más altas a intensidades de radiación menores a 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que para el mismo día (Fig. 48) a radiaciones alrededor de 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  la asimilación pasa a ser negativa o se hace más negativa.

En las mediciones hechas a los 5 y 9 días después del corte también se observa que al aumentar la temperatura disminuye la

TABLA 9.- ASIMILACION DE CO2, SISTEMA CERRADO  
 AÑO 1989, CORTE 07/11/89 Y 07/06/89

TRATAMIENTO 45/15						
FECHA	DDC	HORA	TEMP	HR	RAD	ASIMIL
08/06/89	1	9.58	28.23	88.70	1	-6.888
		9.75	28.73	83.80	1	-6.467
		10.33	28.75	80.80	1	-6.385
		10.92	31.80	78.30	1	-6.564
		11.08	34.20	72.50	2	-6.031
09/11/89	2	11.25	36.20	69.20	1256	-7.270
		12.75	37.50	50.60	483	-20.086
		12.80	36.90	51.00	571	-27.622
		14.85	37.50	47.50	494	-24.812
		15.00	37.20	49.00	500	-27.201
10/11/89	3	8.17	33.30	64.90	676	2.273
		8.33	35.00	58.70	604	9.043
		10.00	33.90	57.10	904	0.756
		10.17	36.50	55.50	1260	-1.800
		13.00	43.00	45.50	1635	-6.925
		13.17	43.90	43.00	1590	-11.928
		14.75	39.30	52.00	1300	-13.378
12/06/89	5	14.91	41.00	50.70	1350	-15.523
		10.67	36.70	73.80	1190	9.346
		10.90	38.90	70.70	1251	7.053
		11.05	39.90	66.30	1350	7.030
		11.25	40.50	63.30	1285	4.062
12/11/89	5	11.36	40.50	61.30	1157	5.540
		12.67	47.00	34.80	1180	16.009
		11.00	43.80	36.80	1490	17.735
		11.17	44.90	36.50	1270	0.000
		15.17	40.40	41.70	620	1.318
16/06/89	9	15.33	40.30	41.60	620	10.109
		12.50	46.30	33.30	1200	16.044
		10.67	37.30	76.20	1323	13.920
		10.83	38.60	72.00	1365	14.346
		11.08	39.10	71.70	1348	13.936
18/11/89	11	11.30	39.80	72.00	1387	13.615
		12.35	35.50	66.70	185	2.920
		12.58	36.10	73.50	607	9.416
		13.67	34.70	66.00	750	6.757
20/07/89	14	13.83	37.50	75.30	845	19.284
		10.92	34.70	74.00	978	15.902
		11.25	34.00	73.80	532	5.226
		15.42	34.10	73.00	835	12.080
24/11/89	17	11.25	29.70	86.30	320	3.982
		11.50	30.10	88.20	390	4.860
		12.00	32.20	85.00	550	6.108
		12.17	33.00	83.30	500	6.171

TABLA 9 CONTINUACION  
TRATAMIENTO 45/25

FECHA	DDC	HORA	TEMP	HR	RAD	ASIMIL
08/06/89	1	12.25	36.80	69.70	1625	-3.477
		13.25	37.30	63.50	1045	-2.107
		14.25	42.00	55.80	1106	-3.541
09/11/89	2	12.17	35.80	56.40	680	-12.128
		12.33	37.70	52.30	710	-14.021
		15.17	35.70	47.50	265	-20.054
10/11/89	3	7.83	28.00	73.80	400	-5.145
		8.00	30.80	71.60	580	-5.561
		10.35	37.00	55.40	1250	-2.725
		10.50	38.00	47.50	1040	-5.432
		12.42	39.00	56.50	1670	-4.641
		12.65	42.60	51.90	1700	-6.500
		15.17	42.50	43.40	300	-13.387
12/06/89	5	15.33	39.90	44.50	570	-13.498
		9.50	29.60	79.30	660	13.841
		9.67	31.10	79.30	690	19.571
		9.85	36.30	68.70	656	16.570
		10.10	37.80	69.20	656	17.022
		10.25	39.30	67.00	1300	17.646
		10.42	38.90	48.00	1200	2.096
12/11/89	5	10.67	40.50	46.30	1400	1.825
		12.92	44.60	38.60	1715	14.926
		13.08	45.50	41.90	1690	5.560
		14.50	38.60	42.60	650	5.770
		14.75	39.10	46.70	650	2.182
16/06/89	9	9.50	32.30	76.20	857	17.559
		9.70	35.20	70.50	890	12.321
		9.83	37.50	67.00	952	12.709
		10.17	38.90	65.30	1032	12.473
18/11/89	11	11.92	35.70	75.80	1500	13.622
		12.08	38.30	70.00	1500	16.349
		14.08	36.40	63.00	600	10.139
		14.25	36.90	69.70	685	17.661
20/07/89	14	11.50	33.60	85.20	803	11.637
		12.08	31.90	76.80	292	9.427
		14.67	36.60	67.30	798	16.486
24/11/89	17	10.60	29.50	91.20	440	5.430
		10.87	29.80	91.00	350	4.919
		12.42	31.90	83.70	430	4.183
		12.60	31.70	86.70	430	4.755

HR: Humedad Relativa (%)

TEMP: Temperatura °C

RAD: Radiación Fotosintéticamente Activa ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ )

ASIMIL: Asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ )

DDC: Días después del corte

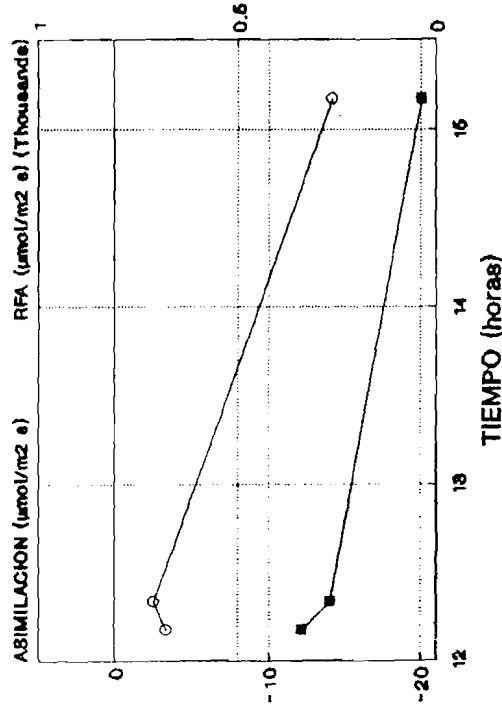
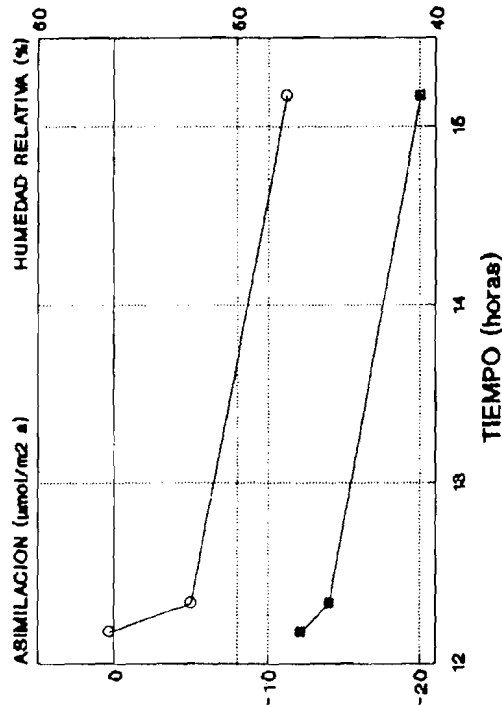
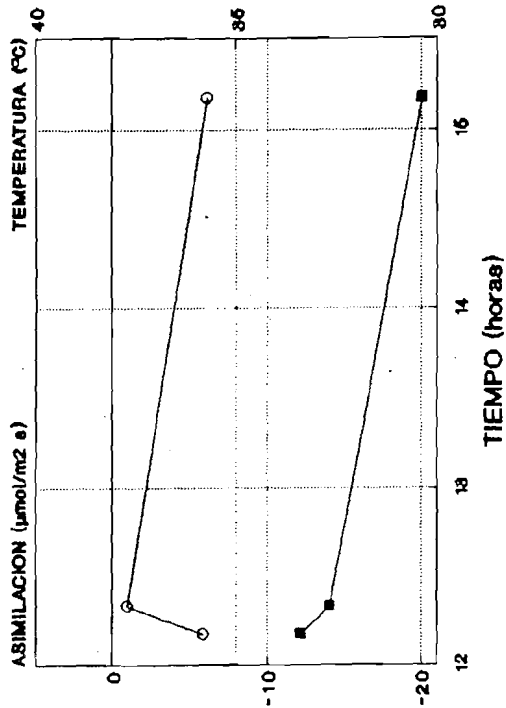
**Figura 47**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

2 DIAS DESPUES DEL CORTE, CORTE A 25 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-○-) Asimilación (-■-)



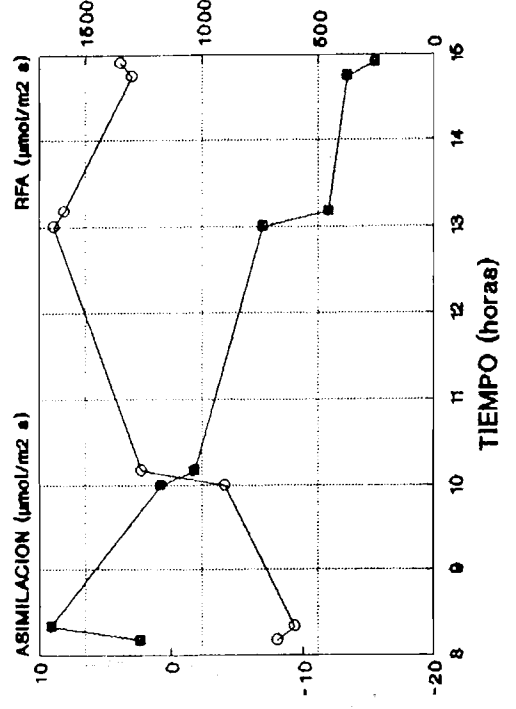
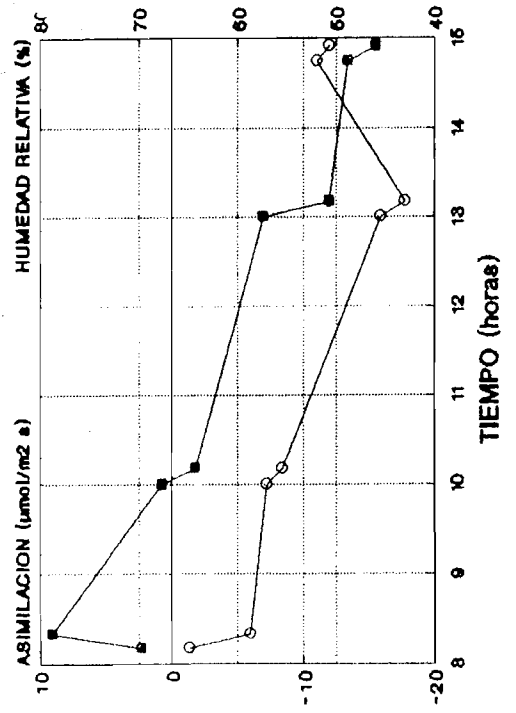
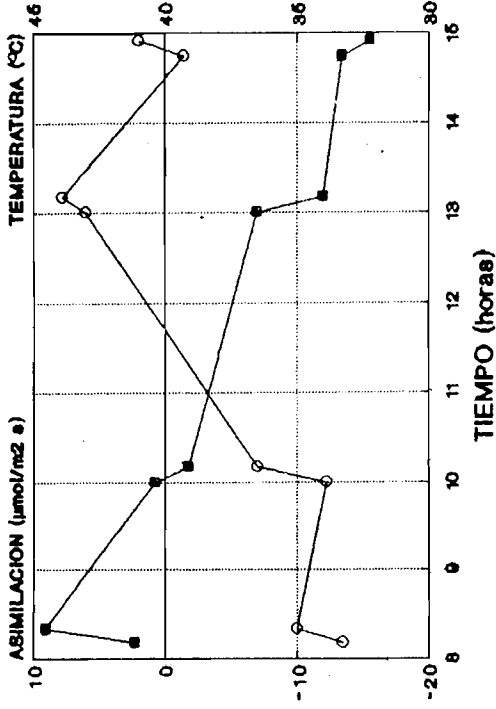
**Figura 48**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

3 DIAS DESPUES DEL CORTE, CORTE A 15 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)



asimilación, sin embargo esta relación no es tan marcada como la observada en los tres primeros días (Figs 49 y 50; Tabla 9; Apd. 3). En la Fig. 49 se presentan diferencias entre las dos fechas de medición y esta diferencia parece estar dada por la temperatura ya que las mayores tasas se observan cuando la temperatura está por debajo de los 40°C, mientras que para la otra fecha la temperatura llega a máximos de 45°C y la asimilación disminuye.

Para los 11, 14 y 17 días después del corte se observa que la tasa asimilatoria aumenta o disminuye cuando la temperatura aumenta y disminuye, es decir que hay una relación positiva, mientras la temperatura no pasa de 40°C (Figs. 51 y 52; Tabla 9; Apd. 3), no se tienen registros con temperaturas superiores a 40°C).

#### c.- Relación entre la Tasa Asimilatoria y la Humedad Relativa

De manera general se observa que la tasa asimilatoria y la humedad relativa aumentan y disminuyen de igual manera durante los distintos cursos diarios obtenidos. Los valores de humedad relativa están por encima del 40% en la mayoría de los cursos, sin embargo no se llega a observar una saturación (100% HR) (Tabla 9).

#### 2.- Ciclo de Medición del año 1990.

a.- Cambios en la Tasa Asimilatoria en relación al tiempo transcurrido después del corte

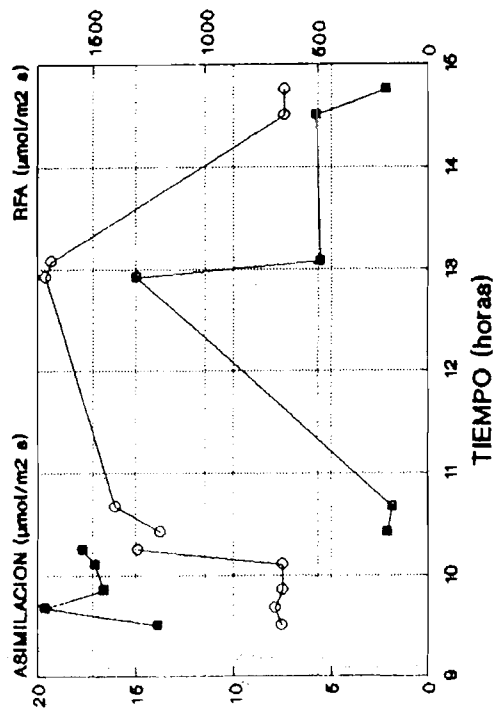
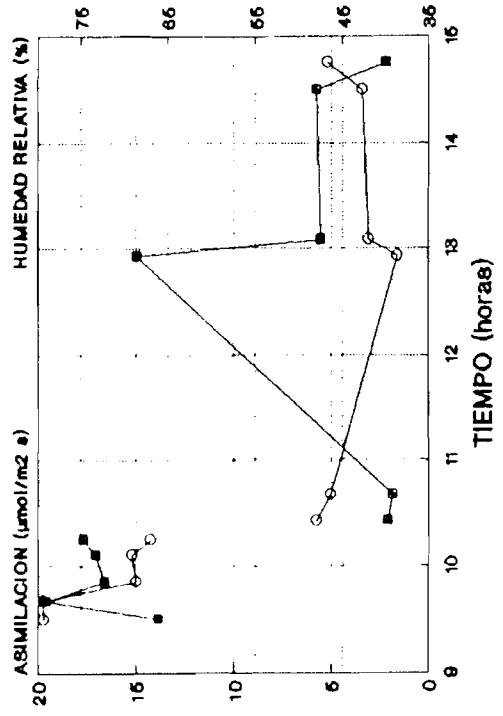
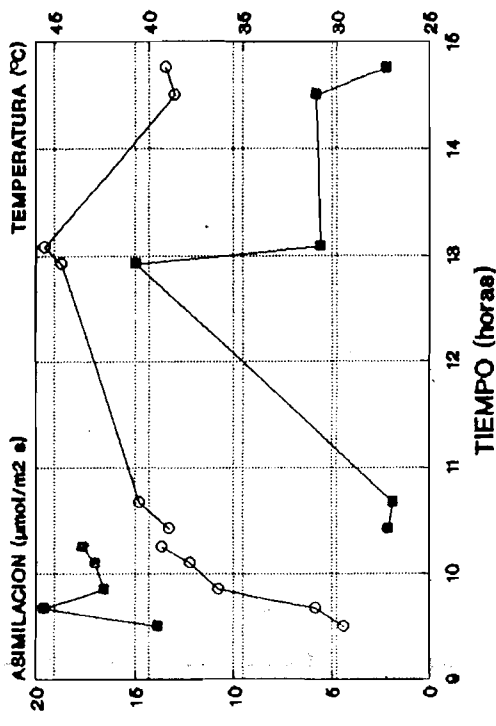
Una observación inicial es que no se distinguen

**Figura 49**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**  
6 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/25 cm, 12/06 Y 12/11/89

a.- Temperatura  
b.- Humedad Relativa  
c.- Radiación fotosintéticamente  
activa

Parámetros amb. (-○-) Asimilación (-■-)



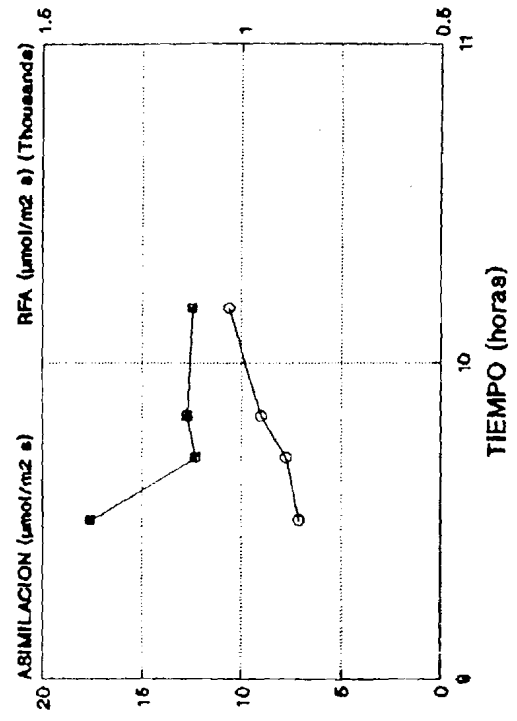
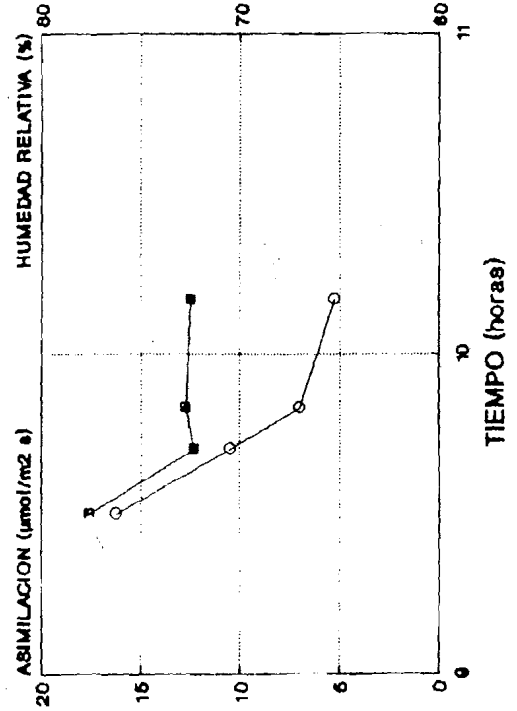
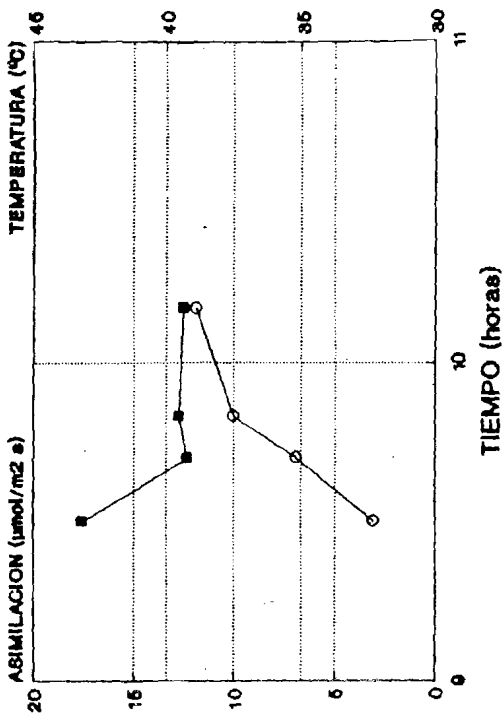
**Figura 50**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

9 DIAS DESPUES DEL CORTE, G/25 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)



**Figura 51**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**  
11 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/15 cm

a.- Temperatura  
b.- Humedad Relativa  
c.- Radiación fotosintéticamente  
activa

Parámetros amb. (—○—) Asimilación (—■—)

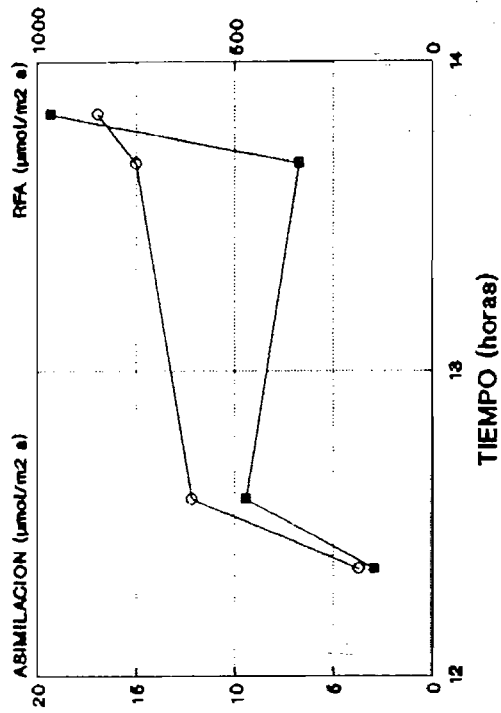
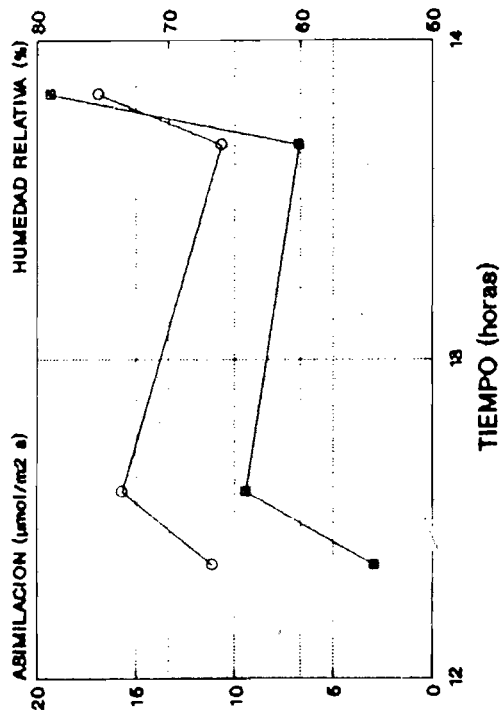
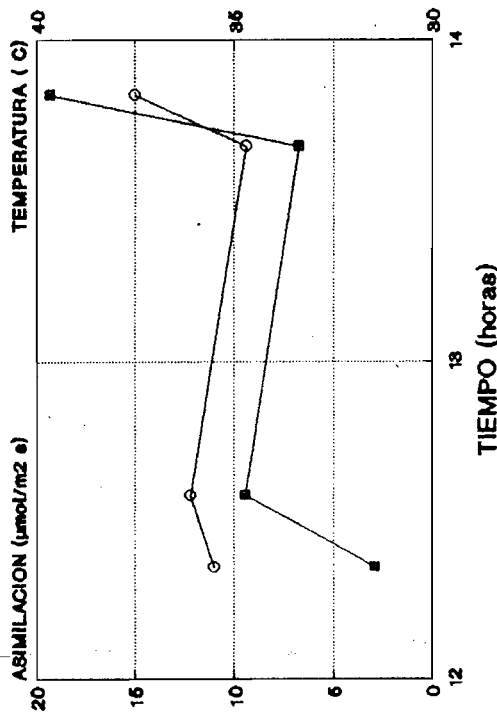
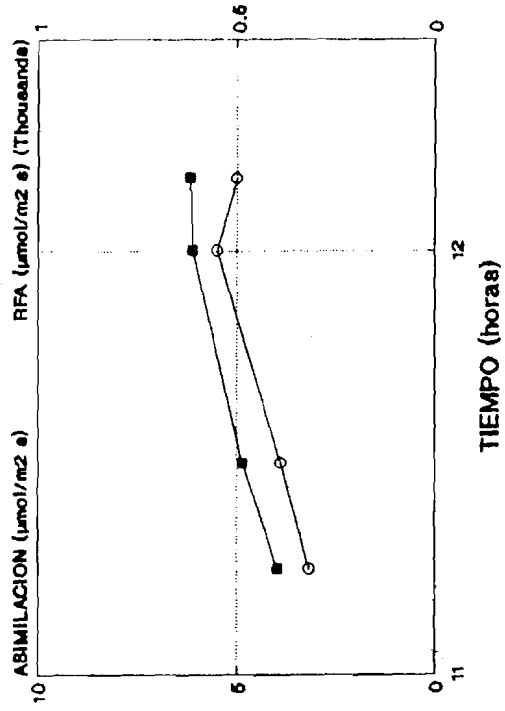
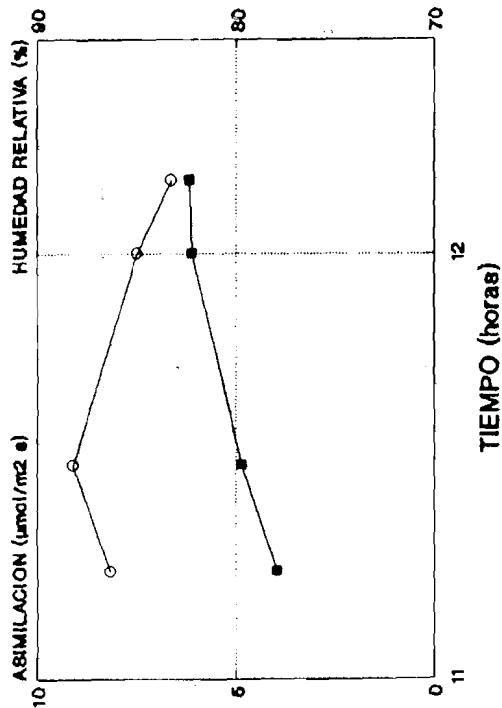
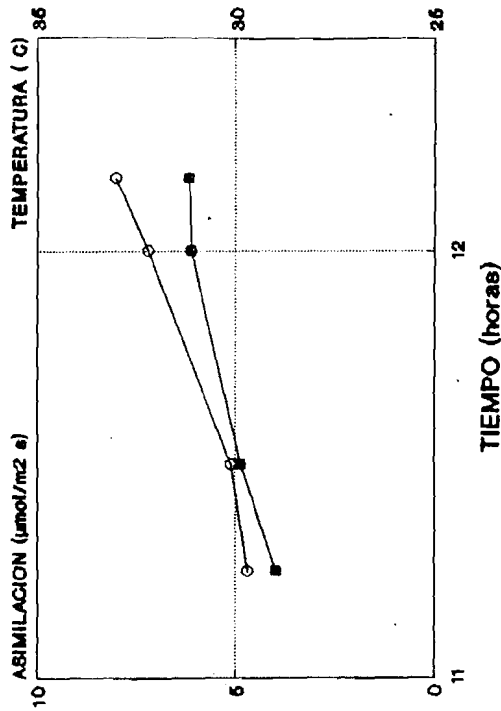


Figura 52

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**  
17 DIAS DESPUES DEL CORTE, O/15 cm

a.- Temperatura  
b.- Humedad Relativa  
c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)



diferencias entre los tratamientos de fertilización. Si se comparan puntos con iguales condiciones de RFA, temperatura y HR entre los distintos tratamientos para un mismo día (Ejemplo: 8 días después del corte, Fig. 55), los valores de asimilación son semejantes, incluso se observan mas diferencias dentro del mismo tratamiento (Tabla 10).

De manera general los cambios en la asimilación de  $\text{CO}_2$  siguen un patrón similar a las plantas del año 1989. Luego de 2 días después del corte las tasas asimilatorias son negativas con valores absolutos mayores a  $20 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; sin embargo cuando la radiación fué bastante alta y la temperatura por debajo de  $40^\circ\text{C}$ , la tasa asimilatoria fué positiva (Fig. 53, Tabla 10). A los tres días del corte la tasa asimilatoria sigue siendo negativa en la mayoría de las mediciones, pero los valores están mas cerca de la compensación ( $0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); también se presentan algunos valores positivos, cuando la RFA es superior a  $1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y la temperatura es menor o igual a  $40^\circ\text{C}$  (Fig. 54, Tabla 10).

Cuando han transcurrido 8 días del corte, las tasas asimilatorias son superiores a los  $20 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  cuando la RFA es mayor a  $1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 10), llegando a observarse valores de mas de  $40 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  cuando la RFA es superior a  $1500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 55).

A los 16 días las tasas asimilatorias disminuyen en relación a las observadas a los 8 días, con valores que oscilan entre 15 y  $20 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  cuando la RFA tiene valores entre 900 y  $1500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Figura 53

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

2 DIAS DESPUES DEL CORTE, T. TRAT. 90

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (○-) Asimilación (■-)

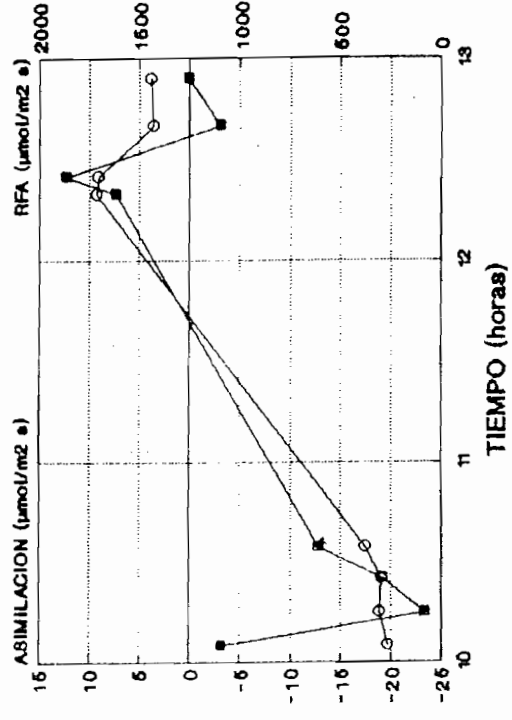
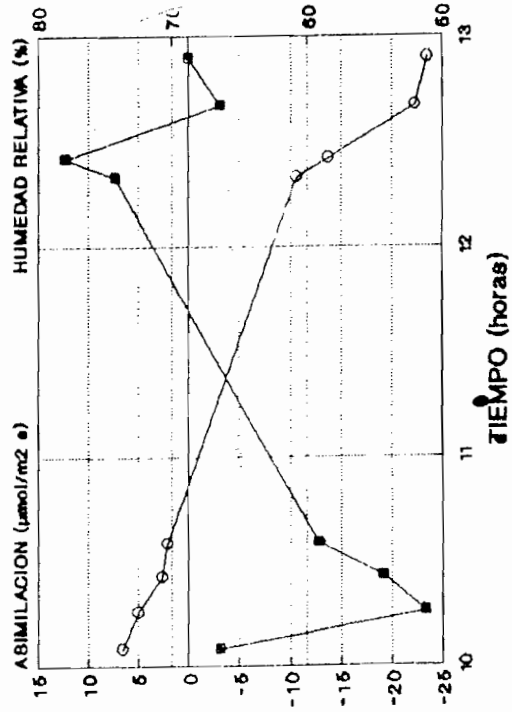
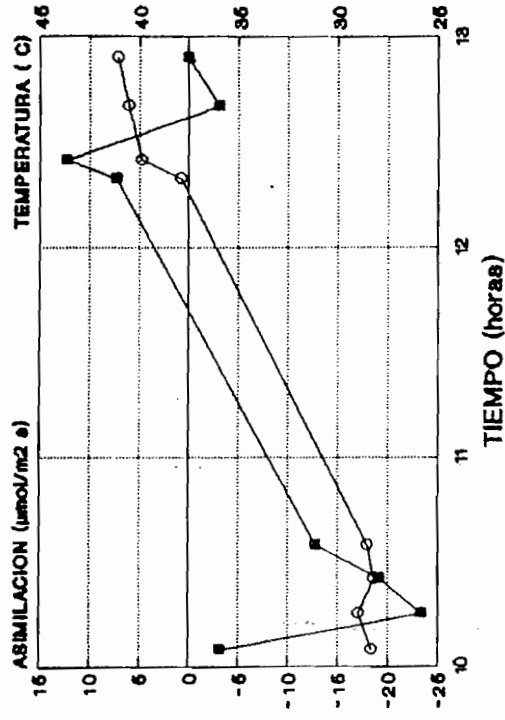


TABLA 10.- ASIMILACION DE CO2, SISTEMA CERRADO  
AÑO 1990, CORTE 17/10/90

FECHA	DDC	TRATAM	HORA	TEMP	HR	RAD	ASIMIL		
19/10/90	2	NPK2	10.08	28.30	73.67	265	-3.196		
			10.25	28.99	72.50	305	-23.385		
		SF	10.42	28.20	70.67	298	-19.183		
			10.58	28.52	70.33	378	-12.775		
		NPK	12.33	37.90	60.83	1713	7.227		
			12.42	39.87	58.50	1705	12.312		
		NIT	12.67	40.53	52.00	1428	-3.071		
			12.90	41.06	51.08	1439	0.000		
	20/10/90	3	NIT	8.75	29.98	66.67	585	-3.163	
				9.00	33.33	64.14	830	1.955	
9.17				35.76	58.83	848	-3.879		
			NPK	12.00	45.88	42.50	1727	-8.264	
				12.10	48.90	38.80	1315	-28.279	
				9.33	37.26	56.16	1065	8.152	
			NPK2	9.42	39.35	53.33	1135	5.606	
				12.25	45.58	36.83	427	-4.275	
				12.33	44.52	48.00	1348	2.553	
			SF	9.67	40.70	53.00	1073	17.437	
				9.78	41.77	50.67	1137	20.121	
				12.58	41.92	44.67	592	2.743	
			NPK	12.75	39.43	52.33	402	-1.843	
				10.00	41.30	40.00	1098	-3.769	
				10.15	41.42	48.30	1142	-6.781	
25/10/90			8	NPK	11.67	41.50	55.00	1510	-5.022
					11.82	43.41	48.00	1648	-7.487
					10.00	37.98	57.57	1053	26.442
		NIT		10.20	39.02	59.17	1248	29.697	
				13.67	36.88	61.50	643	14.368	
				13.82	36.70	61.80	387	3.108	
		SF		13.93	36.20	61.00	313	-2.595	
				10.58	39.78	57.17	1175	37.138	
				10.75	40.10	57.33	1263	33.111	
		NPK2		13.25	36.90	56.08	478	16.122	
				13.35	36.50	62.50	468	15.335	
				13.50	35.80	66.00	608	23.460	
	SF	10.92	40.54	55.43	1278	33.861			
		11.08	41.02	60.67	1267	44.452			
		12.75	38.61	66.17	1688	43.374			
	NPK	12.92	41.55	62.33	1692	43.673			
		13.08	40.23	58.50	475	21.221			
		14.20	36.25	64.80	665	17.317			
	NPK2	14.42	38.90	65.80	818	33.441			
		14.50	39.00	60.00	628	20.357			

## CONTINUACION TABLA 10

FECHA	DDC	TRATAM	HORA	TEMP	HR	RAD	ASIMIL			
02/11/90	16	NPK2	10.17	28.80	90.33	355	12.526			
			10.33	31.17	78.28	393	11.350			
			10.50	32.83	77.57	984	19.896			
			15.16	38.45	62.66	822	12.609			
			15.25	38.61	69.71	934	12.325			
		NPK	10.58	36.31	67.29	1031	18.122			
			10.75	36.94	75.14	1529	18.651			
			10.92	38.13	69.00	1216	18.579			
			14.92	40.07	58.83	779	13.242			
			15.00	39.73	60.43	803	13.817			
		NIT	11.00	38.97	63.85	336	4.944			
			11.15	39.11	70.57	979	14.424			
			11.26	41.17	67.67	1448	17.115			
			14.67	39.83	62.57	1093	14.257			
			14.78	40.39	66.29	1024	17.690			
SF	11.42	41.04	62.70	1504	15.015					
	11.50	41.50	65.00	1517	17.464					
	11.65	41.51	65.86	1599	17.628					
	14.35	35.53	71.00	997	15.283					
	14.48	37.04	65.00	990	19.554					
19/10/90	2	SUELO	10.84	30.43	70.83	665	-1.703			
			20/10/90	3	SUELO	10.30	41.17	41.33	1312	-5.804
			10.42			43.43	38.00	144	-5.474	

DDC: Días después del corte

TEMP: Temperatura °C

RAD: Radiación Fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ )

HR: Humedad Relativa (%)

ASIMIL: Asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ )

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 56, Tabla 10).

b.- Relación entre la Tasa Asimilatoria y la Temperatura

Los resultados señalan un comportamiento similar al observado en las plantas del año 1989. En los primeros días después del corte la tasa asimilatoria es muy susceptible a los aumentos en la temperatura, y cuando esta sobrepasa los  $40^{\circ}\text{C}$  las tasas de respiración aumentan bastante (Figs. 53 y 54).

A partir de los 8 días después del corte no se observaron temperaturas superiores a los  $41,5^{\circ}\text{C}$ , y las tasas asimilatorias correspondientes a estas temperaturas fueron altas, respondiendo a los cambios en la RFA (Figs. 55 y 56).

c.- Relación entre la Tasa Asimilatoria y la Humedad Relativa

Los valores de humedad relativa son superiores al 40% en todas las mediciones y no sobrepasan el 80%. Para muchas de las mediciones la HR aumenta y disminuye conforme aumenta y disminuye la tasa asimilatoria, de igual manera que lo observado en las mediciones del año 1989 (Figs. 53 a 56, Tabla 8).

d.- Mediciones sobre macollas cortadas al nivel del suelo

En la tabla 8 se observa que los valores de respiración son del orden de  $5 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  cuando la temperatura es superior a los  $40^{\circ}\text{C}$ ; mientras que al disminuir la temperatura ( $30,43^{\circ}\text{C}$ ) la respiración es menor ( $1,70 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

**Figura 54**

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

3 DIAS DESPUES DEL CORTE, F/NPK. 90

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

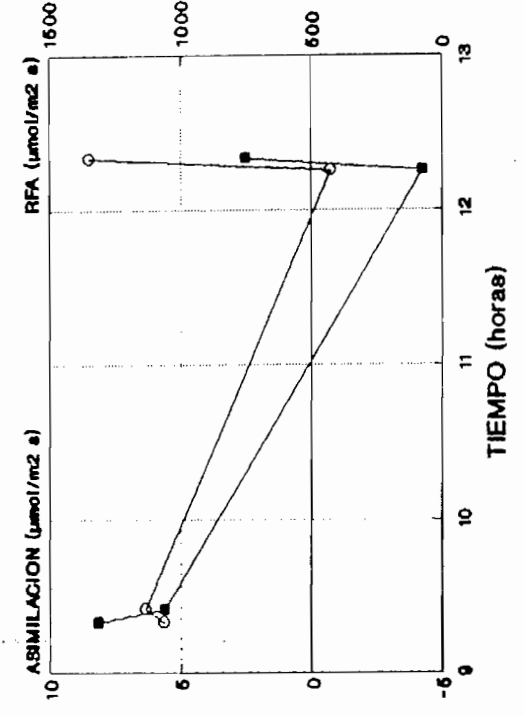
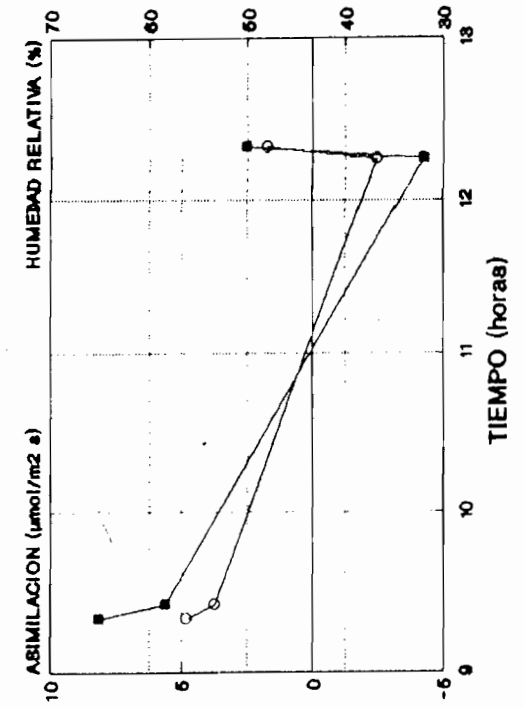
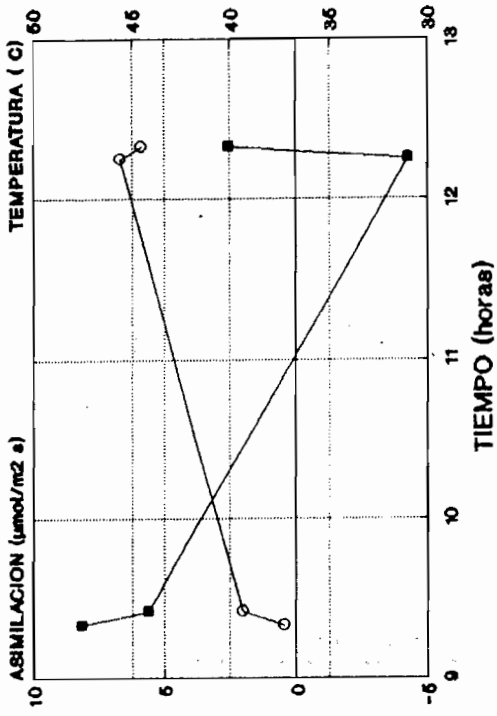


Figura 55

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**  
8 DIAS DESPUES DEL CORTE, SF. 90

a.- Temperatura  
b.- Humedad Relativa  
c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

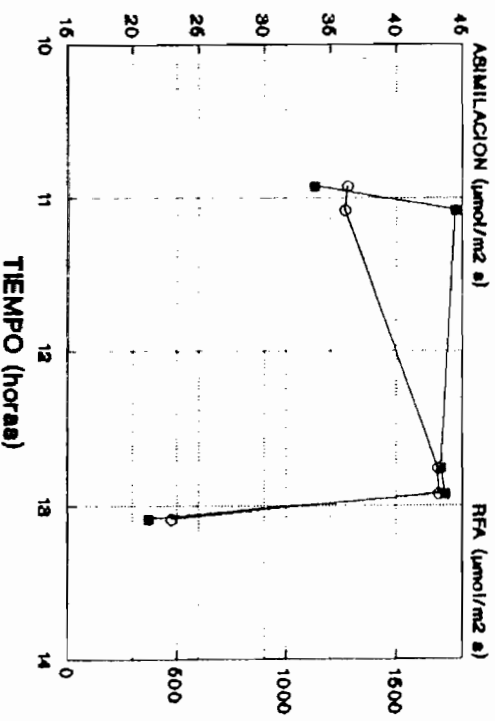
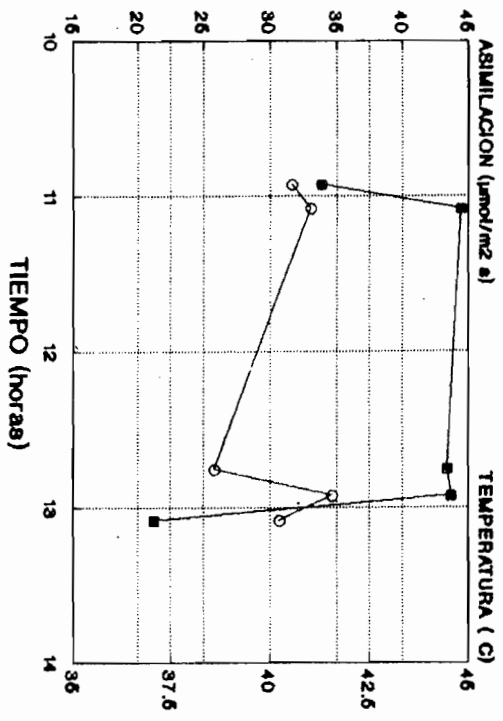
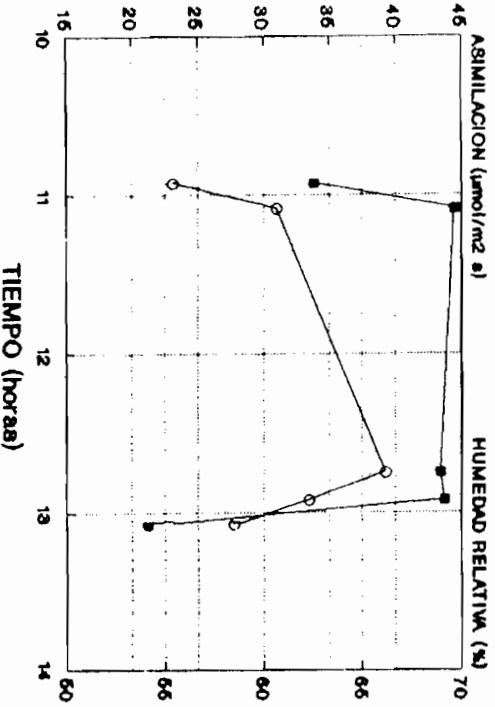


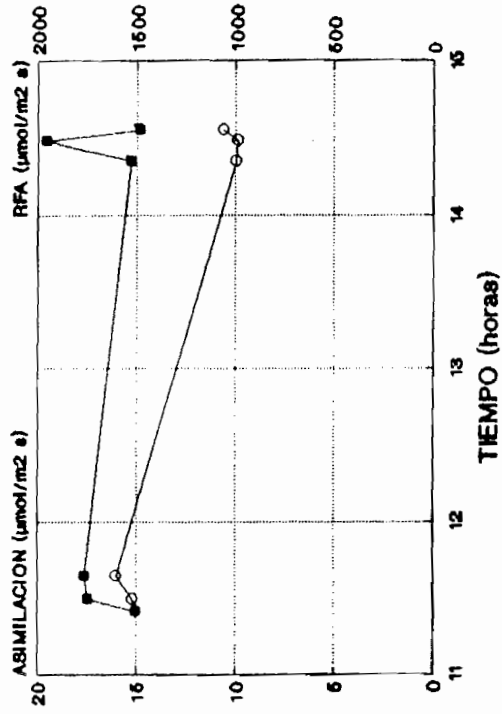
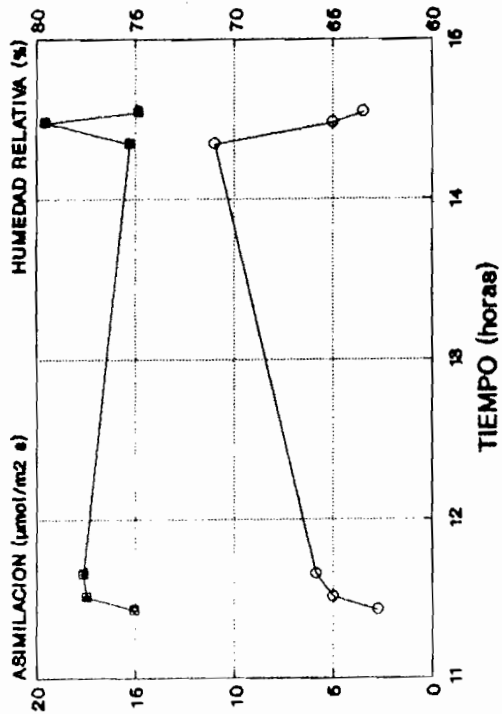
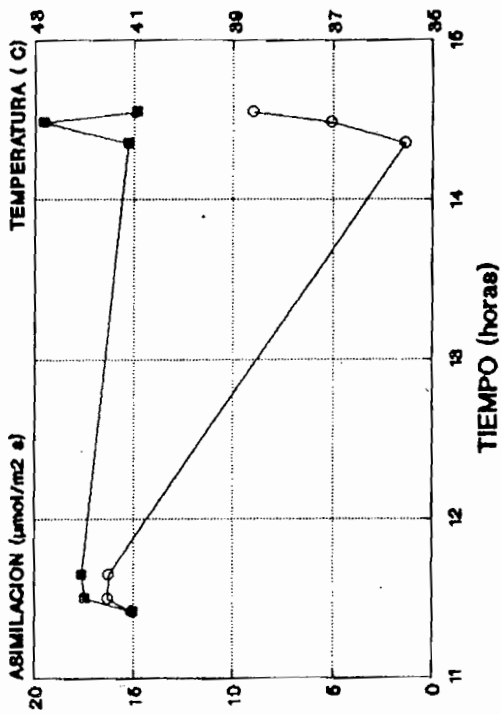
Figura 56

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA  
CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

16 DIAS DESPUES DEL CORTE, SF. 90

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (○) Asimilación (■)



## F.- DINAMICA FOLIAR Y ANALISIS DEL CRECIMIENTO

### 1.- Cambios en el área foliar después del corte

En la figura 57 se puede ver como aumenta el área foliar en las plantas cortadas a 25 cm de altura en el año 1989, a medida que transcurre el tiempo después del corte, obteniéndose un máximo de  $1,5 \text{ m}^2$  a los 14 días, también se observa una gran diferencia con las plantas cortadas a 15 cm de altura donde el área foliar no sobrepasa el  $\text{m}^2$  cuando han transcurrido 15 días.

Durante el año 1990 también se observa como el área foliar aumenta a medida que transcurre el tiempo después del corte (Fig. 58). En este caso la cantidad de área foliar al cabo de 15 días es mucho menor que el observado en el año 1989, y solo al cabo de 34 días conseguimos valores de  $1,5 \text{ m}^2$ . Es de hacer notar que no se observan diferencias entre los distintos tratamientos de fertilización.

### 2.- Medidas de crecimiento de la biomasa aérea

#### a.- Tasa de Crecimiento (R), año 1989.

En la tabla 11 se observa la tasa de crecimiento para los diferentes períodos de cosecha en los distintos tratamientos de corte. Los tratamientos de corte cada 15 días presentan mayores tasas que los tratamientos de corte cada 30 días, casi el doble; mientras que los tratamientos de corte cada 45 días presentan las menores tasas de crecimiento, las cuales difieren poco de las de corte cada 30 días.

Si se comparan tratamientos de altura de corte, vemos que las plantas de los tratamientos 15/15 y 45/15 presentan un ligero

Fig. 57. Aumento del área foliar en los primeros 17 días después del corte en plantas cortadas a 15 ( ) y 25 ( ) cm de altura, del año 1989.

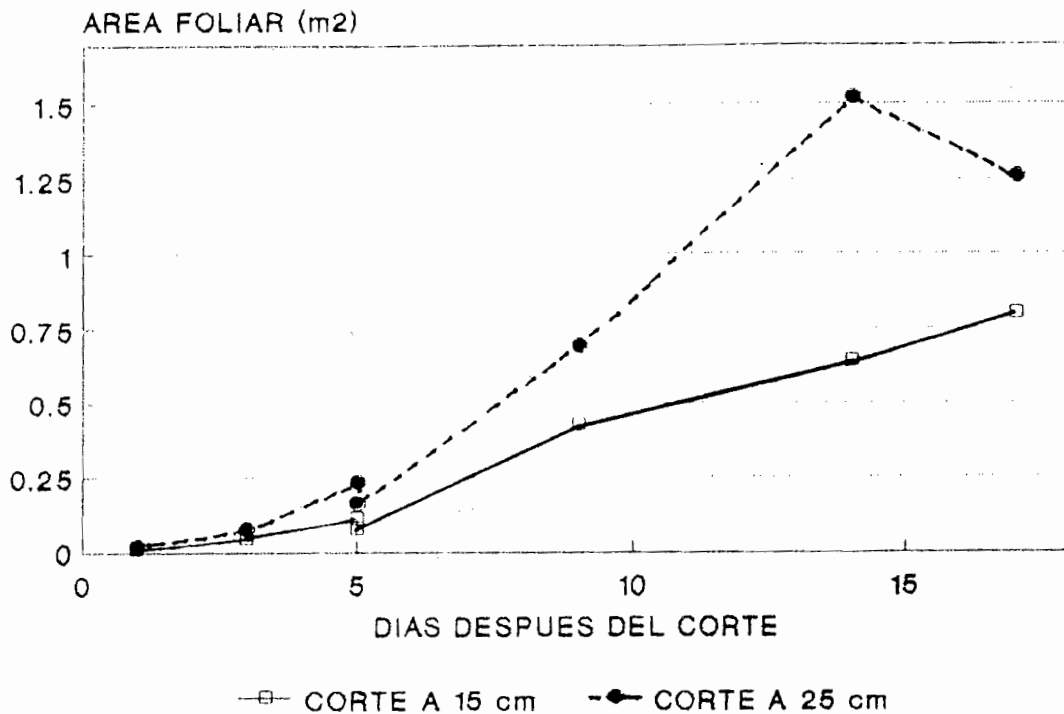


Fig. 58. Aumento del área foliar durante los 35 días siguientes al corte en los cuatro tratamientos de corte y fertilización del año 1990.

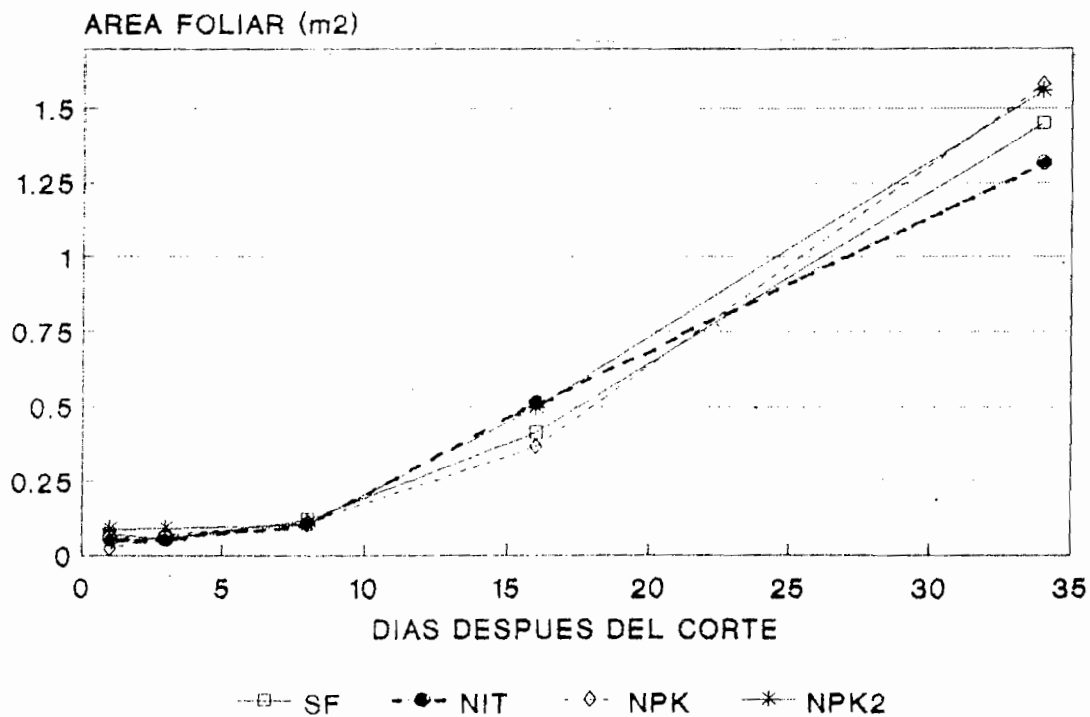


Tabla 11. Tasa de Crecimiento promedio(R)  
(g/planta d) de Panicum maximum para los diferentes  
períodos de crecimiento y diferentes tratamientos  
de altura y frecuencia de corte, durante el año 1989.

DIAS: Duración del período de crecimiento

BIO: Biomasa cosechada (g/planta)

FRECUENCIA: 15 DIAS

FECHA	DIAS	ALTURAS DE CORTE			
		15 cm		25 cm	
		BIO	R	BIO	R
11/05	16	36.20	0.2243	24.10	0.1989
07/06	27	615.70	0.2379	502.80	0.2304
22/06	15	85.50	0.2966	86.50	0.2973
06/07	14	68.40	0.3018	107.70	0.3342
25/07	19	55.12	0.2110	101.60	0.2432
10/08	16	43.50	0.2358	87.60	0.2795
27/08	17	52.48	0.2330	88.16	0.2635
15/09	19	30.58	0.1800	92.60	0.2383
04/10	19	56.86	0.2127	54.44	0.2104
20/10	16	35.86	0.2237	74.88	0.2697
07/11	18	51.14	0.2186	60.66	0.2281
29/11	22	113.97	0.2153	111.80	0.2144
22/12	23	56.01	0.1750	69.31	0.1843

FRECUENCIA: 30 DIAS

FECHA	DIAS	ALTURAS DE CORTE			
		15 cm		25 cm	
		BIO	R	BIO	R
22/06	58	1149.40	0.1215	1079.00	0.1204
25/07	33	159.12	0.1536	233.10	0.1652
27/08	33	109.52	0.1423	176.78	0.1568
04/10	38	105.00	0.1225	217.08	0.1416
07/11	34	171.82	0.1514	248.28	0.1622
22/12	45	156.89	0.1123	202.12	0.1180

FRECUENCIA: 45 DIAS

FECHA	DIAS	ALTURAS DE CORTE			
		15 cm		25 cm	
		BIO	R	BIO	R
07/06	43	726.40	0.1532	607.80	0.1491
25/07	48	841.90	0.1403	501.00	0.1295
15/09	52	228.40	0.1044	347.76	0.1125
07/11	53	360.40	0.1111	551.88	0.1191

PLANTAS CONTROL, NO CORTADAS

FECHA	DIAS	BIO	R
04/10	162	2250.00	0.0476
10/01	260	4258.00	0.0321

aumento en la tasa de crecimiento en comparación con los tratamientos 15/25 y 45/25; mientras que el tratamiento 30/25 tiene un ligero mayor aumento en la tasa de crecimiento en relación a las cortadas a 15 cm.

Las plantas control presentan tasa de crecimiento bastante más bajas que los tratamientos de corte, aproximadamente 6 veces menor que el los tratamientos de corte cada 15 días.

b.- Dinamica de R y TCR, año 1989.

En la tabla 12 y figura 59 se observa como la tasa de crecimiento va disminuyendo a medida que la frecuencia de corte se hace menor, también la tasa de crecimiento relativo disminuye cuando disminuye la frecuencia de corte pero de una manera más rápida de valores cercanos a  $5 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  cuando la frecuencia es de 15 días, a valores alrededor de  $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  cuando han transcurrido 30 días y  $0,30 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  a los 45 días. En la figura 59 se ve como la disminución de R muestra un comportamiento de función logarítmica negativa.

Si consideramos la tasa de crecimiento de las plantas cortadas cada 30 días, para el período entre 17 y 35 días vemos que los valores de R son bastante mas bajos que si se considera el período de 0 a 17 días. Igual observación es válida para los tratamientos de corte cada 45 días y para las plantas control en los períodos no siguientes inmediatamente al corte. En relación a la TCR durante estos mismos períodos de crecimiento también se observa disminución en relación a los valores obtenidos por el mismo tratamientos en el período de crecimiento

TABLA 12. DINAMICA DESPUES DEL CORTE DE LA TASA DE CRECIMIENTO (R) Y LA TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO (TCR). AÑO 1989.

TRATAM	PER TIEM	PER	B(1)	B(2)	R	TCR
15/15	0 - 17	17	0.00	53.23	0.2338	4.3923
15/25	0 - 17	17	0.00	78.03	0.2563	3.2846
30/15	0 - 35	35	0.00	131.50	0.1394	1.0601
30/25	0 - 35	35	0.00	239.25	0.1565	0.6541
45/15	0 - 48	48	0.00	390.10	0.1243	0.3186
45/25	0 - 48	48	0.00	415.22	0.1256	0.3025
CONTROL	0 - 162	162	0.00	2250.00	0.0476	0.0212
CONTROL	0 - 260	260	0.00	4258.00	0.0321	0.0075
30/15	17 - 35	18	53.23	131.50	0.0502	0.6419
30/25	17 - 35	18	78.03	239.25	0.0622	0.3861
45/15	17 - 48	31	53.23	390.10	0.0643	0.1907
45/25	17 - 48	31	78.03	415.22	0.0539	0.1599
45/15	35 - 48	13	131.50	390.10	0.0836	0.3235
45/25	35 - 48	13	239.25	415.22	0.0424	0.2410
CONTROL	48 - 162	114	390.10	2250.00	0.0154	0.0083
CONTROL	48 - 162	114	415.22	2250.00	0.0148	0.0081
CONTROL	162 - 260	98	2250.00	4258.00	0.0065	0.0032

Leyenda:

TRATAM: Tratamientos de frecuencia/altura de corte

PER TIEM: Período de tiempo del crecimiento

PERIO: Duración en días del período

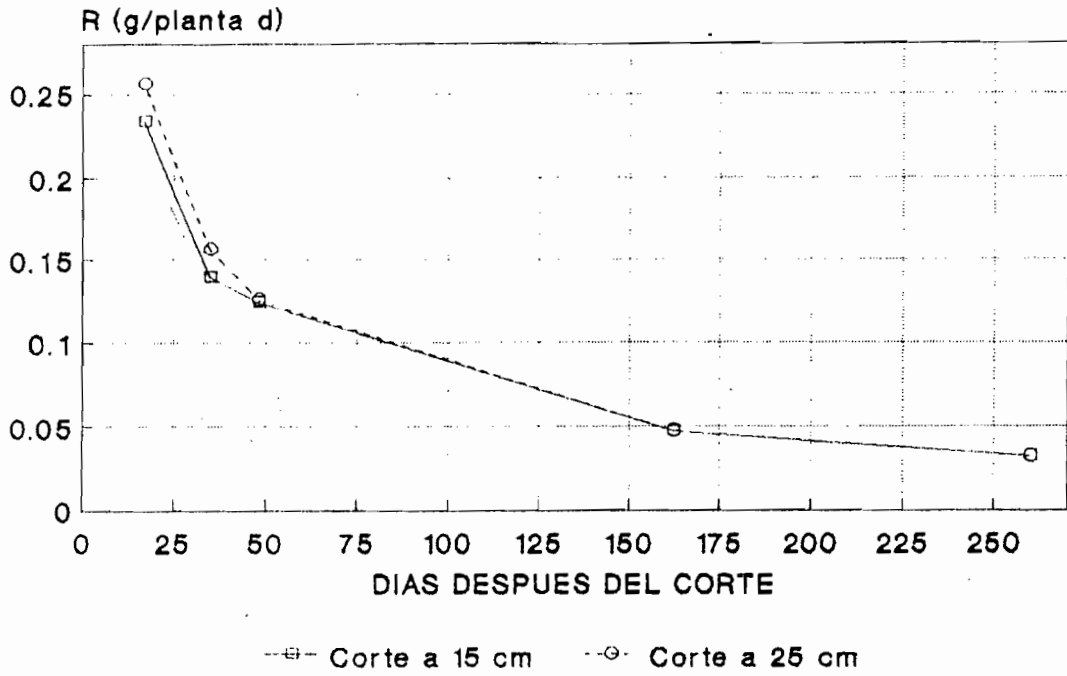
B(1): Biomasa inicial (g/planta)

B(2): Biomasa final (g/planta)

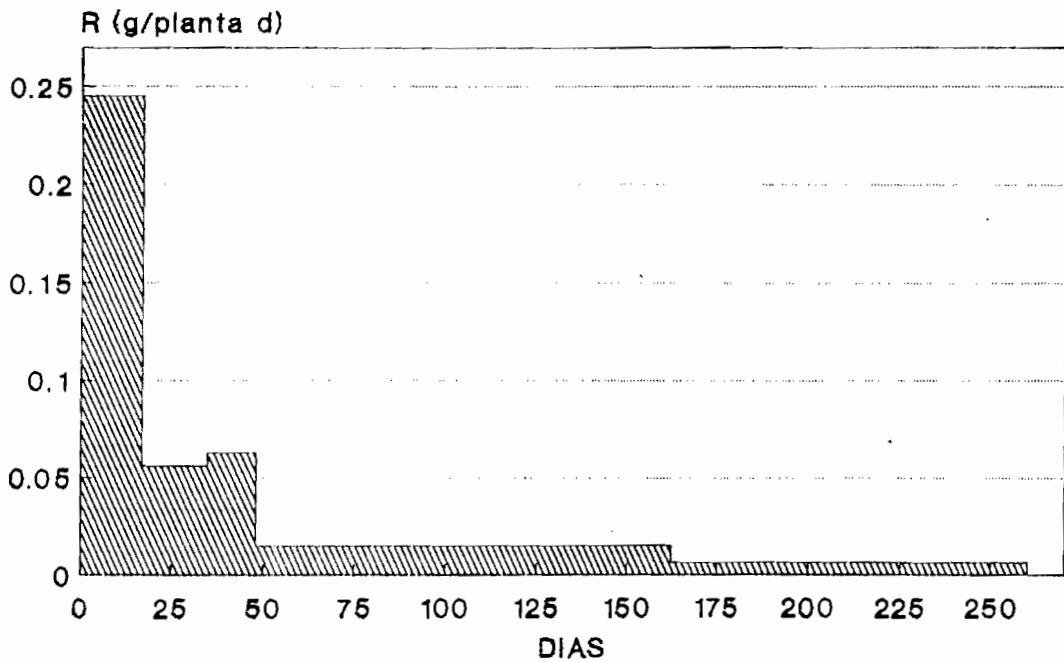
R: Tasa de crecimiento (g/d planta)

TCR: Tasa de Crecimiento Relativo (mg/g d)

**Fig. 59. Dinámica de la Tasa de Crecimiento (R) a partir del corte, año 1989.**



**Fig. 60. Variación de la Tasa de Crecimiento (R) para diferentes períodos de crecimiento presentados después del corte. Cada barra simboliza un período de crecimiento.**



inmediatamente después del corte.

En la figura 60 se observa de manera mas clara los valores de la tasa de crecimiento en cada período de crecimiento, además se puede ver que la caída de R se asemeja a una función exponencial negativa, con una gran caída de los valores a partir del primer período, desde  $0,24 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$  entre 0 y 17 días, a  $0,05 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$  entre 17 y 35 días, es decir una disminución en un factor de 5 para este segundo período y en un factor de 15 para el tercer período, y bastante mayor para el período entre 160 y 260 días.

c.- Tasa de Crecimiento (R), año 1990.

Durante el período de homogenización, es decir antes de realizarse la primera fertilización, se observa que existen pocas diferencias en la primera fecha de medición (Tabla 13), y para la tercera fecha, fin del período de homogenización, las tasas de crecimiento estan igualadas. También se observa un pequeño aumento de R durante este período, aunque la biomasa cosechada disminuye, debido a la disminución del período de corte de 35 a 28-29 días.

Si observamos la tasa de crecimiento luego de realizada la fertilización, vemos de manera general que R disminuye hacia los dos últimos períodos de crecimiento (Tabla 13). El tratamiento sin fertilizante presenta una R menor en los cuatro primeros períodos de crecimiento, en relación a los demás tratamientos con corte; también se observa que los tratamientos fertilizados con N, P y K, tienen tasas un poco más elevadas que el

Tabla 13.- Tasa de Crecimiento promedio (R) (g/planta d) de Panicum maximum para los diferentes períodos de crecimiento y diferentes tratamientos de altura y frecuencia de corte (a)(período de homogeneización), y tratamientos de fertilización (b), durante el año 1990  
 DIAS: Duración del período de crecimiento  
 BIO: Biomasa cosechada (g/planta)

a.- Tratamientos de altura y frecuencia de corte

FECHA	DIAS	15/15		15/25		30/15	
		BIO	R	BIO	R	BIO	R
05/04/90	35	117.00	0.1361	137.70	0.1407	118.10	0.1363
03/05/90	28	161.10	0.1815	161.10	0.1815	200.60	0.1893
01/06/90	29	123.30	0.1660	123.30	0.1660	123.30	0.1660

FECHA	DIAS	30/25		45/15		45/25	
		BIO	R	BIO	R	BIO	R
05/04/90	35	251.20	0.1579	113.40	0.1352	238.40	0.1564
03/05/90	28	200.60	0.1893	159.00	0.1810	159.00	0.1810
01/06/90	29	123.30	0.1660	123.30	0.1660	123.30	0.1660

b.- Tratamientos de fertilización

FECHA	DIAS	SF		NIT	
		BIO	R	BIO	R
05/07/90	34	194.33	0.1550	248.50	0.1622
13/08/90	39	153.00	0.1290	498.90	0.1593
13/09/90	31	115.00	0.1531	215.30	0.1733
17/10/90	34	175.60	0.1520	304.80	0.1682
20/11/90	34	112.60	0.1389	94.40	0.1338
19/12/90	63	333.10	0.0922	248.30	0.0875

FECHA	DIAS	NPK2		NPK	
		BIO	R	BIO	R
05/07/90	34	476.20	0.1813	530.10	0.1845
13/08/90	39	534.20	0.1610	585.30	0.1634
13/09/90	31	222.30	0.1743	283.10	0.1821
17/10/90	34	405.40	0.1766	275.60	0.1653
20/11/90	34	134.00	0.1441	127.20	0.1425
19/12/90	63	324.00	0.0918	438.40	0.0966

FECHA	DIAS	C SF		C NIT		C NPK2	
		BIO	R	BIO	R	BIO	R
05/07/90	126	829.60	0.0533	1424.60	0.0576	1832.60	0.0596
17/10/90	230	2715.40	0.0344	3472.70	0.0354	4415.80	0.0365
19/12/90	293	3610.10	0.0280	4472.30	0.0287	5722.50	0.0295

tratamiento con nitrógeno. Las plantas control presentan tasa de crecimiento bastante mas bajas que las observadas en los tratamientos de corte, y estas van disminuyendo a medida que aumenta el tiempo de experimentación.

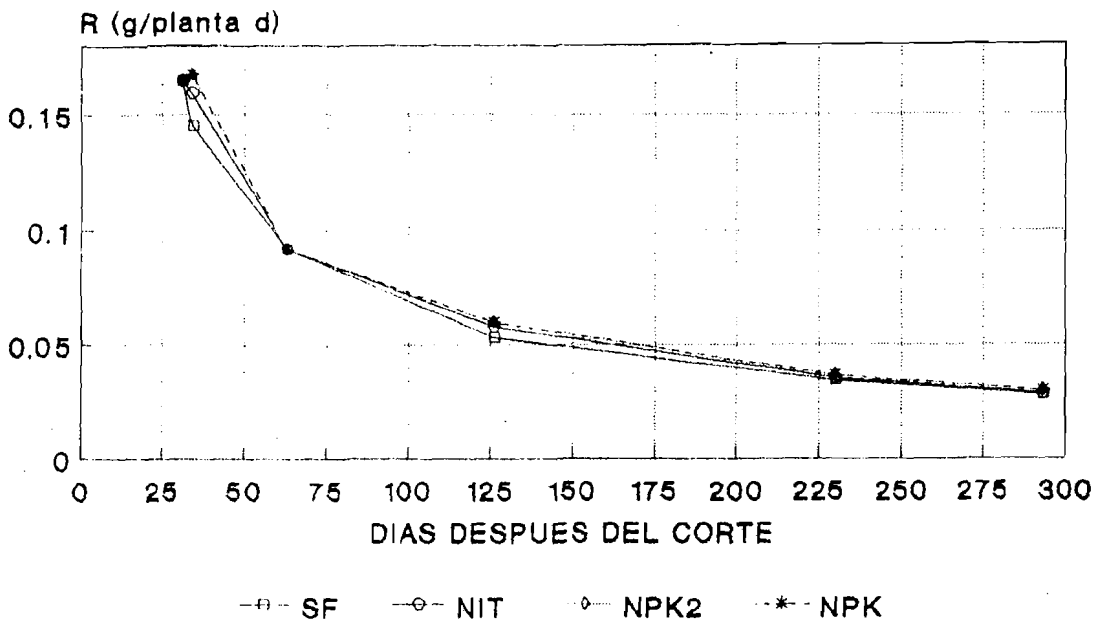
d.- Dinamica de R y TCR, año 1990

En la tabla 14 y figura 61 se observa como disminuye R al disminuir la frecuencia de corte, de igual forma que se observó en el año 1989. También se puede apreciar que los valores de R al cabo de 34 días son similares a los encontrados en el año 1989 al cabo de 35 días. Solamente a los 34 días se observan diferencias entre los tratamientos de fertilización; pero son muy pequeñas, con una mayor tasa en el tratamiento SF. No se observan diferencias entre los tratamientos de fertilización (corte y control) a lo largo de la experiencia (Fig. 61).

Se observa que la TCR es mayor en el tratamiento sin fertilizante, seguido del tratamiento con nitrógeno y menor en los tratamientos con N, P y K. En relación a estos últimos el tratamiento SF tiene una TCR de casi el doble. También se observa que la TCR disminuye considerablemente cuando disminuye la frecuencia de corte.

Cuando consideramos los períodos de crecimiento no inmediatos al corte (Tabla 14 y Fig. 62) tomando como ejemplo el período entre 34 y 63 días, encontramos que R tiene un valor de  $0,0356 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$  frente a  $0,0920 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , si se toma todo el período de 0 a 63 días; mientras que R en el período entre 0 y 34 días tiene un valor de  $0,1676 \text{ g planta}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . Igual

**Fig. 61. Dinámica de la Tasa de Crecimiento (R) a partir del corte, año 1990.**



Los últimos tres puntos corresponden a las plantas testigo con igual tratamiento de fertilización

**Fig. 62. Variación de la Tasa de Crecimiento (R) para diferentes períodos de crecimiento presentados después del corte. Cada barra simboliza un período de crecimiento, año 90.**

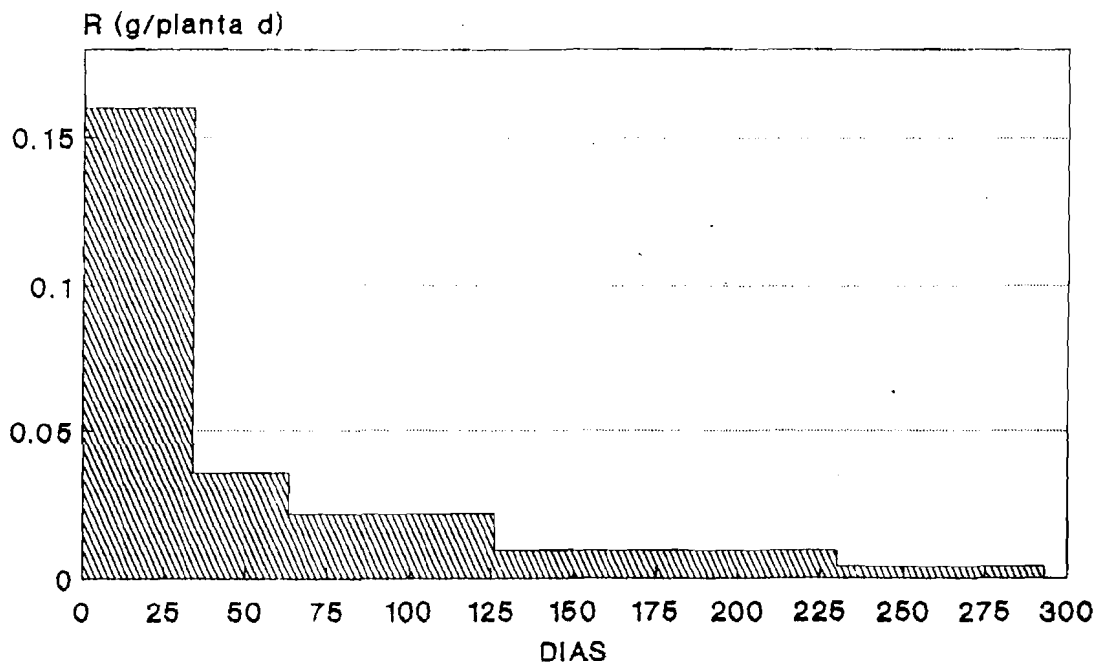


TABLA 14. DINAMICA DESPUES DEL CORTE DE LA TASA DE CRECIMIENTO (R) Y LA TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO (TCR). AÑO 1990.

TRATAM	PER TIEM	PER	B(1)	B(2)	R	TCR
ANTERIOR	0 - 31	31	0.00	165.47	0.1648	0.9959
SF	0 - 34	34	0.00	141.23	0.1456	1.0309
NIT	0 - 34	34	0.00	225.79	0.1594	0.7060
NPK2	0 - 34	34	0.00	297.38	0.1675	0.5633
NPK	0 - 34	34	0.00	298.39	0.1676	0.5617
TODOS	0 - 63	63	0.00	328.98	0.0920	0.2797
TODOS	34 - 63	29	117.05	328.98	0.0356	0.1681
TOD/C SF	63 - 126	63	328.98	829.60	0.0147	0.0293
TOD/C NIT	63 - 126	63	328.98	1424.60	0.0233	0.0212
TOD/CNPK2	63 - 126	63	328.98	1823.60	0.0272	0.0182
C SF	0 - 126	126	0.00	829.60	0.0533	0.0643
C SF	0 - 230	230	0.00	2715.40	0.0344	0.0127
C SF	0 - 293	293	0.00	3610.10	0.0280	0.0077
C SF	126 - 230	104	829.60	2715.40	0.0114	0.0060
C SF	230 - 293	63	2715.40	3610.10	0.0045	0.0051
C NIT	0 - 126	126	0.00	1424.60	0.0576	0.0405
C NIT	0 - 230	230	0.00	3472.70	0.0354	0.0102
C NIT	0 - 293	293	0.00	4472.30	0.0287	0.0064
C NIT	126 - 230	104	1424.60	3472.70	0.0086	0.0042
C NIT	230 - 293	63	3472.70	4472.30	0.0040	0.0040
C NPK2	0 - 126	126	0.00	1823.60	0.0596	0.0327
C NPK2	0 - 230	230	0.00	4415.80	0.0365	0.0083
C NPK2	0 - 293	293	0.00	5722.80	0.0295	0.0052
C NPK2	126 - 230	104	1823.60	4415.80	0.0085	0.0033
C NPK2	230 - 293	63	4415.80	5722.80	0.0041	0.0031

**Leyenda:**

**TRATAM:** Tratamientos de Fertilización (Corte y Testigos)

**PER TIEM:** Período de tiempo del crecimiento

**PERI:** Duración en días del período

**B(1):** Biomasa inicial (g/planta)

**B(2):** Biomasa final (g/planta)

**R:** Tasa de crecimiento (g/d planta)

**TCR:** Tasa de Crecimiento Relativo (mg/g d)

**TOD, TODOS:** Todos los tratamientos de corte

**C:** Indica tratamiento control

observación se encuentra para las plantas control donde los últimos periodos de crecimiento presentan una R, y una TCR muy bajas. Al igual que en la figura 60, la tasa de crecimiento para los diferentes periodos muestra una curva con una caída de función exponencial negativa, con una diferencia entre el primer y segundo periodo de crecimiento de alrededor de 80%.

### 3.- Dinámica del crecimiento de vástagos y hojas

En la tabla 15a se presentan los resultados de un conteo de vástagos y su clasificación en vivos o muertos para una población de 30 macollas por tratamiento (10 por parcela). En esta tabla se observa en primer lugar que existe una gran variabilidad en el número de vástagos totales en cada macolla, debido a las diferencias en el tamaño de la planta; razón por la cual se calculó el porcentaje de vástagos vivos y muertos por cada muestra de 10 plantas. El porcentaje de vástagos realmente vivos en cada macolla es de 66 %, es decir que un alto porcentaje de los vástagos en cada planta están muertos.

Por otro lado se calculó el área de la macolla, con lo cual se realizó una regresión entre el número de vástagos vivos y el área de la macolla, cuyo resultado se presenta en la tabla 15a; se puede ver que el valor del coeficiente de determinación no es muy bueno, sin embargo es aceptable.

Los resultados del seguimiento del crecimiento de vástagos en los días siguientes al corte, son presentados en la tabla 15b. Se observa en primer lugar que después de 1 día del corte la altura de la planta no es uniforme en todos los tratamientos,

TABLA 15a. NUMERO DE VASTAGOS PROMEDIO EN CADA PARCELA Y LA PROPORCION DE VIVOS Y MUERTOS. REGRESION ENTRE EL AREA DE LA MACOLLA Y EL NUMERO DE VASTAGOS. FECHA 20/11/90, 34 DIAS DESPUES DEL CORTE.

PARCELA	TOTAL	VIVOS	MUERTOS	VIVO %	MUERT %	DIAM cm	AREA cm2
SF(1)	139	108	31	77.70	22.30	32.50	829.58
SF(2)	197	119	88	60.41	44.67	66.50	3473.23
SF(3)	85	55	30	64.71	35.29	49.30	1908.90
NIT(1)	224	154	70	68.75	31.25	54.40	2324.28
NIT(2)	143	104	39	72.73	27.27	56.77	2531.21
NIT(3)	177	113	64	63.84	36.16	64.00	3216.99
NPK(1)	176	124	52	70.45	29.55	55.40	2410.51
NPK(2)	157	108	49	68.79	31.21	56.10	2471.81
NPK(3)	251	164	87	65.34	34.66	54.00	2290.22
NPK2(1)	406	251	155	61.82	38.18	86.00	5808.80
NPK2(2)	242	150	92	61.98	38.02	45.00	1590.43
NPK2(3)	188	104	84	55.32	44.68	59.70	2799.23

% PROMEDIO DE VASTAGOS-----> 65.99 / 34.44

REGRESION  $y = a + b * x$

x = area macolla            a = 61.23319    error est. y = 37.72218  
y = Nro. vastagos            b = 0.025878    error b = 0.009336  
vivos                            r2 = 0.434456

TABLA 15b. DINAMICA DEL CRECIMIENTO DE VASTAGOS DESPUES DEL CORTE EN TRATAMIENTOS DE FERTILIZACION DEL AÑO 1990.

LEYENDA:

DDC: Días despues del corte

A: Número de hojas por vástago

B: Altura de los vástagos

C: Número de inflorescencias por cada 10 vástagos

D: Diámetro de la macolla

E: Vástagos vivos por cm<sup>2</sup>

F: Total de hojas por macolla

FECHA	DDC	TRATAM	A	B	C	D	E	F
18/10/90	1	SF	1	25.50	0	49.15	110.33	110
	1	NIT	1	33.90	0	57.30	127.96	128
	1	NPK	1	33.50	0	54.63	121.89	122
	1	NPK2	1			60.21	134.91	135
20/10/90	3	SF	2	25.70	0	49.15	110.33	221
	3	NIT	1	34.15	0	57.30	127.96	128
	3	NPK	2	33.55	0	54.63	121.89	244
	3	NPK2	1	31.50	0	60.21	134.91	135
02/11/90	16	SF	5	38.66	2	49.15	110.33	552
	16	NIT	3	32.22	0	57.30	127.96	384
	16	NPK	4	37.60	1	54.63	121.89	488
	16	NPK2	3	44.45	3	60.21	134.91	405
20/11/90	34	SF	7	50.39	8	49.15	110.33	772
	34	NIT	6	36.42	2	57.30	127.96	768
	34	NPK	6	58.39	4	54.63	121.89	731
	34	NPK2	4	75.53	8	60.21	134.91	540

sino que en algunos sobrepasa los 30 cm. El diámetro de macolla utilizado es el promedio encontrado para cada tratamiento, utilizando los datos de la tabla anterior.

Utilizando la regresión obtenida en la tabla anterior, y el número de hojas por vástagos, se obtuvo el número total de hojas que hay en cada tratamiento en los días siguientes al corte.

La primera observación es que el número de hojas por vástagos no es mayor a 2 en los primeros 3 días siguientes al corte; pero al cabo de 16 días se tienen entre 3 y 5 hojas por vástago, hasta alcanzar un número de 6 a 7 hojas a los 34 días, lo cual nos da una producción de una hoja cada 6 días; sin embargo, si consideramos los primeros 16 días, la hoja se produce en menos tiempo, es decir que a medida que transcurre el tiempo, la producción de hojas disminuye, esto también es válido si consideramos la producción de hojas por macolla la cual disminuye a medida que transcurre el tiempo después del corte. Por otro lado las inflorescencias empiezan a aparecer a partir de los 16 días, en una proporción de menos de 2 inflorescencias por cada 10 vástagos, al cabo de 34 días la proporción es de 6 inflorescencias por cada 10 vástagos.

#### 4.- Análisis del Crecimiento después del corte

##### a.- Area Foliar Específica (AFE)

En la tabla 16 observamos en primer lugar que no hay mucha diferencia entre los diferentes valores de AFE calculados para las diferentes fechas de medición del año 1989, tanto en las plantas cortadas a 15 cm como las cortadas a 25 cm; solo hay un

mayor aumento en las mediciones correspondientes a los 5 días después del corte para las dos alturas de corte. El promedio de estos valores de AFE son similares en los dos tratamientos de altura de corte ( $0,0176 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$  hoja).

En los tratamientos del año 1990 (Tabla 17) encontramos en primer término que los valores de AFE son en general un poco mayores que los observados para el año 89, en segundo término observamos también que existen mayores diferencias entre las distintas mediciones realizadas, siendo mucho menor el valor en la primera fecha en todos los cuatro tratamientos; mientras que el máximo valor de AFE se encuentra a los 16 días del corte en todos los tratamientos. Si observamos el promedio de todas las mediciones vemos que es igual para los tratamientos SF, NIT, y NPK ( $0,021 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$  hoja), mientras que es un poco superior en el tratamiento NPK2 ( $0,023 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$  hoja).

#### b.- Tasas de Asimilación Neta y por unidad de peso (TAN y F)

Para el año 1989 (Tabla 16) la TAN durante el período de crecimiento de 0 a 17 días, es similar entre los dos tratamientos de altura de corte (alrededor de  $35 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), mientras que F es un poco mayor en el tratamiento de corte a 25 cm de altura,  $8 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  sobre el tratamiento a 15 cm.

En relación a la TAN para los tratamientos del año 1990 (Tabla 17) vemos que en general para los cuatro tratamientos de fertilización, se presenta el mismo patrón: en el período de crecimiento de 0 a 16 días los valores son un poco menores en relación al período entre 0 y 34 días donde se presentan los

TABLA 17. ANALISIS DEL CRECIMIENTO EN LOS PRIMEROS 34 DIAS DESPUES DEL CORTE DEL AÑO 1990.

TRATAMIENTO SF

FECHA	D D C	AREA	PESO F	AFE	B
18/10/90	1	0.0690	3.96	0.017	-
20/10/90	3	0.0542	2.61	0.021	-
25/10/90	8	0.1159	5.72	0.020	-
02/11/90	16	0.4130	15.71	0.026	20.18
20/11/90	34	1.4498	68.64	0.021	141.23
AFE promedio				0.021	
TAN (0 - 16)				25.43	
TAN (0 - 34)				27.45	
TAN (16 - 34)				8.15	
F (0 - 16)				73.86	
F (0 - 34)				53.04	
F (16 - 34)				132.71	

TRATAMIENTO NIT

FECHA	D D C	AREA	PESO F	AFE	B
18/10/90	1	0.0514	4.15	0.012	-
20/10/90	3	0.0536	2.58	0.021	-
25/10/90	8	0.1028	5.27	0.020	-
02/11/90	16	0.5134	17.38	0.030	39.43
20/11/90	34	1.3192	62.41	0.021	225.79
AFE promedio				0.021	
TAN (0 - 16)				41.01	
TAN (0 - 34)				47.76	
TAN (16 - 34)				12.13	
F (0 - 16)				56.00	
F (0 - 34)				33.38	
F (16 - 34)				79.95	

CONTINUACION TABLA 17

TRATAMIENTO NPK

FECHA	D D C	AREA	PESO F	AFE	B
18/10/90	1	0.0222	2.69	0.008	-
20/10/90	3	0.0660	3.5	0.019	-
25/10/90	8	0.1067	4.86	0.022	-
02/11/90	16	0.3665	11.13	0.033	24.96
20/11/90	34	1.5823	74.96	0.021	298.39
AFE promedio ----->				0.021	
TAN (0 - 16)----->				34.93	
TAN (0 - 34)----->				53.63	
TAN (16 - 34)----->				18.27	
F (0 - 16)----->				57.56	
F (0 - 34)----->				31.25	
F (16 - 34)----->				75.43	

TRATAMIENTO NPK2

FECHA	D D C	AREA	PESO F	AFE	B
18/10/90	1	0.0881	3.66	0.024	-
20/10/90	3	0.0892	4.74	0.019	-
25/10/90	8	0.1031	5.26	0.020	-
02/11/90	16	0.4959	16.35	0.030	28.32
20/11/90	34	1.5615	73.97	0.021	297.38
AFE promedio ----->				0.023	
TAN (0 - 16)----->				30.37	
TAN (0 - 34)----->				54.09	
TAN (16 - 34)----->				16.09	
F (0 - 16)----->				68.81	
F (0 - 34)----->				30.97	
F (16 - 34)----->				81.19	

La nomenclatura utilizada es igual a la descrita para el año 1989.

máximos valores, mientras que en el período de 16 a 34 días la TAN es bastante mas baja que en los anteriores períodos.

Al observar cada tratamiento por separado encontramos que durante el período entre 0 a 16 días, la TAN es mas baja en el tratamiento SF y mayor en el tratamiento NIT, mientras que los tratamientos con NPK tienen valores intermedios y similares entre si. En el período de 0 a 34 días vemos que los tratamientos fertilizados con NPK observan valores de TAN mucho mas altos que el período anterior, mientras que el tratamiento con NIT es un poco menor y el tratamiento SF muestra valores de casi un 50% menos que el valor máximo. En el período de crecimiento entre 16 y 34 días la TAN muestra una reducción en todos los tratamientos entre el 70 y 75% del valor observado en el período anteriormente descrito.

Es importante señalar que la TAN del período entre 0 y 16 días de los tratamientos del año 1990, son similares a los obtenidos en el año 1989 durante el período de crecimiento similar (0 - 17 días).

En relación a F durante el período de 0 a 16 días (Tabla 17) los valores oscilan entre 56 y 73  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ , los cuales son similares a los observados en el año 1989 (66 - 74  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) (Tabla 16). En el período de 0 a 34 días la F disminuye a valores alrededor de 31  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$  en los tratamientos con fertilizantes, mientras que el tratamiento SF presenta un valor por encima de 53  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ . Cuando se considera el período de 16 a 34 días encontramos un significativo aumento de F a

valores por encima de  $75 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  en los tratamientos con fertilizante y de  $132 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  en el tratamiento SF.

#### 5.- Distribución de Asimilados

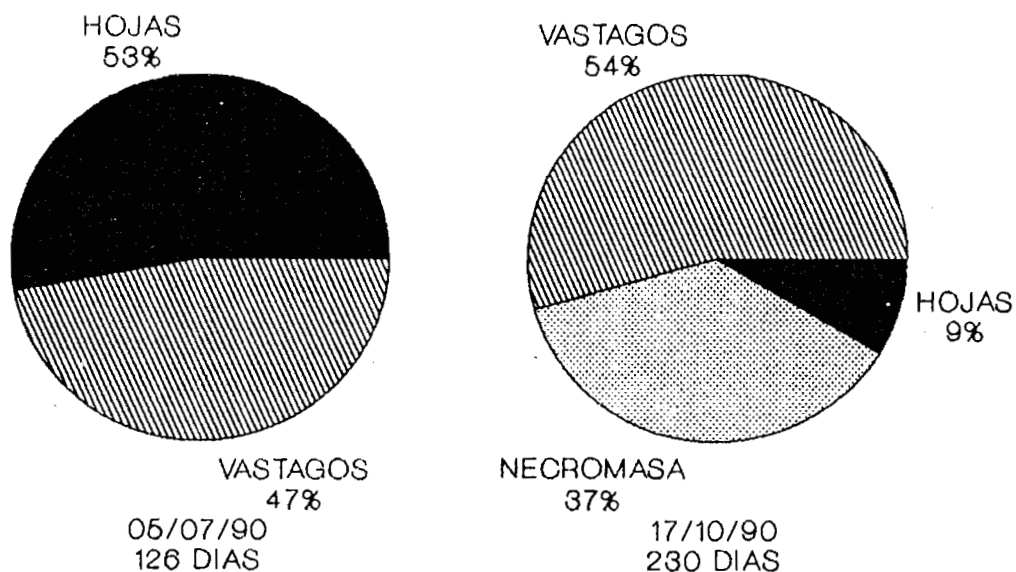
En la figura 63 observamos que en las plantas control con 126 días de crecimiento después del corte, casi la mitad de su biomasa esta destinada a órganos de sostén (vástagos), y luego de transcurrido 230 días la biomasa foliar es reducida a menos del 10%, con una gran cantidad de necromasa en pie (37%).

Si observamos ahora la figura 64, vemos que en las plantas sometidas a corte cada 30 días aproximadamente, presentan una proporción de biomasa destinada al tejido foliar cercana al 60 %.

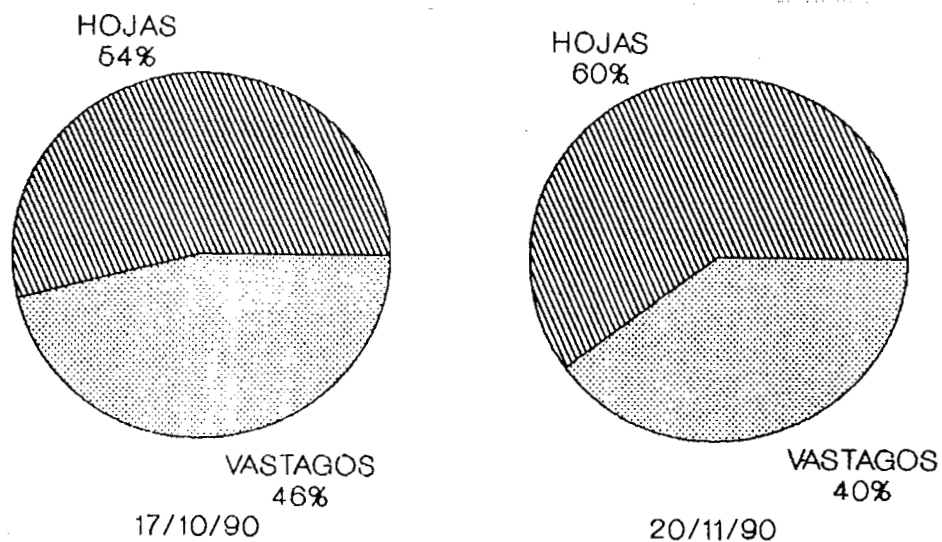
#### 6.- Potencial hídrico foliar

En la figura 65 podemos observar la variación del potencial hídrico foliar durante varias horas del día, en tres fechas correspondientes al día de corte, dos días después y 16 días después, sin mostrar diferencias entre las distintas fechas de medición, mas si mostrando un patrón de disminución del potencial en las horas de mayor intensidad de radiación y mayor temperatura, que no disminuye por debajo de  $-1.8 \text{ MPa}$ .

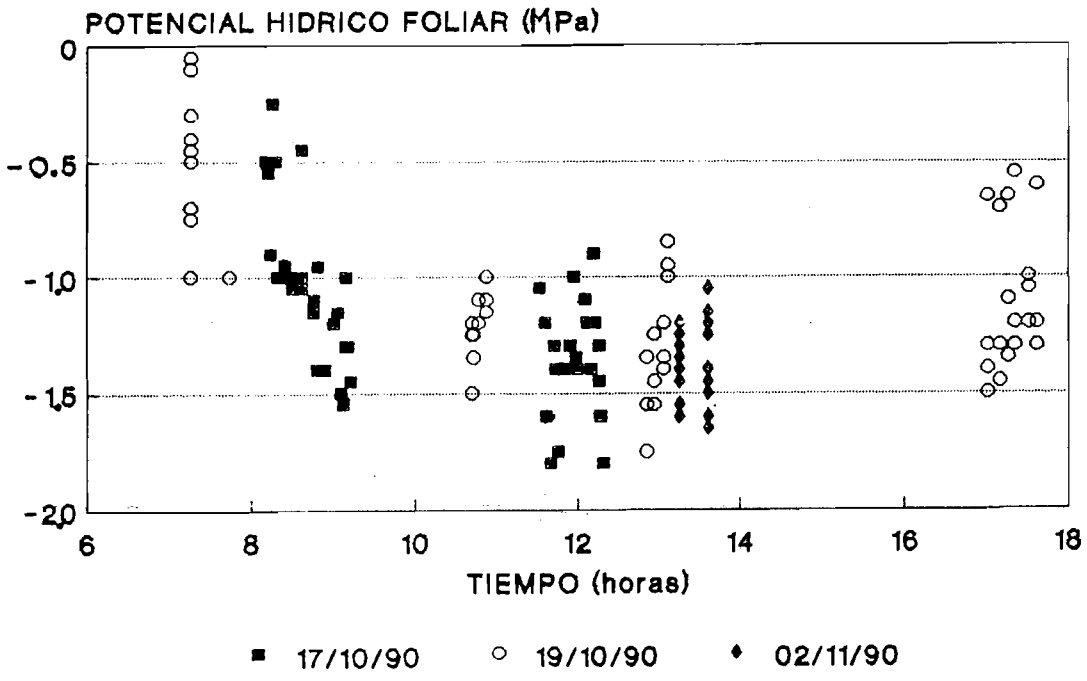
**Fig. 63. Distribución de nuevos asimilados en dos diferentes fechas después del corte en plantas control, año 1990.**



**Fig. 64. Distribución de nuevos asimilados en dos diferentes fechas en plantas con 30 días de cortadas.**



**Fig. 65. Ciclo diario del potencial hídrico foliar de los distintos tratamientos del año 1990. Se presentan tres fechas que corresponden a 0, 2 y 16 días después del corte.**



#### G.- NITROGENO FOLIAR

En la tabla 18 se pueden ver las concentraciones de nitrógeno foliar para diferentes tipos de hojas en los distintos tratamientos de los años 1989,1990. Para el año 1989 se observa que las más altas concentraciones de nitrógeno se encuentran en las hojas juveniles con 5 días de cortadas, mientras que la menor concentración se encuentra en hojas maduras con mas de 50 días después del corte; las hojas maduras de los tratamientos de corte después de 5 días, presentan valores de concentración diferentes a los mencionados anteriormente.

Para el año 1990 se observa en primer lugar que las mayores concentraciones de nitrógeno foliar se encuentran en las hojas de los tratamientos de corte, mientras que los menores valores corresponden a las hojas de plantas control. No se observan diferencias entre los distintos tratamientos de fertilización sometidos a corte, excepto a los 63 días, cuando las hojas del tratamiento NPK2 presentan valores mas altos que los demás tratamientos de corte.

TABLA 18. CONCENTRACION DE NITROGENO EN HOJAS MADURAS DE *Panicum maximum*, DE DISTINTOS TRATAMIENTOS DE CORTE Y FERTILIZACION, EN DIFERENTES FECHAS DE 1989 Y 1990

FECHA	DDC	TRATAMIENTO	T. HOJA [N] FOLIAR	(mgN/g)
12/06/89	0	CONTROL	MAD	18.39
12/06/89	5	CONT, 45/15, 45/25	JUV	31.30
07/11/89	53	TODOS	MAD	16.64
10/11/89	3	45/15, 45/25	MAD	17.30
12/11/89	5	15-30-45	MAD	24.39
05/07/90	35	SF	MAD	17.07
05/07/90	35	N, NPK, NPK2	MAD	22.07
05/07/90	0	C SF	MAD	11.60
13/09/90	0	C SF, C N, C NPK2	MAD	16.13
17/10/90	31	SF, N, NPK, NPK2	MAD	13.85
17/10/90	0	C N, C NPK2	MAD	11.71
20/10/90	3	SF, N, NPK, NPK2	MAD	20.19
25/10/90	8	SF, N, NPK, NPK2	MAD	24.68
02/11/90	16	SF, N, NPK, NPK2	MAD	18.85
20/11/90	34	SF, N, NPK, NPK2	MAD	19.50
19/12/90	63	N, SF	MAD	17.62
19/12/90	63	NPK2	MAD	33.05
19/12/90	63	NPK	MAD	13.79
19/12/90	0	C SF, C N, C NPK2	MAD	18.46
VARIAS	0	Media CONTROL	MAD	5.26 ± 1.7

TODOS: Todos los tratamientos

C, CONT: Control

DDC: Días después del corte

[N]: Concentración de nitrógeno

T. HOJA: Tipo de hoja, madura (MAD) y juvenil (JUV)

## V. DISCUSIONES

### A.- BIOMASA Y PRODUCCION

#### 1.- Tratamientos de Frecuencia y Altura de Corte, año 1989.

Uno de los factores que modifican la PPN es la herbivoría, de tal modo que disminuye la cantidad de biomasa producida por la planta. Los resultados de biomasa y producción indican en primer término que el corte no favorece un aumento en la producción, y que una alta frecuencia y baja altura de corte (alta intensidad del corte) conducen a una menor producción de biomasa aérea.

Generalmente se ha expresado que los efectos de la herbivoría sobre las plantas son negativos (Belsky 1987, Jameson 1963), y muchos trabajos ponen de manifiesto que las plantas sometidas a defoliación producen mucho menos que las plantas no defoliadas. Resultados similares a los presentados son encontrados por Jameson (1963) quien afirma que el corte reduce la producción de biomasa en relación a plantas no cortadas, y que esta reducción en la producción es mucho mayor al aumentar la frecuencia e intensidad de la defoliación.

También Lacey and Van Poolen (1981) al comparar la producción de hierba en las grandes praderas del oeste de los Estados Unidos bajo pastoreo moderado y sin pastoreo, encuentran que de veinte comparaciones solo una presenta una mayor producción (12%), en el pastizal moderadamente pastoreado en relación al no pastoreado; por otro lado encuentran que existen diferencias importantes en el total de biomasa producida entre

pastizales pastoreados y no pastoreados, muestran que la producción anual es en promedio 68 +/- 46 % más alta en los pastizales protegidos.

A pesar de haberse obtenido en las plantas control la mayor biomasa y producción, su calidad como forraje es pésima, ya que la mayor cantidad de biomasa se va en tejido de sostén y conducción (tallos); mientras que las plantas sometidas a corte presentaron una mayor cantidad de tejido aprovechable desde el punto de vista forrajero (hojas).

No solo es importante considerar el rendimiento y producción, sino también su uso. En los trabajos antes señalados no se menciona lo importante que es el uso del pastizal; es posible que muchas de estas pasturas aunque produzcan mayor biomasa, esta no sea utilizable como forraje o alimento, ya sea por una disminución en la concentración de nutrientes en sus tejidos o por una distribución de la biomasa en estructuras poco palatables. En un trabajo anterior se determinó que en Panicum maximum las plantas no defoliadas (control) tienen una mayor cantidad de biomasa y PPN en relación con plantas sometidas a corte en diferentes frecuencias; sin embargo las plantas defoliadas distribuyen sus asimilados en tejido foliar que es más palatable y concentra mayor cantidad de nutrientes (Chacón y Sarmiento 1992).

Nosotros estimamos que la frecuencia de corte cada 30 días a una altura de 25 cm (frecuencia e intensidad del corte moderada) es óptima desde un punto de vista forrajero, ya que en

comparación con los tratamientos 15/15, 15/25 y 30/15 presenta mayor producción, y tiene mayor cantidad de tejido asimilatorio que los tratamientos 45/15 y 45/25, los cuales empiezan a distribuir asimilados principalmente a órganos de sostén. A este respecto Jamenson (1963) menciona que un pastoreo moderado es mucho menos dañino para las gramíneas, y en algunas especies como Bouteloua gracilis, Buchloe dactyloides, Poa pratensis, Agropyron cristatum, Pennisetum purpureum, Panicum purpurascens, Digitaria decumbens y Hylaria belangeri se encontró un aumento en la producción luego del corte; en estas especies este aumento en la producción dependió de la altura (intensidad) y de la frecuencia de corte.

También Kumar and Joshi (1972) encuentran que la producción de hierba en las regiones áridas y semiáridas de Rajasthan, India, se ve favorecida por un pastoreo moderado; mientras que un sobrepastoreo causa daño al sistema pastoril. Hik and Jefferies (1990) encuentran que la PPN aérea de Puccinellia phryganodes (gramínea de marismas) se incrementa cuando es moderadamente pastoreado y se observa la presencia de heces de ganso.

McNaughton (1979, 1985) encuentra que la PPN aérea de la sabana de Serengeti sometida a pastoreo de grandes herbívoros es en promedio  $664 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , mientras que la producción en las parcelas control (sin pastoreo) fué de  $357 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , es decir que el pastoreo favorece el incremento en la PPN. Además observa que el óptimo de producción bajo pastoreo se encuentra a una

intensidad de 0,25, definiendo la intensidad como  $1 - g/ng$  donde  $g$  es la biomasa en áreas pastoreadas y  $ng$  la biomasa de áreas en exclusión de pastoreo.

Podemos hacer una comparación entre la altura de corte y la duración del pastoreo como medida de la intensidad. A este respecto Heitschmidt et al. (1982a) miden los cambios en la PPN aérea de un pastizal sometido a un sistema de pastoreo de corta duración, con una carga animal de 0,24 ha/UA y tres días de pastoreo por 7 de descanso; encuentran que durante el primer año de experimentación la PPN aérea fué de  $330 \text{ g m}^{-2}$  en el pastizal pastoreado y de  $234 \text{ g m}^{-2}$  en el no pastoreado; mientras que en el segundo año fué de 268 y  $352 \text{ g m}^{-2}$  respectivamente; los autores sugieren en base a estos y otros resultados que bajo ciertas condiciones ambientales el pastoreo acelera el crecimiento vegetativo del pastizal. Vemos como en este trabajo bajo una fuerte presión de pastoreo (0,24 ha/UA mientras que 0,54 ha/UA es considerada una densidad moderada de pastoreo (Heitschmidt et al. 1982b)). La producción primaria durante el primer año es superior al control, lo cual implica un crecimiento compensatorio en términos absolutos de productividad.

Vickery (1972) observando los cambios en la tasa diaria de asimilación de  $\text{CO}_2$  de una pastizal de Phalaris tuberosa L. y Trifolium repens L. bajo el pastoreo de ovejas con diferente densidad o carga animal por ha, encuentra que la PPN es mucho mayor a una densidad intermedia de 20 ovejas por ha en relación a otras dos diferentes densidades (10 y 30 ovejas/ha). En este caso

vemos como una intensidad intermedia de pastoreo es la que conlleva una producción máxima; caso similar a nuestros resultados, donde una frecuencia y altura de corte intermedia conlleva a una producción óptima.

## 2.- Ensayo de fertilización con corte cada 30 días a 25 cm, 1990

El efecto del fertilizante sobre el crecimiento de las plantas y su producción es indudablemente favorecedor; sin embargo en nuestro caso su efecto se fué diluyendo conforme transcurre el tiempo de experimentación, razón por la cual en las últimas tres cosechas la biomasa cosechada disminuye, y no se observan diferencias significativas con el tratamiento SF. Es importante señalar que la presencia de potasio y fósforo incrementa la producción en relación a la sola utilización de nitrógeno como fertilizante.

Cuando analizamos los resultados entre los tratamientos de fertilización con NPK en una y dos dosis, encontramos que no hubo mucha diferencia en cuanto a la forma de distribuir el fertilizante, pues lo esperado era que el tratamiento fertilizado dos veces hubiese tenido una mayor biomasa y producción; sin embargo ocurrió de manera diferente, pues el tratamiento NPK tuvo una mayor producción. Una explicación podría ser que la segunda fertilización ocurrió de manera tardía y no fué aprovechada al máximo. También pudo suceder que en el tratamiento con una sola fertilización se logró una mayor optimización del uso del mismo debido a que el sistema radicular estaba en mejores condiciones que en el momento en que se realiza la segunda fertilización, la

cual puede estar asociada con otro ritmo fenológico que haya podido interferir en su asimilación óptima, aunque en los resultados se observa un pequeño aumento en la cantidad de biomasa cosechada.

Los ritmos fenológicos de las especies y la estacionalidad climática son factores que determinan momentos de mayor y menor productividad durante el año (Sarmiento 1983); por lo tanto los cambios en la PPN de pastizales o pasturas va a depender, además de la intensidad y frecuencia del pastoreo, del momento en que se realice la defoliación, y también del momento en que se realice la fertilización como factor que aumenta la producción. Bertiller and Defossé (1990) encuentran que la PPN aérea de Festuca pallescens es compensada en relación a plantas no defoliadas durante el período vegetativo de la planta; mientras que no se compensa la producción durante el período reproductivo.

En las sabanas que tienen presencia y evolución de grandes herbívoros, son tres los principales factores que controlan el crecimiento de las gramíneas: defoliación, nitrógeno en el suelo y disponibilidad de agua (Georgiadis et al. 1989). A este respecto Georgiadis et al. (1989) realizan una experiencia donde analizan estas tres características en conjunto para determinar cuales son las condiciones ecológicas que estimulan la producción, y encuentran que el total de biomasa aérea fué estimulado por la defoliación, cuando esta ocurrió bajo moderadas intensidades de defoliación; largos períodos de crecimiento entre eventos de pastoreo, lo cual se relaciona

con el tiempo de recuperación; largos intervalos de tiempo entre los eventos de precipitación, cuando las plantas pastoreadas presentan menos estrés hídrico comparado con plantas no defoliadas y cortos periodos de crecimiento cuando hay una frecuencia fija de pastoreo.

Este tipo de experiencia y análisis presenta cierta similitud con los resultados obtenidos, donde los principales factores que modifican la producción de las plantas son la frecuencia e intensidad del corte y la disponibilidad de nutrientes, y se consigue una mayor productividad desde el punto de vista de su uso, cuando se utiliza una moderada intensidad de corte (25 cm de altura), un período o frecuencia de corte de 30 días, alta disponibilidad de nutrientes a través de la fertilización con NPK, y continua disponibilidad de agua en el suelo (época húmeda).

No solo la intensidad del pastoreo modifica o conduce a cambios en la PPN, también la historia de pastoreo influye en los cambios en PPN. En varios estudios se ha encontrado que existen diferencias en la producción de biomasa y absorción de N en especies sometidas a defoliación, pero con diferente historia de pastoreo (Agropyron smithii y B. gracilis) (Detling and Painter 1983, Jaramillo and Detling 1988, Polley and Detling 1988). Uno de los resultados mas importantes es que las plantas que crecen bajo presión de pastoreo tienden a distribuir su biomasa en estructuras de mayor capacidad asimilatoria, e invierten menos en estructuras aéreas las cuales son mas consumidas por los

herbívoros (Jaramillo and Detling 1988, Chacón y Sarmiento 1992); este hecho permite una mayor probabilidad de supervivencia y persistencia de la planta bajo fuerte pastoreo (Jaramillo and Detling 1988).

### 3.- Biomasa Subterránea

Cuando analizamos los resultados de biomasa subterránea en los días siguientes al corte vemos que los dos períodos de medición presentan patrones diferentes. En uno de estos ciclos se puede observar una disminución de la biomasa, que puede estar relacionado con un transporte de nutrientes y sustancias de reserva al tejido aéreo en crecimiento; sin embargo la metodología utilizada para la toma de muestras sin destruir la planta no permite una estimación mas precisa de la dinámica de la biomasa subterránea.

En relación a las diferencias entre los distintos tratamientos de altura y frecuencia de corte, no hay mucha diferencia, y la metodología de medición no permite captar diferencias significativas.

En la primera medición del año 90 se puede ver como el tratamiento de corte tiene una mayor biomasa que el tratamiento testigo, sin embargo luego de varios cortes y de haberse fertilizado, las plantas control tienen una mayor cantidad de biomasa. Esto indica que al igual que para la biomasa aérea, las plantas no cortadas tiene una mayor cantidad de biomasa producto de una autopoda y/o un traslado de sustancias de reserva al

tejido aéreo.

Uno de los efectos de la defoliación, además de la eliminación del tejido foliar es la disminución de biomasa radical (Jamenson 1963, Detling et al. 1979, Gifford and Marshall 1973, Ruess et al. 1983, Polley and Detling 1988, Chacón y Sarmiento 1992), esta disminución en la biomasa radical parece ser el resultado de la eliminación del suministro de carbohidratos desde la parte aérea y también por efecto de un transporte de reservas y nutrientes hacia la parte aérea para reestablecer el aparato asimilador.

Se ha encontrado que una mayor acumulación de asimilados y sustancias de reserva para la producción de nuevo tejido, específicamente el foliar, es debido al traslado de recursos provenientes del tejido remanente y de las raíces. Caldwell et al. (1981) encuentran que A. desertorum realiza un rápido traslado de recursos y asimilados desde los órganos de sostén remanentes, lo cual permite un rápido reestablecimiento del tejido foliar y el recrecimiento de nuevos vástagos.

## B.- INTERCAMBIO DE GASES

### 1.- Asimilación y Temperatura

Los rangos de temperatura para la fotosíntesis en muchas gramíneas tropicales (plantas  $C_4$ ) se encuentra entre 10 y 50°C, con un óptimo que oscila entre 36 y 39°C; mientras que la tasa respiratoria aumenta de manera logarítmica a medida que aumenta la temperatura, desde valores de 0  $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  para los 10°C hasta llegar cerca de 30  $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  a los 40°C (Ludlow and Wilson 1971, Larcher 1976). Los resultados obtenidos son similares, aunque con un rango de temperatura mas estrecho, quizás por las condiciones de medición en el campo.

La disminución brusca de la tasa asimilatoria a partir de los 38°C en las hojas de plantas entre 1 y 5 días de cortadas implica una gran dependencia de los cambios en la temperatura foliar, debido posiblemente a un gran aumento de la respiración el cual se observa claramente en las mediciones con el sistema cerrado. Se ha encontrado que la tasa respiratoria de plantas en formación o cuando hay un crecimiento nuevo de hojas, aumenta en de 3 a 10 veces mas a la respiración en condiciones normales (Larcher 1976), esta situación aunada a una posible baja capacidad fotosintética explican esta disminución en la tasa asimilatoria a altas temperaturas.

Para los siguientes días después del corte, esta sensibilidad fotosintética a las altas temperaturas va disminuyendo, no encontrándose inhibición de la asimilación a temperaturas superiores a 45°C; para este momento las hojas están

fisiológicamente maduras y su capacidad fotosintética no se ve afectada.

Nuestros resultados de medida puntual (Sist. abierto) muestran un óptimo de temperatura entre 34 y 40°C, similares a los encontrados en otro estudio con P. maximum Jacq. (Chacón et al. 1992) y en otras gramíneas tropicales como Pennisetum purpureum Schum., Cenchrus ciliaris L. cv. Biloela, Panicum maximum Jacq. cv. Hamil, Melinis minutiflora Beauv. y Brachiaria ruziziensis German & Evrard cv. Kennedy (Ludlow and Wilson 1971).

## 2.- Cambios en la Tasa Asimilatoria como respuesta al corte

El aumento en la tasa asimilatoria en las hojas (Sist. abierto) de plantas sometidas a corte en relación a hojas del mismo tipo en las plantas control, indica un mecanismo de respuesta específico al corte o herbivoría: Fotosíntesis Compensatoria. Nowak and Caldwell (1984) definen la fotosíntesis compensatoria como el incremento en las tasas fotosintéticas de hojas de plantas defoliadas en relación a hojas de la misma edad de plantas no defoliadas.

También se encontró que las tasas asimilatorias aumentaron de manera casi lineal en función de la radiación, sin lograr la saturación, incluso a radiaciones superiores a  $2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Una de las explicaciones al aumento en la tasa fotosintética es por la eliminación del sombreado en el tejido foliar remanente, de este modo la cantidad de luz recibida por unidad de área foliar es mayor (Jamenson 1963, McNaughton 1983a, Chacón et

al. 1992), y las gramíneas, especialmente las C4, presentan altas tasas de asimilación y un punto de saturación a altas intensidades de luz (Ludlow and Wilson 1971a), resultado también observado.

Las diferencias en la tasa asimilatoria entre los distintos tratamientos de frecuencia y altura de corte (año 1989) durante los primeros 5 días después del corte nos indica que hay una respuesta diferenciada al corte; es decir que las plantas con una mayor intensidad de corte (cada 15 días y a 15 cm) responden con mucha mas fuerza que plantas con menos intensidad. Una posible respuesta a esta observación es que en las plantas de mayor intensidad de corte se promueve un desarrollo mas rápido de nuevo tejido, al eliminarse mayor cantidad de tejido de hojas maduras (1ra. generación).

Los resultados sobre la edad de la hoja y la generación de nuevas hojas indican que en los primeros días 5 días después del corte son las hojas maduras de la primera generación las que asimilan la mayor cantidad de CO<sub>2</sub>, y posiblemente también las que por maltrato como resultado del corte presenten una alta tasa respiratoria y empiecen a envejecer justo en el momento en que la segunda generación de hojas llega a su madurez. Estas hojas que alcanzan la madurez son las que mayor tasa de asimilación presentan en el mismo instante en que se expanden completamente, es decir son hojas nuevas.

Parsons et al. (1983a,b) encuentran que el 77% de la asimilación de Lolium perenne sometida a un pastoreo de ovejas,

se realiza a través de las hojas jóvenes completamente expandidas; mientras que la vaina solo contribuye con el 5% del total de asimilación; también encontraron que el pastizal moderadamente pastoreado (IAF=3,0) presentó la mayor eficiencia fotosintética por unidad de área foliar con respecto a la fuertemente pastoreada (IAF=1,0).

Chacón et al. (1992) observaron que las hojas maduras de *P. maximum* de plantas cortadas tuvieron mayores tasas asimilatorias en relación a hojas de la misma edad en plantas control (no cortadas), y también se observó una mayor eficacia en el uso de agua en los primeros días después del corte, es decir una alta tasa transpiratoria y un total de agua transpirada bajo debido a la poca superficie transpiratoria. Este hecho también se observa en nuestros resultados, pues las mas altas tasas de transpiración ocurren cuando la tasa de asimilación es mayor (9 días) y el tejido foliar no es mayor a  $1/4 \text{ m}^2$ , indicando una mayor "eficacia en el uso de agua", término definido por Chacón et al. (1992)

Las tasas asimilatorias de las hojas de plantas de los tratamientos de fertilización del año 90 que fueron cortadas a 25 cm de altura cada 30 días, presentan al cabo de tres días después del corte curvas de regresión logarímicamente exactamente iguales a las encontradas para el tratamiento de corte cada 30 días a 25 cm del año 89 en plantas con tres días de cortadas; mientras que al cabo de ocho días la tasa es ligeramente mayor que la observada a los cinco días en este mismo tratamiento en el año 89. Esta observación nos indica en

primer lugar que las mediciones realizadas presentan poca variabilidad de año en año, y que el patrón de respuesta al corte es similar en plantas sometidas a esta intensidad de corte.

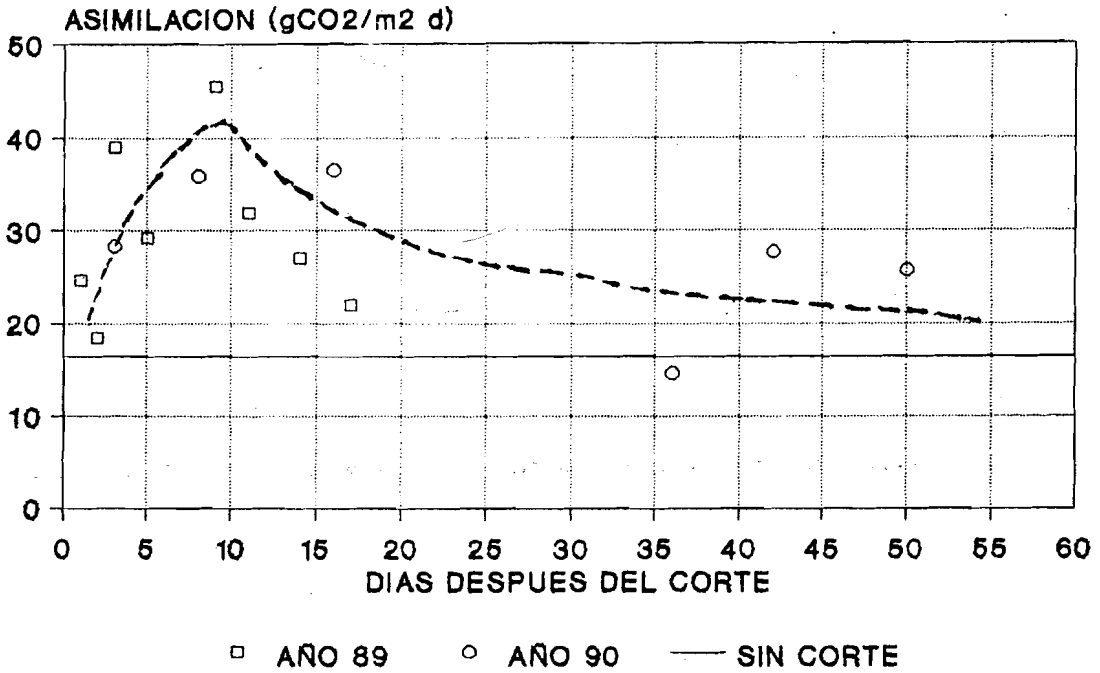
Es importante hacer notar que la respuesta fotosintética de las plantas al corte es indiferente del tipo y cantidad de fertilizante, ya que no hubo diferencias en la tasa asimilatoria entre los distintos tratamientos de fertilización. Una posible explicación a la no observación de diferencias es al tiempo transcurrido después de fertilizado, ya que en el caso de las plantas fertilizadas con N y NPK una sola dosis, esta se aplicó en el mes de junio, aproximadamente 5 meses antes; por otro lado en el tratamiento de NPK dos dosis, la segunda aplicación fué en el mes de septiembre, es decir mas de 30 días de distancia. Es posible que para las fechas de medición de la tasa asimilatoria el efecto del fertilizante sobre el crecimiento haya pasado o haya disminuido, sin tener efecto sobre la capacidad fotosintética.

### 3.- Patrón de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> después del corte

El patrón de asimilación máxima diaria de CO<sub>2</sub>, partiendo de las distintas ecuaciones de regresión logarítmica de asimilación en función de la RFA y de la RFA diaria máxima posible, es uno de los principales resultados que permiten resumir la enorme cantidad de información en relación a la tasa asimilatoria.

En la curva de la figura 66 se puede apreciar el comportamiento de la tasa asimilatoria por efecto del corte. En

Fig. 66. Comportamiento de la Asimilación diaria de CO<sub>2</sub> para los 60 días siguientes al corte. Se presenta una curva ajustada a los puntos.



primer lugar hay una etapa de transición o recuperación de la capacidad asimilatoria, en la cual la tasa asimilatoria alcanza su máximo posible al cabo de nueve días para luego, en una segunda etapa, disminuir de manera mas lenta. La primera etapa es clave para la recuperación rápida del tejido asimilatorio, y es lo que podríamos definir como una fase de aceleración asimilatoria como respuesta al corte, y donde hay un mejor aprovechamiento de la alta RFA por unidad de tejido foliar, y la segunda generación de hojas llega a su etapa de madurez y de total potencial fotosintético.

Chacón et al. (1992) muestran como disminuye la tasa asimilatoria de P. maximum para los días siguientes al corte, en donde a partir de 15 días el comportamiento de la tasa asimilatoria es similar al observado por nosotros; mientras que en los primeros 15 días debido a la falta de puntos realizan una proyección que enmascara la primera etapa en la cual la tasa asimilatoria aumenta desde los 0 hasta los nueve días.

Las hojas maduras de la 1ra generación no tienen la capacidad fotosintética para maximizar la asimilación de CO<sub>2</sub>, razón por la cual no encontramos máximas tasas de asimilación al día siguiente del corte. Por otro lado el máximo asimilatorio encontrado coincide con la madurez de nuevas hojas que posiblemente hayan recibido un aporte de sustancias de reserva (enzimas) que permiten maximizar la asimilación, definiendo este proceso como "fotosíntesis compensatoria". Este aumento en la tasa asimilatoria puede ser debido a un aumento en la

conductancia estomática, ya que se encontró una relación directa y positiva entre el aumento de la tasa asimilatoria y el aumento en la tasa transpiratoria, es decir que el mecanismo de aumento al intercambio de gases sea una mayor apertura estomática.

Gifford and Marshall (1973) observan un aumento en la tasa asimilatoria de L. multiflorum cuando es defoliada en relación a plantas control, y una de las explicaciones a este aumento se debe a una menor resistencia en el intercambio de gases observada en las plantas defoliadas, lo cual se relaciona con una rápida apertura estomática, que puede ser el resultado de un aumento en la concentración de quinetina en el tejido remanente (Livne and Vaadia 1965, Meidner 1967, Cooper et al. 1972 citados por Gifford and Marshall 1973). Además el aumento en la tasa asimilatoria puede atribuirse también a los efectos de la mayor concentración de citoquininas producidas en las raíces, que actúan aumentando la actividad de la carboxilasa (Neales et al. 1971 citado por Gifford and Marshall 1973; McNaughton 1983b).

B. gracilis presentó un aumento en la tasa asimilatoria inmediatamente después del corte en un 40% en relación a plantas no defoliadas, y luego de tres días después del corte las tasas asimilatorias estuvieron por encima de las de plantas control en un 21 %, este aumento al igual que para L. multiflorum puede ser debido a una disminución en la resistencia del mesófilo a la difusión de CO<sub>2</sub> (Detling et al. 1979).

Wallace et al. (1984) observaron aumentos en la tasa

asimilatoria y cambios en la conductancia estomática, así como aumento en las tasas asimilatorias de tres gramíneas  $C_4$  de la sabana de Serengeti (K. nervosa, T. triandra y Hyparrhenia filipendula), al ser sometidas a diferentes alturas y frecuencias de corte en relación a plantas no defoliadas; este aumento se debió a un incremento en la apertura estomática. Una defoliación más intensa sobre K. nervosa disminuyó su tasa fotosintética en relación a plantas no defoliadas y no modificó la tasa fotosintética en T. triandra (Wallace et al. 1985).

En la segunda etapa la tasa asimilatoria disminuye lentamente hasta alcanzar la normalidad, a mediada que la superficie asimilatoria es restaurada, sin embargo los valores durante esta etapa son superiores a los de plantas control.

El tiempo transcurrido hasta alcanzar el máximo fotosintético lo podríamos denominar como tiempo de recuperación, el cual es definido por Hilbert et al. (1981), Oosterheld and McNaughton (1988, 1991) como el período de tiempo necesario para alcanzar la compensación en la tasa fotosintética, y en el cual los mecanismos fisiológicos de la planta aún no están acoplados para responder de manera máxima al efecto del corte. Nuestros resultados resumidos en la figura 66 son similares a los propuestos por Oosterheld and McNaughton (1988) en la figura 4; en la cual se observa un período de tiempo siguiente al corte en que la tasa fotosintética aumenta de valores negativos, hasta alcanzar el máximo.

#### 4.- Sistema cerrado de asimilación de CO<sub>2</sub>

Los resultados obtenidos a través de esta metodología son muy similares a los obtenidos a través de las mediciones puntuales con el sistema abierto. La principal diferencia es que a través de este método podemos tener una visión mas real de lo que sucede en la totalidad de la planta y no solo el aparato asimilador.

Esta metodología nos ha permitido ver en primer lugar la alta tasa respiratoria que ocurre a nivel de toda la planta, sobre todo del tejido remanente, el cual es en su mayoría de sostén, en los primeros días inmediatos al corte, y como el aumento en la temperatura de la cámara conduce a un aumento en la respiración. Por otro lado los efectos de la temperatura sobre la tasa asimilatoria son confirmados, además se pueden diferenciar dos etapas, en la primera inmediata al corte la asimilación es inversamente proporcional a la temperatura; mientras que en la segunda etapa es directamente proporcional. En forma general los resultados siguen el mismo patrón observado para la tasa máxima de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> y confirman lo discutido y analizado anteriormente.

Es importante señalar que de los tres parámetros ambientales medidos dentro de la cámara, la temperatura responde principalmente a cambios en la radiación; mientras que la humedad relativa responde a tres factores a tomar en cuenta que son el contenido de agua inicial dentro de la cámara, la temperatura, y principalmente a la tasa traspiratoria que depende entre otras

cosas de la conductancia estomática. Es por ello que los cambios en la HR de la cámara son en parte una estimación cualitativa de la tasa traspiratoria y de la conductancia estomática.

## C.- DINAMICA DEL CRECIMIENTO

### 1.- Area Foliar

Estimar la producción primaria neta no es suficiente para comprender los procesos y efectos de la defoliación sobre las plantas. Se hace indispensable un análisis del crecimiento para poder comprender los mecanismos y factores que están asociados con la defoliación. Dentro del análisis clásico de crecimiento los principales componentes en donde se centra la atención son la tasa de crecimiento relativo, los cambios en el área foliar y sus comparaciones de crecimiento frente a otros órganos de la planta, y la distribución y acumulación de asimilados (Beadle 1987).

Como resultado de una alta tasa asimilatoria, una disponibilidad de nutrientes y una moderada intensidad y frecuencia de corte, el área foliar se restaura de manera rápida, este hecho permite a la planta una mayor captación de asimilados para restituir los recursos empleados inmediatamente después del corte. También es importante hacer notar que el corte modifica el ritmo de acumulación y distribución de asimilados, ya que cada vez que ocurre el corte la planta invierte recursos en restituir su biomasa foliar perdida; mientras que las plantas control continúan su crecimiento y a medida que aumentan de tamaño (volumen) y peso, acumulan y distribuyen menos asimilados en estructuras de asimilación.

Varios autores han señalado que el corte o pastoreo promueve el desarrollo del sistema asimilador, es decir que el área

foliar al cabo de cierto tiempo es mayor en plantas defoliadas comparado con plantas no defoliadas, este aumento en el área foliar, sumado a otros factores de distribución de asimilados modifica la arquitectura de la planta observándose que las plantas pastoreadas frecuentemente presentan un bajo tamaño y una mayor área foliar (Jameson 1963, Wallace 1981, Ruess et al. 1983, Detling and Painter 1983, Wallace et al. 1984, Chacón y Sarmiento 1992).

## 2.- Tasas de Crecimiento (R y TCR)

La mayoría de los modelos utilizados en el estudio de los mecanismos de crecimiento compensatorio utilizan la Tasa de Crecimiento (R) como parámetro estimador del crecimiento frente a la defoliación (Hilbert et al. 1981, Oesterheld and McNaughton 1991).

En nuestros resultados la tasa de crecimiento sigue un patrón inverso al observado en los resultados de producción. Para este parámetro las plantas con mayor intensidad y frecuencia de corte son las que presentan los mayores valores de R. Una explicación a este hecho es que las plantas sometidas a una mayor intensidad y frecuencia de corte se ven afectadas de manera mas notable, por lo cual la respuesta es mayor, es decir que la respuesta en el crecimiento esta en función de la intensidad del estímulo.

Cuando analizamos los resultados de dinámica de la tasa de crecimiento encontramos que en el período inmediato al corte la respuesta al estímulo es mucho mayor que si se considera un

período siguiente. Para las plantas cortadas cada 30 días la R es mucho mayor si se considera todo el período de 30 días, en comparación con el período de crecimiento entre 17 y 34 días, es decir que hay una notable disminución del crecimiento luego de que el área foliar es restituida y la tasa de asimilación es máxima. La disminución de la tasa de crecimiento de forma tan rápida parece estar en función de la tasa asimilatoria de CO<sub>2</sub>, la cual también comienza a disminuir a partir de los nueve días del corte, y del área foliar que alcanza el metro cuadrado de superficie foliar alrededor de 25 días del corte.

En relación a la TCR esta tiene un comportamiento similar al de R, sin embargo debido a que esta tasa está en función de la biomasa inicial y final de cada período, las diferencias entre los períodos de crecimiento son mas notables.

Los resultados encontrados por otros autores en relación al comportamiento de la tasa de crecimiento después del corte difieren de los encontrados por nosotros, ya que no detectamos una fase de recuperación en los días inmediatos al corte donde la tasa de crecimiento fuera menor a la obtenida en plantas control, por otro lado nuestros resultados son similares si se consideran los cambios en la tasa de crecimiento luego del período de recuperación.

Oosterheld and McNaughton (1988) encuentran que R de plantas defoliadas de Themeda triandra fueron bajas en las dos primeras semanas después del corte en relación a plantas control no defoliadas; pero luego de estas dos semanas R en plantas

cortadas fué superior hasta el final de la experiencia (10 semanas).

Chacón y Sarmiento (1992) encuentran que la producción relativa total de plantas de P. maximum sometidas a corte fué mayor que en plantas control (67,2 y 34,0 mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> en plantas cortadas cada 30 y 60 días respectivamente y 27,9 mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> en plantas control); y también observan que esta producción relativa fué mucho mas alta en relación al tejido foliar (74,5 y 54,0 mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> en plantas cortadas cada 30 y 60 días respectivamente y 29,0 mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> en plantas control), indicando una mayor estimulación del crecimiento después del corte en el tejido foliar o asimilatorio.

### 3.- Crecimiento de Vástagos y Hojas

El número de vástagos por macolla y el tamaño de las macollas presentan una variabilidad dada por los tratamientos del año anterior en cual se tenían los diferentes tratamientos de frecuencia y altura de corte, ya que aunque las plantas crecieron durante un período de homogenización, no se logró un tamaño de macolla uniforme.

Si consideramos un diámetro promedio de las macollas de 56 cm, el porcentaje de vástagos vivos en esa macolla es de 66% del total de vástagos en la macolla. Como vemos el porcentaje de vástagos vivos corresponde a las 2 terceras partes del total.

Al analizar los resultados del crecimiento de vástagos vemos que hay una disminución de la producción de hojas, tal vez por

una mayor inversión de recursos en el desarrollo de las primeras hojas para captar mas asimilados. También es importante señalar que la cantidad total de hojas en cada tratamiento de fertilización es similar, sin embargo el tratamiento NPK2 observa una disminución en la producción debida posiblemente a una redistribución de asimilados para la formación de inflorescencias, las cuales en este tratamiento llegan a observar 8 inflorescencias por 10 vástagos; sin embargo el tratamiento SF que tiene una alta producción de hojas en comparación con los otros tratamientos, también tiene una producción de inflorescencias similar 8 I/10 V.

Archer and Detling (1984) encuentran que la defoliación reduce el crecimiento del tejido foliar en términos de peso mas no de área, sin embargo el número de nuevas hojas de Andropogon gerardi y Carex filifolia luego de la defoliación es mas alto en plantas defoliadas y en competencia reducida (9 y 6,3 nuevas hojas respectivamente) que en plantas no defoliadas con fuerte competencia (6,2 y 5,4 nuevas hojas respectivamente).

Otro de los efectos de la defoliación sobre el crecimiento de las gramíneas es en relación al número vástagos. Se ha observado que el número de vástagos luego del corte o pastoreo se ve incrementado (Jamenson 1963, Parsons et al. 1983a, Oesterheld and McNaughton 1988, Hodgson et al. 1981), este incremento en el número de vástagos puede ser debido a la eliminación del meristema apical con lo cual se elimina la producción de hormonas del ápice que inhibían el crecimiento de meristemas laterales y

permite su recrecimiento, y también puede promover el recrecimiento de vástagos desde el rizoma.

Olson and Richards (1988) encuentran que el pastoreo estimula la tasa de crecimiento de vástagos de A. desertorum a través de un incremento en el número de vástagos axilares lo que apoya la hipótesis planteada anteriormente. Otras hipótesis en relación al crecimiento de meristemas apicales se relacionan con el transporte de auxina (Jamenson 1963, McNaughton 1983ab).

También se ha encontrado que la defoliación no conduce a cambios en el número total de vástagos en relación a plantas control no defoliadas, tal es el caso de A. smithii que no presenta diferencias significativas en el número de vástagos, pero si en la cantidad de biomasa entre plantas defoliadas y no defoliadas (Detling and Painter 1983, Polley and Detling 1988). Por otro lado se ha encontrado que, aunque no hay diferencias significativas en el número de vástagos de plantas defoliadas y no defoliadas, existen diferencias en cuanto al tipo de nuevos vástagos que recrecen después de la defoliación. Caldwell et al. (1981) encuentran que en A. desertorum y A. spicatum luego del corte disminuyen el número de vástagos en relación a plantas control; pero luego el número es reestablecido por un rápido crecimiento de nuevos vástagos. Chacón y Sarmiento (1992) encuentran que el número de vástagos en plantas de P. maximum defoliadas y no defoliadas es similar; sin embargo la proporción de vástagos juveniles y adultos vegetativos es mucho mas alta en plantas cortadas cada 30 y 60 días, mientras que en las

plantas control predominan los vástagos reproductivos en un 75%. En otros casos se ha encontrado que el número de vástagos disminuye por efecto de la defoliación (Hartnett 1989).

#### 4.- Análisis del Crecimiento y Distribución de Asimilados.

La relación entre el peso foliar y el área foliar se mantiene relativamente constante para el año 1989; mientras que en el año 1990 el AFE en la primera fecha de medición después del corte es mucho menor, lo que indica que para esta fecha la cantidad de área foliar producida por unidad de peso es menor, es decir que por cada gramo de peso foliar se tiene un área menor que en las demás mediciones.

La tasa de asimilación neta (TAN) y la tasa de asimilación por unidad de peso foliar (F) son los dos componentes que definen la tasa de crecimiento (R). La TAN explica el crecimiento a través de la superficie asimilatoria, mientras que F explica el crecimiento a través del peso. El producto de ambas tasas es la tasa de crecimiento ( $TAN \times F = R$ ) (Beadle 1987).

Para el año 1989 no hay mucha diferencia en la TAN de los tratamientos de corte a 15 y 25 cm, sin embargo la diferencia en el crecimiento de estas dos intensidades de corte es dada por F, que es mayor en el tratamiento a 25 cm; es decir que la diferencia en el crecimiento esta dado por la velocidad con que crece la biomasa foliar y no el área foliar.

En los tratamientos del año 1990 el comportamiento de la TAN en los cuatro tratamientos indica que hay una fase inicial, correspondiente al período de crecimiento entre 0 y 17 días, en

el cual la tasa es un poco mas baja que al considerar el período de 0 a 34 días, y luego la tasa disminuye en el período entre 17 y 34 días. Este comportamiento de ir en aumento, alcanzar un máximo y después disminuir, es similar al observado para la tasa asimilatoria, mas no asi para la tasa de crecimiento (R); es decir que podría estar ocurriendo una fase o tiempo de recuperación para el tejido foliar; mientras que no ocurriría asi para F, donde se observa un patrón completamente opuesto, donde el período entre 17 y 34 días tiene valores bastante altos.

Es importante señalar que el tratamiento SF tiene los menores valores de TAN y los mayores valores de F, de manera opuesta a los observado en los tratamientos con fertilizante. Esto indica que las plantas fertilizadas crecen a través del aumento en el tejido foliar, mientras que en la plantas no fertilizadas el crecimiento es a través de la biomasa.

¿Es posible que uno de los efectos del fertilizante sea de promover el crecimiento del área foliar?. Un posible efecto de la disponibilidad de nutrientes es aumentar la capacidad enzimática y los procesos fisiológicos que promueven el desarrollo del tejido foliar. Este hecho aunado a la necesidad de la planta de captar CO<sub>2</sub> implica un desarrollo del área foliar, lo que estaría reflejado en el rápido crecimiento del tejido foliar con láminas mas delgadas y en las diferencias de la TAN entre tratamientos de fertilización y no fertilizados.

Gold and Caldwell (1989) en un experimento sobre el crecimiento A. desertorum sometido a diferentes patrones de

corte encuentran que la tasa de crecimiento específico del tejido foliar es mas alta en relación a plantas no defoliadas, y esta tasa es máxima cuando las plantas son defoliadas a baja altura, antes de la elevación del meristema ( $0,07 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en plantas defoliadas a baja altura y  $0,02 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en plantas control). Cuando la defoliación ocurre luego de la elevación del meristema y este es removido, la tasa de crecimiento específica del tejido foliar es mas baja que en plantas control. Estos resultados evidencian una vez mas la importancia del patrón o altura de la defoliación en el crecimiento de estas plantas. Cuando A. desertorum es defoliado a un nivel bajo eliminando las hojas viejas y senescentes el recrecimiento es mucho mayor; pero al remover el meristema el crecimiento es menor que en plantas no defoliadas (Gold and Caldwell 1989).

En la distribución de asimilados encontramos que efectivamente las plantas no cortadas distribuyen buena parte de sus asimilados a órganos de sostén, mientras que las plantas cortadas lo hacen de preferencia hacia la formación de tejido asimilatorio. Este es uno de los resultados mas interesantes porque determinan la diferencia en el aprovechamiento de la biomasa: mientras las plantas control están produciendo mayor biomasa esta no es util para la alimentación de ganado, y por el contrario se convierte en una maleza difícil de manejar, mientras que las plantas sometidas a un corte de frecuencia e intensidad moderado (30 días a 25 cm) y con un suplemento nutritivo conduce

a una eficiente producción.

Gifford and Marshall (1973) realizan un estudio sobre la asimilación y distribución de asimilados en Lolium multiflorum cuando la planta es cortada, y encuentran que el  $^{14}\text{C}$  asimilado se distribuye principalmente en los nuevos rebrotes; mientras que en plantas control se distribuye hacia los vástagos principales y las raíces. Este hecho implica que posiblemente uno de los factores de disminución en la biomasa radical sea el no suministro de nuevos asimilados hacia estos órganos. También en P. maximum se observó una mayor distribución de asimilados hacia órganos de sostén en plantas control, mientras que las plantas cortadas distribuyen sus nuevos asimilados a la producción de tejido asimilatorio (Chacón y Sarmiento, 1992).

Detling et al. (1979) encuentran que B. gracilis destina mas de la mitad de nuevos asimilados en la producción de tejido foliar al cabo de 10 días de efectuado el corte, en relación a plantas control las cuales acumulan solo el 33% de sus asimilados en hojas; mientras que el porcentaje destinado a la producción de raíces y resto de biomasa aérea no foliar (órganos de sostén) en plantas cortadas es de 18 y 8% respectivamente y de 29 y 13 respectivamente en plantas control. Al comparar la respuesta a la defoliación de dos colonias de plantas de B. gracilis con diferente historia de pastoreo, se encontró que las plantas que crecieron bajo presión de pastoreo tienen mas biomasa foliar y concentran mas nitrógeno en las hojas, en relación a la vaina (Jaramillo and Detling

1988). En A. smithii se observó que las plantas defoliadas tienen una producción mayor en hojas y menor en raíces, tallos y vainas, en relación a plantas no defoliadas (Polley and Detling 1988).

Similares resultados son observados en K. nervosa al ser sometida a corte, con una mayor acumulación de nuevos asimilados en las hojas verdes de plantas cortadas y muy pocos asimilados a la producción de tallos y raíces; mientras que en plantas control hubo una gran distribución de asimilados a la producción de tallos (Ruess et al. 1983, Wallace et al. 1985).

Los cambios en la distribución de asimilados por efecto del corte, modifica el contenido de nutrientes y fibra en las gramíneas. Este hecho es observado en los resultados de concentración de nitrógeno foliar, donde las plantas recién cortadas presentan una mayor concentración de nitrógeno en las hojas. También Georgiadis and McNaughton (1990) observan que los valores de fibra nutricional son mas elevados en las áreas con una mayor intensidad de pastoreo; sugieren que a través del pastoreo los herbívoros regulan las propiedades nutricionales de las plantas con un incremento en los niveles de nutrientes en el suelo y por cambios en la composición de las especies.

##### 5.- Potencial hídrico foliar

Los resultados de potencial hídrico foliar observados tienen un patrón diario similar al encontrado para especies  $C_4$  de los Llanos venezolanos (Goldstein et al. 1990); sin embargo los

valores son un poco mas altos. Esto nos indica que aunque haya una disminuci3n del potencial h3drico foliar en las horas del mediod3a, no existe un d3ficit h3drico que afecte los procesos de asimilaci3n de CO<sub>2</sub>, es decir que no hay un cierre estom3tico en estas horas.

Por otro lado la no existencia de diferencias en el potencial de los diferentes d3as medidos, nos indica en primer lugar que no hay limitaciones en la disponibilidad de agua en el suelo, y que el corte no modifica los procesos de conductancia de agua en el continuo suelo-planta-aire.

#### D.- DISCUSION GENERAL

Los tres principales procesos de producción y crecimiento han sido analizados por separado, sin embargo el patrón de funcionamiento de estos tres principales parámetros están estrechamente relacionados. No podemos desvincular los procesos de producción de biomasa aérea con los cambios en el tejido foliar y las tasas de intercambio gaseoso.

En los aspectos teóricos consideramos y definimos al crecimiento compensatorio como un conjunto de cualidades adaptativas que permiten a la planta un completo desarrollo en equilibrio con con el ecosistema. Este conjunto de cualidades esta formado por mecanismos de tipo fisiológico y procesos indirectos desencadenados por la defoliación, cuyo patrón de funcionamiento va estar determinado, además de la defoliación (frecuencia e intensidad), por otros factores externos. Dentro de estos factores externos consideramos la competencia, la historia evolutiva de la planta y las condiciones ambientales y disturbios a los cuales está sujeta la especie en su ambiente (estrés hídrico, fuego, radiación, precipitación).

P. maximum es una especie cuyo desarrollo evolutivo está ligado a la presión de pastoreo (especie paleotropical), a diferencia de las especies nativas (neotropicales), razón por la cual esta planta presenta un rápido crecimiento cuando es sometida al corte. A este respecto se ha encontrado que las especies que han evolucionado bajo presión de pastoreo, presentan una mayor respuesta de crecimiento cuando son sometidas a la

defoliación (corte o pastoreo) (Caldwell et al. 1981, Detling and Painter 1983, Nowak and Caldwell 1984).

Las tasas fotosintéticas de A. desertorum y A. spicatum sometidas a corte fueron mayores que sus respectivos controles (sin corte), sin embargo A. desertorum que es una gramínea tolerante al pastoreo observó tasas asimilatorias mas altas que A. spicatum, especie que evolucionó sin presión de pastoreo (Caldwell et al. 1981). Este hecho indica que la evolución bajo presión de pastoreo conlleva a una mejor capacidad fotosintética de respuesta a la defoliación; sin embargo A. desertorum presentó una mayor área foliar luego del corte con respecto a A. spicatum (Caldwell et al. 1981).

Por otro lado cuando se compara la respuesta fotosintética de una misma especie pero con diferente historia de presión de pastoreo las diferencias no son significativas, este es el caso de A. smithii que presentó tasas asimilatorias mucho mas altas en plantas defoliadas en relación a plantas control; pero no hubo diferencias entre las tasas asimilatorias de las dos poblaciones o colonias de plantas con y sin historia de pastoreo (Detling and Painter 1983); sin embargo al observar los cambios en la tasa de crecimiento de esta especie, Polley and Detling (1988), encuentran que A. smithii del lugar con fuerte pastoreo presenta una R significativamente mas alta que en plantas colectadas en áreas no pastoreadas. Vemos en esta experiencia como las plantas que tienen una historia de fuerte pastoreo también evidencian una mayor capacidad de respuesta a la defoliación.

El comportamiento de P. maximum frente a la defoliación periódica sugiere una serie de mecanismos de respuesta acoplados que le permiten una rápida restauración del tejido foliar asimilatorio y del crecimiento general de la planta, siguiendo los señalamientos expresados en la hipótesis del crecimiento compensatorio.

El crecimiento de P. maximum después del corte puede ser descrito a través de un modelo gráfico donde se presentan los principales mecanismos observados en los resultados y tomando en consideración aspectos reseñados en la literatura (Fig. 67). En este modelo se consideran dos factores importantes: la competencia y la historia evolutiva de la especie, ambos factores determinan un tipo especial de respuesta.

El modelo parte de la consideración de P. maximum como una especie que ha evolucionado bajo la presión de pastoreo, y que además ha sido seleccionada para su uso como forraje. También consideramos que la especie es favorecida competitivamente frente a otras especies por efecto del corte, ya que en experiencias llevadas a cabo sobre el efecto del corte y la fertilización en la producción primaria de una sabana manejada, hemos encontrado que P. maximum aumenta su cobertura en relación a otras especies cuando han transcurrido varios cortes sucesivos a una determinada frecuencia (Sarmiento et al. en preparación).

Se ha encontrado que la defoliación, asociada con una fuerte competencia reduce significativamente la biomasa foliar en pastizales con mezclas de gramíneas (Archer and Detling 1984).

Jaramillo and Detling (1988) sugieren que B. gracilis, una especie forrajera resistente al pastoreo, posee una estrategia de tolerancia al pastoreo debido entre otras cosas a su bajo porte, lo cual la hace mas competitiva frente a otras especies en condiciones de pastoreo.

En L. lanatum se encontró que el corte favoreció su crecimiento en condiciones de competencia frente a otras dos gramíneas (Raventós 1991), al igual que B. gracilis esta especie es de bajo porte o "basal" (Sarmiento y Monasterio 1983). Esto confirma los señalamientos hechos por McNaughton (1986) de que las gramíneas bajas o basales se ven favorecidas competitivamente frente a las altas por efecto del pastoreo.

También se ha encontrado que la defoliación disminuye los efectos negativos de competencia; Banyikwa (1988) estudiando la respuesta en el crecimiento de dos gramíneas de la sabana de Serengeti (D. macroblephara y S. ioclados) bajo efecto de la defoliación, competencia y fertilización con nitrógeno, encuentra que la producción de plantas defoliadas y en competencia dependiente de la densidad disminuye un 42% en relación a plantas control (sin competencia y sin defoliación); mientras que plantas no defoliadas y sometidas a competencia dependiente de la densidad, presentaron una reducción en la producción del 60% en relación a plantas control.

#### Descripción del modelo

Se señalan cuatro puntos de referencia en el tiempo, que

determinan tres etapas o periodos de crecimiento diferentes en cuanto a la respuesta. El primer punto corresponde al momento en el cual se realiza el corte, cuando la planta pasa de un estado de crecimiento "normal", a un estado en el cual su biomasa aérea ha desaparecido casi por completo. A partir de este punto se sucede una etapa que denominamos de recuperación o tiempo de recuperación, en la cual la tasa asimilatoria de  $\text{CO}_2$  (A), y la tasa de asimilación neta (TAN) van en aumento hasta alcanzar el máximo en el punto dos.

Durante este tiempo de recuperación se inicia el crecimiento de una nueva generación de hojas que alcanza su madurez en el punto dos. También es importante señalar que al graficar los puntos de concentración de nitrógeno foliar después del corte (Fig. 68) encontramos que tiene un patrón de comportamiento similar al observado en la tasa asimilatoria de  $\text{CO}_2$ ; este resultado indica que la tasa de asimilación aumenta también por un aumento en la [N] foliar el cual está ligado a los procesos asimilatorios (Field and Mooney 1986).

Durante la etapa de recuperación, la producción de hojas por vástagos es máxima, hay una disminución de la biomasa subterránea y un traslado de sustancias de reserva hacia el tejido aéreo remanente. La distribución de nuevos asimilados está destinada a la formación de tejido foliar. La tasa de crecimiento (R) es máxima durante esta etapa.

A partir del punto dos continúa una segunda fase, denominada etapa de compensación, en la cual A y TAN disminuyen lentamente y

# FIGURA 67. MODELO DE CRECIMIENTO DE *Panicum maximum* COMO RESPUESTA AL

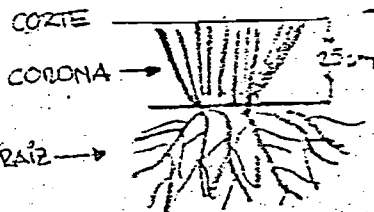
## MODELO DESCRIPTIVO DE LAS FASES DE CRECIMIENTO

VARIACION DE PARAMETROS DE CRECIMIENTO: TASA DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> (—), TASA DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> (—), AREA FOLIAR (—), ORGANOS REPRODUCTIVOS (—) Y TASA DE CRECIMIENTO TEC

### FASE DE RECUPERACION

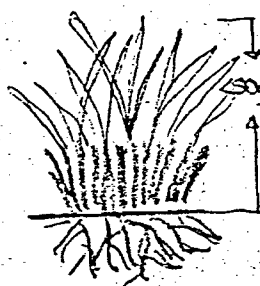
3 DIAS.

- AUMENTO DE LA TASA ASIMILATORIA DE CO<sub>2</sub> HASTA ALCANZAR EL MAXIMO VALOR.
- MANCHOS VALORES DE R.
- AUMENTO DE LA TASA DE ASIMILACION VETA
- DISTRIBUCION DE B.S.
- PRODUCCION Y ASORPCION DE NUEVAS HOJAS
- TRANSPORTE DE SUST. RESERVA HASTA EL TEJIDO SECO
- AUMENTO EN LA [N] foliar.
- DISTRIB. NUEVA ASIMIL. EN EL TEJIDO FOLIAR.



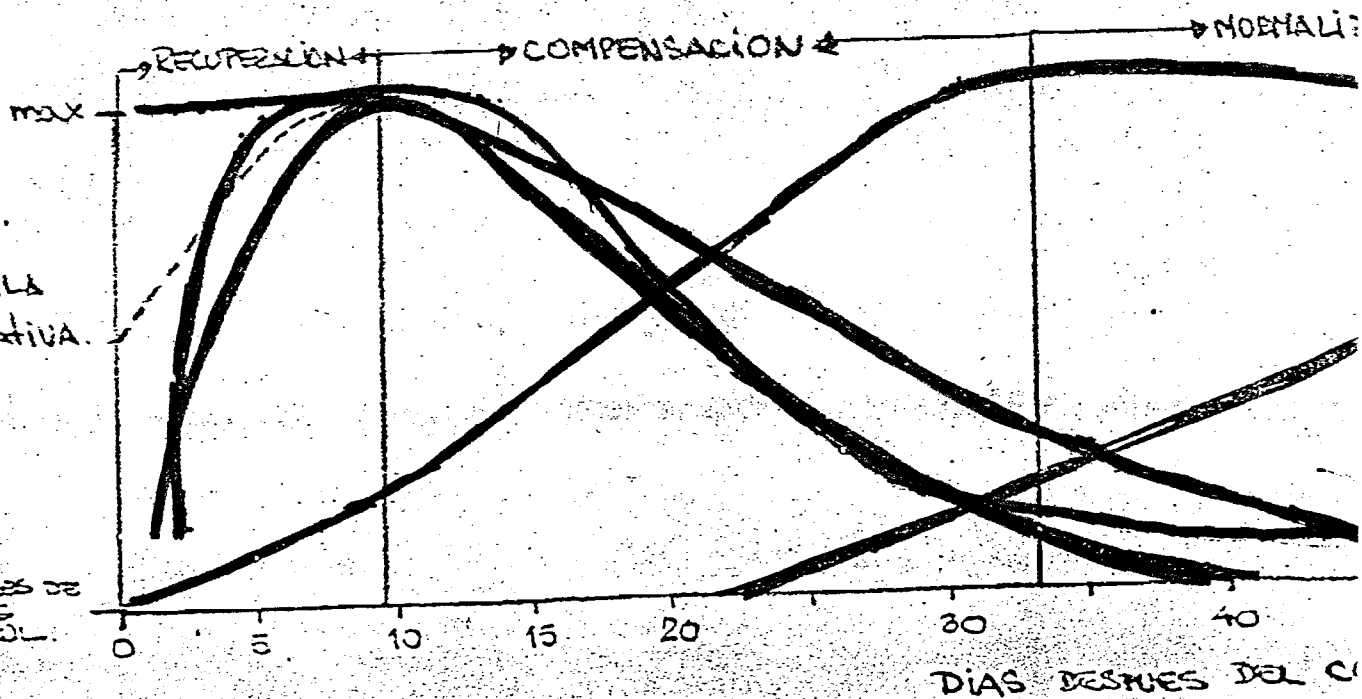
### FASE DE COMPENSACION

9 DIAS.



- DISTRIBUCION LENTA DE LAS DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> A VALORES > PLANTAS CONTROL
- AUMENTO RAPIDO DEL AREA FOLIAR A VALORES > Im
- AUMENTO DE B.S.
- DISTR. NUEVA ASIMILADOS TEJIDO FOLIAR PRINCIPAL
- MAXIMA PRODUCCION Y EFICIENCIA DE USO AL DE LA FASE (34 dia)
- DISMINUCION POR POCO DE LA [N] foliar.
- AUMENTO Y PROD. DE HOJAS

CONDICIONES: CORTE A 25 cm, FRECUENCIA 30 dias, DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA, FERTILIZACION CON NPK, DENSIDAD DE 1 PLANTA POR M<sup>2</sup>, EPOCA DE CRECIMIENTO DURANTE LA ESTACION HUMEDA

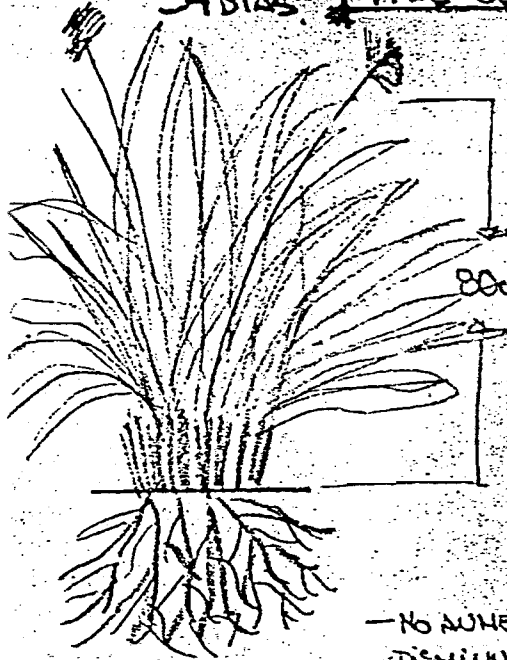


Escala Cuantitativa

DIAS DESPUES DEL C

CRECIMIENTO R (—), CONCENTRACION DE NITROGENO FOLIAR (---)

34 DIAS ← FASE DE NORMALIZACION y/o REPRODUCCION →



- DISMINUCION DE LA TASA DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> A VALORES DE PLANTAS CONTROL

80cm

- MINIMOS VALORES DE R, CAIDA EXPONENCIAL.

- DISTRIBUCION DE NVC. ASIMILADOS A ESTRUCTURAS DE SOSTEN Y/O REPRODUCTIVAS

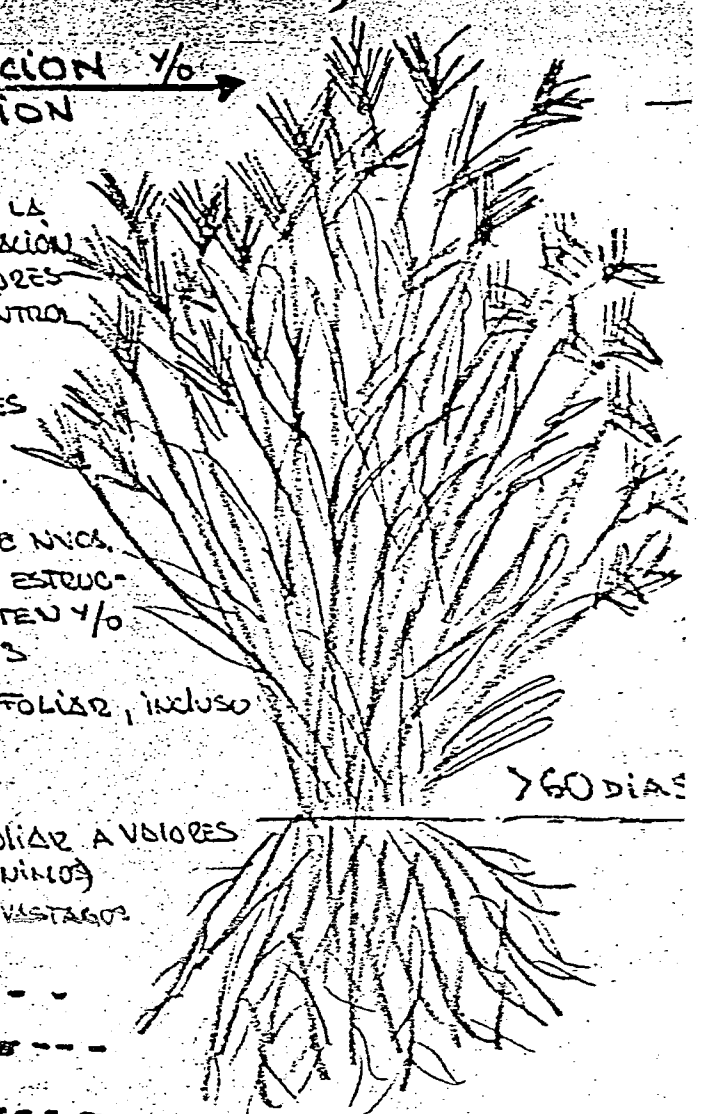
- NO AUMENTO DEL AREA FOLIAR, INCLUSO DISMINUCION DEL AREA

- AUMENTO DE B.S.

- DISMINUCION DE LA [N] FOLIAR A VALORES DE PLANTAS CONTROL (MINIMOS)

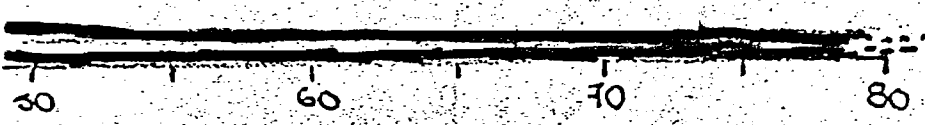
- ENGROSAMIENTO DE LOS VESTAGOS

- MAXIMA FLORACION



60 DIAS

y/o REPRODUCCION ← - - - - -



Eulogio  
Sep 92

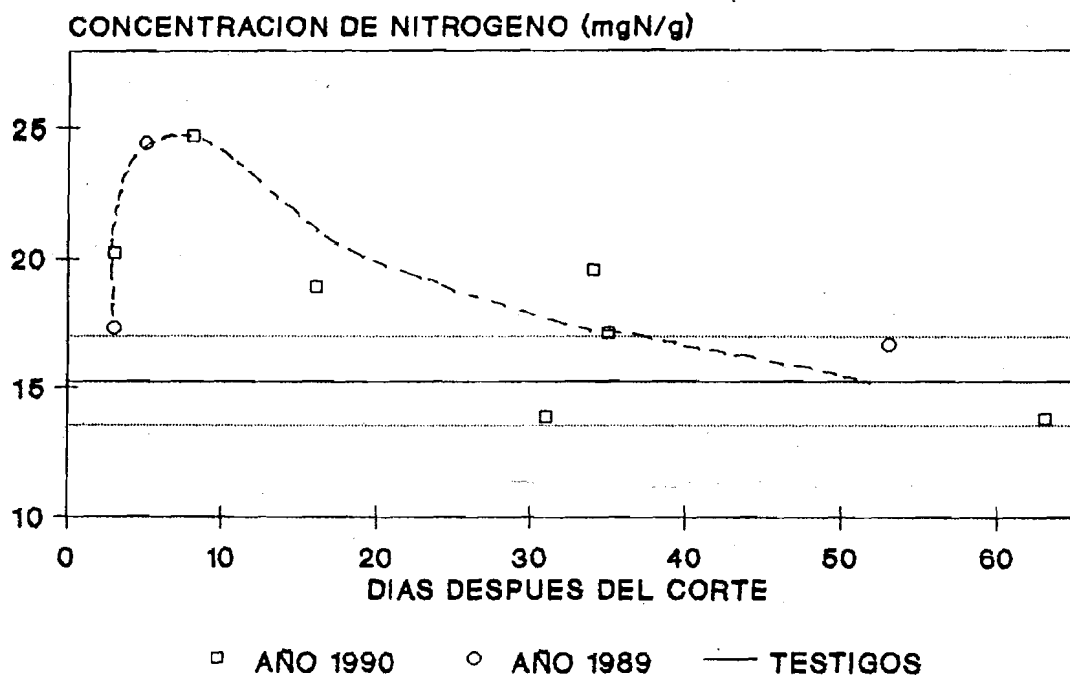
el área foliar aumenta rápidamente de de  $0,25 \text{ m}^2$  a mas de  $1 \text{ m}^2$  en el punto tres, fin de la etapa de compensación. R también disminuye y la producción de nuevas hojas decae en favor de un aumento o crecimiento. La concentración de nitrógeno foliar empieza a disminuir lentamente, lo que indica un suministro continuo de nutrientes a toda la planta, diluyendose al aumentar el tejido foliar.

Llamamos a esta etapa de compensación, porque se logra reestablecer la superficie asimilatoria de la planta y en el punto tres, al final de esta etapa, se consigue una producción máxima a la frecuencia de corte de 30 días y la altura de corte de 25 cm (frecuencia e intensidad del corte moderados), en relación con los otros tratamientos de corte, y una producción eficiente, desde el punto de vista de su uso como forraje, en comparación con las plantas control no defoliadas.

Durante esta segunda fase la distribución de asimilados es hacia en tejido foliar principalmente, y la biomasa subterránea empieza a recuperarse después de trasladar sus reservas al tejido aéreo. La tasa de crecimiento R disminuye rápidamente, mas no decae a puntos extremadamente bajos como los observados en la siguiente fase.

La última fase se denomina etapa de normalización y/o reproducción, ya que durante ella los mecanismos fisiológicos de rápido crecimiento se atenúan a valores normales observados en plantas no defoliadas. La producción de biomasa aérea disminuye un poco, R disminuye a valores muy bajos y la distribución de

**Fig. 68. Variación de la concentración de nitrógeno foliar para los 60 días siguientes al corte. Se presenta una curva ajustada a los puntos.**



nuevos asimilados esta destinada en gran proporción a órganos de sostén. En el crecimiento de vástagos se observa la diferenciación de inflorescencias, cuya aparición va a depender también del ritmo fenológico. Esta fase concluye en el punto cuatro, donde la planta ha recuperado la fisonomía y arquitectura de una planta control no sometida al corte, con una altura que puede sobrepasar los 3 m, y donde predominan vástagos gruesos y lignificados.

Este modelo de crecimiento de P. maximum después del corte se presenta bajo las condiciones naturales que prevalecieron durante la experiencia (disponibilidad de agua, luz y nutrientes a través de la fertilización, sin cambios bruscos de temperatura); por lo tanto cambios en estos factores ambientales pueden modificar la respuesta. Uno de los posibles cambios en el patrón de crecimiento es el alargamiento de la etapa de recuperación y compensación por una disminución en la disponibilidad de agua, luz o nutrientes en el ambiente, que repercute en la tasa de crecimiento, el traslado de sustancias y la absorción de CO<sub>2</sub>.

Los tres principales mecanismos observados son el aumento en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, aumento en la tasa de crecimiento a través de diversos procesos fisiológicos, y el aumento en la concentración de nitrógeno foliar.

Una hipótesis sugerida para explicar el aumento en la tasa de crecimiento, se basa en determinar la intensidad del estrés creado por los factores ambientales ya mencionados, y por el

estrés autoimpuesto. El nivel de estrés puede ser considerado en tres aspectos principales (Oosterheld and McNaughton 1991): primero R de plantas no defoliadas será diferente a diferentes niveles de estrés y por lo tanto la cantidad de cambio en R necesaria para la compensación, también será diferente; en segundo término, el nivel de estrés puede afectar la capacidad de respuesta de las plantas al pastoreo con un incremento en R de la magnitud necesaria para la compensación, y tercero el pastoreo puede atenuar o aumentar el efecto del estrés.

El estrés autoimpuesto (Oosterheld and McNaughton 1991) es el resultado del incremento de biomasa y en consecuencia un aumento de los requerimientos nutritivos en relación a su disponibilidad; este efecto es observado cuando las plantas han crecido durante varias semanas a una densidad constante y a un mismo nivel de disponibilidad de recursos, y R disminuye con el tiempo (Hunt 1982, Causton and Venus 1981 citados por Oosterheld and McNaughton 1991). Oosterheld and McNaughton (1991) encuentran que la defoliación elimina el estrés autoimpuesto por la acumulación de tejido viejo y muerto, y esta eliminación contraresta el efecto negativo de la pérdida de biomasa.

Además de los mecanismos antes mencionados hay que considerar en el modelo la forma de disponibilidad de nutrientes, ya que los resultados en los tratamientos de fertilización indican que la fertilización química con nitrógeno, fósforo y potasio conducen a una mayor producción y que esta fertilización debe realizarse en diferentes dosis, ya que el efecto del

fertilizante solo dura pocas semanas.

En nuestra experiencia hemos analizado los procesos en un nivel ontogénico, sin embargo los cambios que se pueden producir por efecto de la defoliación a un nivel de análisis de ecosistema son también de importancia y pueden conducir a modificaciones en la estructura y funcionamiento del mismo. Estas modificaciones son principalmente en la PPN del ecosistema, cambios en el flujo de materia y energía entre los distintos compartimientos, y modificación de la estructura de la vegetación.

## VI. - CONCLUSIONES

### A.- ASPECTOS TEORICOS

La herbivoría es una de la principales relaciones entre las plantas y los animales, y puede ser vista como un proceso que desencadena una serie de cambios a diferentes escalas de tiempo. La interacción dinámica constante entre plantas y animales a través del tiempo origina un proceso evolutivo que actúa como factor colaborador en la regulación de la distribución y abundancia de las plantas y los herbívoros.

La herbivoría es un proceso de coevolución donde las adaptaciones de las plantas para evitar la depredación o resistirla conlleva a cambios adaptativos en los animales, es decir, que la evolución de los animales depende de la evolución de las plantas y viceversa.

A nivel ecológico la herbivoría es un proceso que sirve de enlace dentro de los compartimientos del ecosistema, y genera un mayor número de relaciones que originan una mayor diversidad y por lo tanto pudiera contribuir a la estabilidad del sistema.

Una de las respuestas de las plantas a la herbivoría es el crecimiento compensatorio, el cual se define como un conjunto de cualidades adaptativas de las plantas a moderados niveles de defoliación, que implica un mayor fitness. Estas adaptaciones le permiten, a través de una serie de respuestas de tipo fisiológico controladas genéticamente y de procesos externos indirectos como resultado de la defoliación, un completo desarrollo de la planta.

Tres hipótesis de crecimiento compensatorio son sugeridas

como respuestas a la defoliación: la primera que los herbívoros causan daño y efectos deletereos en las plantas; la segunda que las plantas pueden compensar su crecimiento a bajas tasas de herbivoría sin ningún cambio en el fitness, y la tercera que a moderados niveles de herbivoría puede ocurrir una sobrecompensación en el crecimiento de la planta y un incremento en su fitness.

Un conjunto de mecanismos externos e internos de crecimiento compensatorio son sugeridos como respuesta a la defoliación. Los principales mecanismos son: el aumento en la intensidad de luz, incremento en la tasa fotosintética, mejor suministro de agua, mejor suministro de nutrientes, modificación directa del metabolismo, activación de meristemas, aumento en la tasa de elongación y división celular y modificación de los patrones de distribución de asimilados.

## B.- RESULTADOS Y DISCUSIONES

La biomasa y producción aérea fué mayor en las plantas control, no cortadas, y dentro de estas plantas fué mucho mayor la producción en las plantas fertilizadas con NPK.

En las plantas cortadas, la biomasa y producción aérea fué mayor con una frecuencia de corte de 30 días y una altura de 25 cm. En la experiencia de fertilización, la producción fué mayor en plantas fertilizadas con NPK.

Se observó una disminución en la biomasa subterránea en los días siguientes al corte. En la experiencia con fertilización las plantas control acumularon mayor cantidad de biomasa subterránea;

mientras que en los tratamientos de corte las plantas sin fertilizante presentaron mayores valores de biomasa subterránea.

La tasa asimilatoria de CO<sub>2</sub> puntual fué mucho mayor en las hojas maduras de plantas sometidas a corte en relación con plantas control. Se encuentran diferencias en la respuesta fotosintética a la RFA, que varían de acuerdo con el tiempo transcurrido después del corte.

Las tasas asimilatorias de hojas de plantas con menos de 5 días después del corte presentan una notable sensibilidad cuando la temperatura sobrepasa los 38°C; pero luego de 9 días del corte no se observa esta sensibilidad.

Los cursos diarios de RFA de los años 89 y 90 muestran un comportamiento similar con máximos de radiación entre las 11 y 15 horas, con valores entre 2200 y 2500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Existe una relación directa y positiva entre la tasa transpiratoria y la tasa asimilatoria, lo cual indica que a mayor transpiración, mayor es la asimilación.

Las tasas de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> muestran una patrón de variabilidad después del corte, con un rápido aumento en los primeros 9 días cuando alcanza los máximos valores y luego una disminución lenta hasta alcanzar valores similares a las plantas control.

Las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> observadas con el sistema cerrado de medición muestran resultados similares a los obtenidos con el sistema abierto. Con este sistema se logra una visión mas amplia del comportamiento de la planta en conjunto, donde se

observan las altas tasas de respiración en los primeros tres días después del corte.

El área foliar aumenta de manera rápida luego del corte, pero se observa un mayor crecimiento en las plantas cortadas cada 30 días a 25 cm.

La tasa de crecimiento (R) y tasa de crecimiento relativo (TCR) son muy altas en los primeros 15 días después del corte y disminuyen de forma exponencial a valores muy bajos para los siguientes períodos de crecimiento.

La distribución de nuevos asimilados en las plantas control es hacia tejido de conducción y sostén, mientras que las plantas cortadas al cabo de 30 días tiene casi un 60% de su biomasa en tejido asimilatorio (láminas foliares).

La concentración de nitrógeno foliar sigue un patrón de variación después del corte similar al observado para la tasa asimilatoria, con los valores mas bajos en las plantas control.

El análisis de los resultados sugiere que P. maximum tiene diferentes mecanismos de crecimiento compensatorio como respuesta al corte, sobre todo en el aumento de la tasa asimilatoria y la tasa de crecimiento en relación a plantas no cortadas. Esta serie de mecanismos podrian definirse como cualidades adaptativas a la defoliación.

Aunque la producción aérea fué menor en plantas cortadas, desde el punto de vista de su utilización como forraje, las plantas cortadas a una altura de 25 cm cada 30 días y con un suministro de nutrientes por fertilización con NPK son las de

mayor producción y eficiencia.

Al integrar todos los procesos y mecanismos desencadenados en la planta por efecto del corte en un modelo gráfico, se pueden definir tres fases de crecimiento. La primera fase se denomina "recuperación" y en ella se presenta un aumento en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y crecimiento, hasta alcanzar un máximo alrededor de los 9 días, a partir de este punto se inicia la segunda fase "compensación", con un aumento notable en el área foliar; esta fase culmina alrededor de 30 días cuando se tiene la máxima producción de biomasa y la mayor eficiencia de uso forrajero. La tercera fase "normalización y/o reproducción" se caracteriza por una disminución bastante significativa de la tasa de crecimiento, normalización de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> a valores de plantas no cortadas, distribución de asimilados a órganos de conducción y sostén, y cambios en la arquitectura de la planta hasta obtener una altura y porte similar al de plantas cortadas.

Los resultados obtenidos en este trabajo, complementados con los obtenidos en trabajos anteriores (Chacón y Sarmiento 1992, Chacón et al. 1992) han permitido tener una visión mucho más completa de los procesos y mecanismos que permiten a P. maximum responder al corte; sin embargo quedan aún por investigar los procesos que ocurren bajo el suelo, ya que la información obtenida al respecto es insuficiente, en este sentido quedan muchas interrogantes por responder.

Otro aspecto a estudiar bajo el tema del crecimiento

compensatorio, se relaciona con las gramíneas del neotrópico, las cuales tienen una historia y evolutiva con bajas presiones de herbivoría.

La discusión a la evidencia está abierta.

## VII. BIBLIOGRAFIA

- Acevedo, D. 1988. Economía hídrica de dos agroecosistemas tropicales: una pastura permanente y un cultivo de maíz. Tesis de Licenciatura. CIELAT, Fac. Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida.
- Archer, S. and Detling, J.K. 1984. The effects of defoliation and competition on regrowth of tillers of two North American mixed-grass prairie graminoids. *Oikos* 43: 351-357.
- Banyikwa, F.F. 1988. The growth response of two East African perennial grasses to defoliation, nitrogen fertilizer and competition. *Oikos* 51: 25-30.
- Beadle, C.L. 1987. Plant growth analysis. En J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long and J.M.O. Scurlock (eds). pp 20-25. *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. 2nd. Edition. Pergamon Press England.
- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.* 127: 870-892.
- Belsky, A. J. 1987. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *Am. Nat.* 129: 777-783.
- Bertiller, M.B. and Defossé, G.E. 1990. Clipping effects upon primary productivity and senescence: study case on *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi in a Patagonian semiarid grassland, Argentina. *Acta Oecologica* 11(1): 79-92.
- Caemmerer, S.von and Farquhar, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson, D.A., Nowak, R.S. and Dzurec, R.S. 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50: 14-24.
- Chacón, E. 1989. Estudio de la producción primaria de una gramínea tropical bajo diferentes frecuencias de corte y su interpretación en base a la dinámica de las superficies asimilatorias. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Chacón, E. y Sarmiento, G. 1992. Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea forrajera tropical, *Panicum maximum*, sometida a diferentes frecuencias de corte. *Suelo y Planta*. En prensa.

- Chacón, E., Rada, F. y Sarmiento, G. 1992. Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimización del manejo de *Panicum maximum* sometido a diferentes frecuencias de corte. Suelo y Planta. En prensa.
- Checa, J. 1978. Guinea, *Panicum maximum*. Temas de Orientación Agropecuaria. Nro. 134. Colombia.
- Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P. and Scurlock, J.M.O. (eds) 1987. Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. 2nd Edition. Pergamon Press. England.
- Coughenour, M. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 852-863.
- Coughenour, M.B., McNaughton, S.J. and Wallace, L.L. 1984. Simulation study of East-African perennial graminoid responses to defoliation. *Ecological Modelling* 26: 177-201.
- Detling, J.K., Dyer, M.I. and Winn, D.T. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41: 127-134.
- Detling, J.K. and Painter, E.L. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass population with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57: 65-71.
- Dyer, M.I. 1975 The effects red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus* L.) on biomass production of corn grains (*Zea mays* L.). *J. Appl. Ecol.* 12:719-726.
- Field, C. and Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants. On the economy of plant form and function. Givnish, T.J. (ed). 25 - 55. Cambridge University Press. Cambridge.
- Georgiadis, N.J., Ruess, R.W., McNaughton, S.J. and Western, D. 1989. Ecological conditions that determine when grazing stimulates grass production. *Oecologia* 81: 316-322.
- Georgiadis, N.J. and McNaughton, S.J. 1990. Elemental and fibre contents of savanna grasses: variation with grazing, soil type, season and species. *J. Appl. Ecol.* 27: 623-634.
- Gifford, R.M. and Marshall, C. 1973. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Aust. J. of Biol. Sci.* 26(3): 517-526.
- Gold, W.G. and Caldwell, M.M. 1989. The effects of the spacial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. *Oecologia* 80: 289-296.

- Goldstein, G., Rada, F., Canales, J. y Azócar, A. 1990. Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. En Sarmiento, G. (ed). Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. pp 219-242. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Hartnett, D.C. 1989. Density- and growth stage-dependent responses to defoliation in two rhizomatous grasses. *Oecologia* 80: 414-420.
- Harvard-Duclos, B. 1969. Las plantas forrajeras tropicales. Editorial Blume. Barcelona, España.
- Heitschmidt, R.K., Price, D.L., Gordon, R.A. and Frasure, J.R. 1982a. Short duration grazing at the Texas Experimental Ranch: effects on aboveground net primary production and seasonal growth dynamics. *Journal of Range Management* 35(3): 367-372.
- Heitschmidt, R.K., Frasure, J.R., Price, D.L. and Rittenhouse. 1982b. Short duration grazing at the Texas Experimental Ranch: I. Weight gains of growing heifers. *Journal of Range Management* 35: 375-379.
- Hik, D.S. and Jefferies, R.L. 1990. Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. *Journal of Ecology* 78: 180-195.
- Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K. and Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51(1): 14-18.
- Hodgson, J., Birchan, J., Grant, S. and King, J. 1981. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilisation. En C. Wright (ed). *Plant Physiology and Herbage Production*. L.M. Press. N. Ireland.
- Jameson, D.A. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review*. 29(4): 532-594.
- Jaramillo, V.J. and Detling, J.K. 1988. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69(5) 1599-1608.
- Karban, R. and Myers, J.H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- Krebs, Ch.J. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Segunda Edición. Harla, México.

- Kumar, A. and Joshi, M.C. 1972. The effects of grazing on the structure and productivity of the vegetation near Pilani, Rajasthan, India. *J. Ecol.* 60: 665-674.
- Lacey, J.R. and van Poolen, H.W. 1981. Comparison of herbage production on moderately grazed and ungrazed western ranges. *Journal of Range Management* 34(3): 210-212.
- Larcher, W. 1976. *Ecofisiología Vegetal*. Ediciones Omega. Barcelona, España.
- Long, S.P. and Hälgreen, J-E. 1987. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. En J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long and J.M.O. Scurlock (eds). pp 62-94. *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. 2nd. Edition. Pergamon Press. England.
- Ludlow, M.M. and Wilson, G.L. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, Leaf temperature, and leaf-air vapour pressure difference. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 449-470.
- Margalef, R. 1981. *Ecología*. Editorial Planeta, Barcelona, España.
- MARNR, 1985. Proyecto Orinoco - Apure. Información Ambiental y Ecología sobre los Llanos del río Orinoco. Dirección General Sectorial de Planificación y Ordenación del Ambiente.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983a. Physiological and Ecological Implications of Herbivory. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (eds). pp 657-677. *Physiology Plant Ecology III*. Encyclopedia of Plant Physiology New Series Volume 12C. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- McNaughton, S.J. 1983b. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55(3): 259-294.
- McNaughton, S.J. 1986. On plants and herbivores. *Am. Nat.* 128: 765-770.
- Muller, L. 1961. Un aparato microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*, 11: 17-25.

- Nowak, R.S. and Caldwell, M.M. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61: 311-318.
- Oesterheld, M. and McNaughton, S.J. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia* 77: 181-186.
- Oesterheld, M. and McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.
- Olson, B.E. and Richards, J.H. 1988. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos* 51: 374-382.
- Parsons, A.J., Leafe, E.L., Collett, B. and Stiles, W. 1983a. The physiology of grass production under grazing. I. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology* 20: 117-126.
- Parsons, A.J., Leafe, E.L., Collett, P.D., Penning, and Lewis, J. 1983b. The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology* 20: 127-139.
- Pianka, P. 1982. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Polley, H.W. and Detling, J.K. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* 77: 261-267.
- Raventós, J. 1991. Competencia en tres gramíneas de la Sabana Estacional. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, Fac. Ciencias, ULA-Mérida, Vzla.
- Roberts, M.J., Long, S.P., Tieszen, L.L. and Beadle, C.L. 1987. Measurement of plant biomass and net primary production. En J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long and J.M.O. Scurlock (eds). pp 1-19. *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. 2nd. Edition. Pergamon Press. England.
- Rodríguez, P. 1989. *Notas de apoyo al estudio de las gramíneas*. Editorial America, Caracas.
- Ruess, R.W., McNaughton, S.J., and 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.

- Sarmiento, G. 1983. The savannas of Tropical America. En F. Bourliere (Ed.). Tropical Savannas. Elsevier. Amsterdam pp 245 - 228.
- Sarmiento, G. 1984a. Los ecosistemas y la ecosfera. Blume Ecología. Editorial Blume. Barcelona, España.
- Sarmiento, G. 1984b. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard University Press. Cambridge, Ma.
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En Sarmiento, G. (ed). Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. pp 15-56. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Sarmiento, G. and Monasterio, M. 1983. Life-forms and phenology. En F. Bourliere (ed). Tropical Savanna Ecosystems. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G., Monasterio, M. y Silva, J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. Acta Cient. Venezolana 22(2): 52-59.
- Silva, J., Monasterio, M. y Sarmiento, G. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. II. El Norte del estado Barinas. Acta Cient. Venezolana 22:60-71.
- Silva, J. y Sarmiento, G. 1976. Influencia de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación ecológica. Acta Cient. Venezolana 27:141-147.
- Sokal, R. and Rohlf, F.H. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman. San Francisco.
- Vickery, P.J. 1972. Grazing and net primary production of a temperate grassland. Journal appl Ecology 9: 307-314.
- Wallace, L.L. 1981. Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C<sub>4</sub> grass species, under different clipping and fertilization regimes. Oecologia 49: 272-278.
- Wallace, L.L., McNaughton, S.J. and Coughenour, M.B. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three african graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. Bot. Gaz. 145(2): 151-156.

Wallace, L.L., McNaughton, S.J., and Coughenour, M.B. 1985. Effects of clipping and four levels of nitrogen on the gas exchange, growth, and production of two East African graminoids. *Am. Jour. Bot.* 72: 222-230.

Whiter, R., Moir, T. y Cooper, J. 1966. Las gramíneas en la agricultura. FAO, Estudios Agropecuarios.



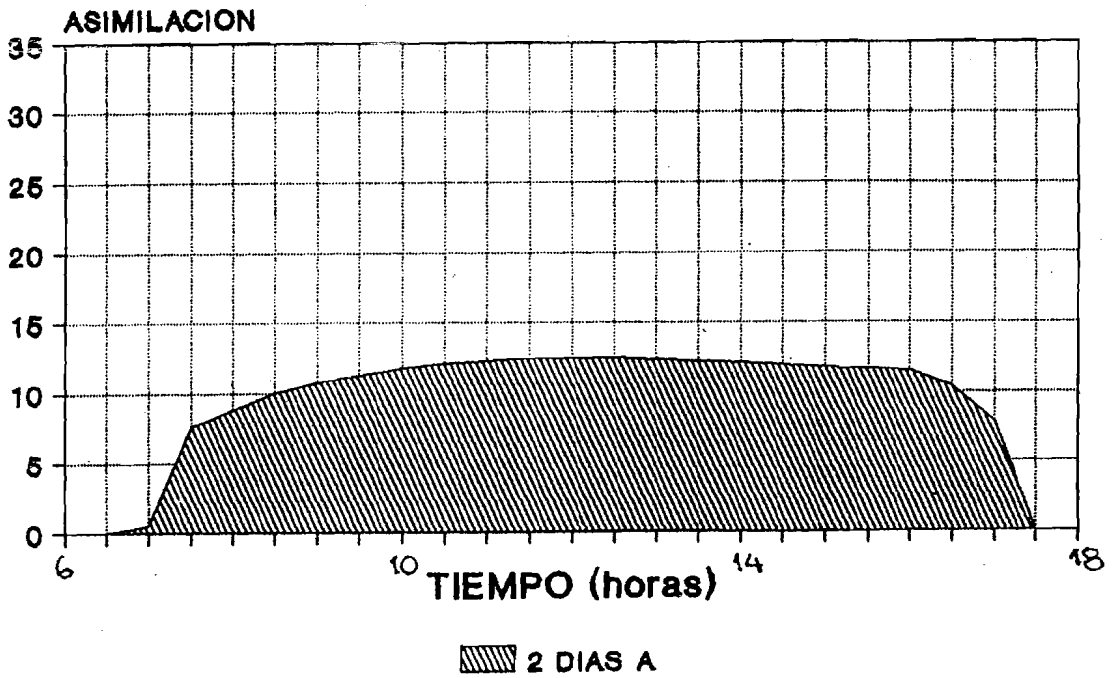
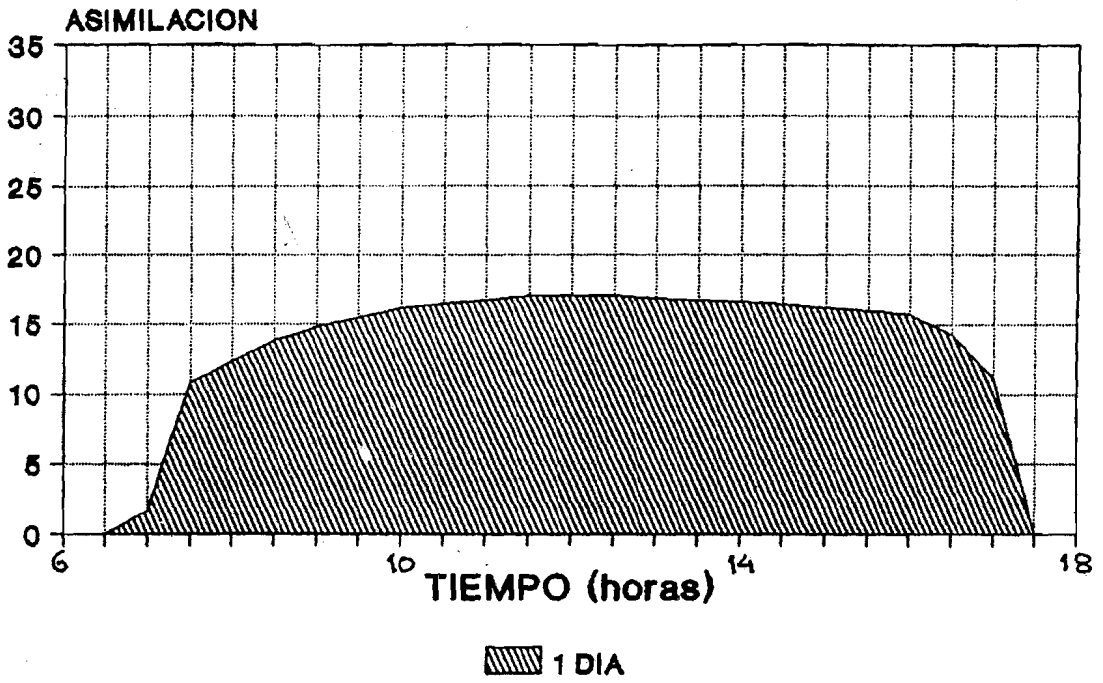
DDC	FECHA	T.	HOJA	TRATAMIENTO	a	e(Y)	b	e(b)	r2	R (%)
29	5 No	12	TODOS	15/25	-45.7	4.72	8.15	1.40	0.638	79.9
	Ju	12								
30	5 No	12	TODOS	TODOS	-51.8	5.05	9.21	0.66	0.650	80.6
	Ju	12								
31	9 Ju	17	MAD nue	15/15,15/25	-67.5	3.32	13.05	0.97	0.913	95.6
32	9 Ju	17	MAD vie	15/15,15/25	-15.7	1.81	2.98	0.53	0.665	81.6
33	9 Ju	17	MAD vie	45/15,45/25	-23.5	1.68	4.49	0.54	0.896	94.7
34	9 Ju	17	MAD nue	45/15,45/25	-55.9	6.50	10.60	1.95	0.694	83.3
35	9 Ju	17	MAD nue	15/15,15/25	-59.2	5.79	11.55	1.58	0.639	79.9
				45/15,45/25						
36	9 Ju	17	MAD vie	15/15,15/25	-15.5	2.25	3.05	0.55	0.586	76.5
				45/15,45/25						
37	11 No	19	MAD	45/25	-21.8	3.92	5.04	1.58	0.560	74.8
38	11 No	19	MAD	30/25	-35.6	3.17	7.26	1.00	0.882	93.9
39	11 No	19	MAD	15/25	-12.6	1.93	2.77	0.53	0.772	87.9
40	11 No	19	MAD	15/15	-20.9	1.48	3.88	0.80	0.772	87.9
41	11 No	19	MAD	30/15	-18.6	1.15	3.49	0.47	0.888	94.2
42	11 No	19	MAD	15/25,15/15	-14.9	1.76	3.02	0.35	0.702	83.8
				30/15,45/15						
43	11 No	19	MAD	45/25,30/25	-34.6	3.74	7.05	1.20	0.697	83.5
44	14 Ju	21	SEN-MAD	15/25	-18.1	1.62	3.84	0.75	0.688	82.9
45	14 Ju	21	SEN	15/15,15/25	-10.1	2.42	2.21	0.60	0.265	51.5
46	14 Ju	21	MAD-JUV	15/15,15/25	-41.6	3.97	7.94	1.41	0.550	74.2
47	17 No	24	MAD	45/25	-33.1	0.84	6.42	0.31	0.966	98.3
48	17 No	24	MAD	30/25	-23.7	1.47	4.71	0.53	0.861	92.8
49	17 No	24	MAD	15/25	-25.5	1.80	5.04	0.70	0.837	91.5
50	17 No	24	MAD	15/15	-29.3	2.04	5.79	0.82	0.795	89.2
51	17 No	24	MAD	30/15	-34.6	2.31	6.73	0.89	0.828	91.0
52	17 No	24	MAD	45/15	-25.3	2.14	4.92	0.87	0.728	85.3
53	17 No	24	MAD	TODOS	-23.0	2.11	4.79	0.40	0.663	81.4
54	0 Ju,	No	MAD	CONTROL	-10.7	3.43	2.72	0.38	0.413	64.3
55	0 Ju,	No	SEN	CONTROL	-6.9	1.59	1.50	0.31	0.430	65.6
56	0 Ju,	No	JUV	CONTROL	-23.3	2.44	4.79	0.50	0.703	83.8

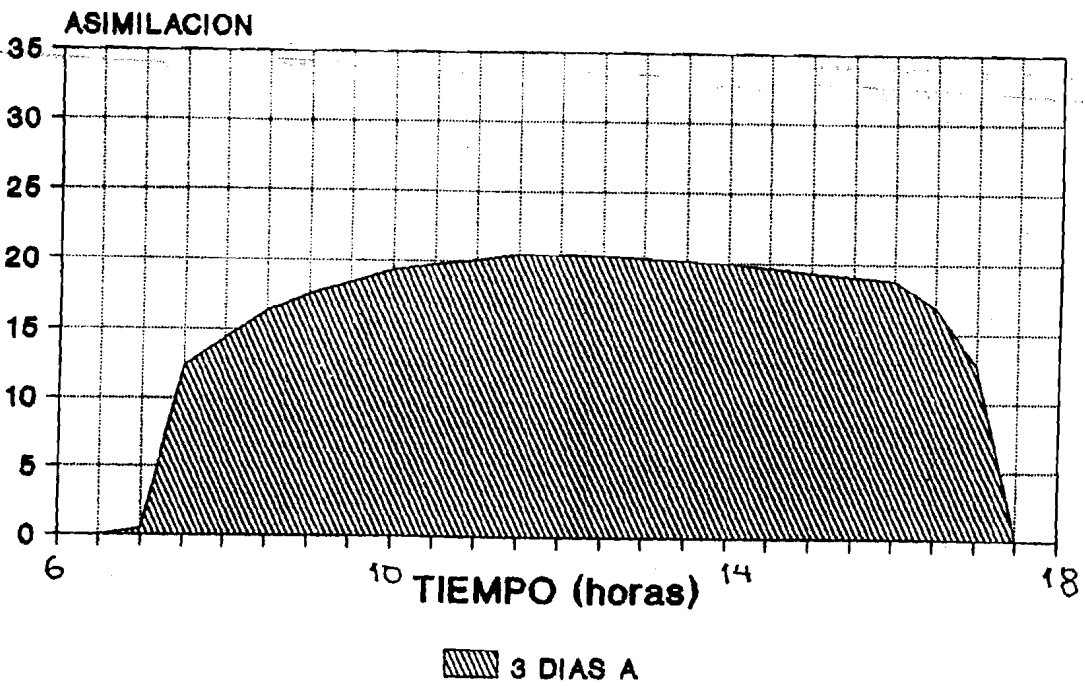
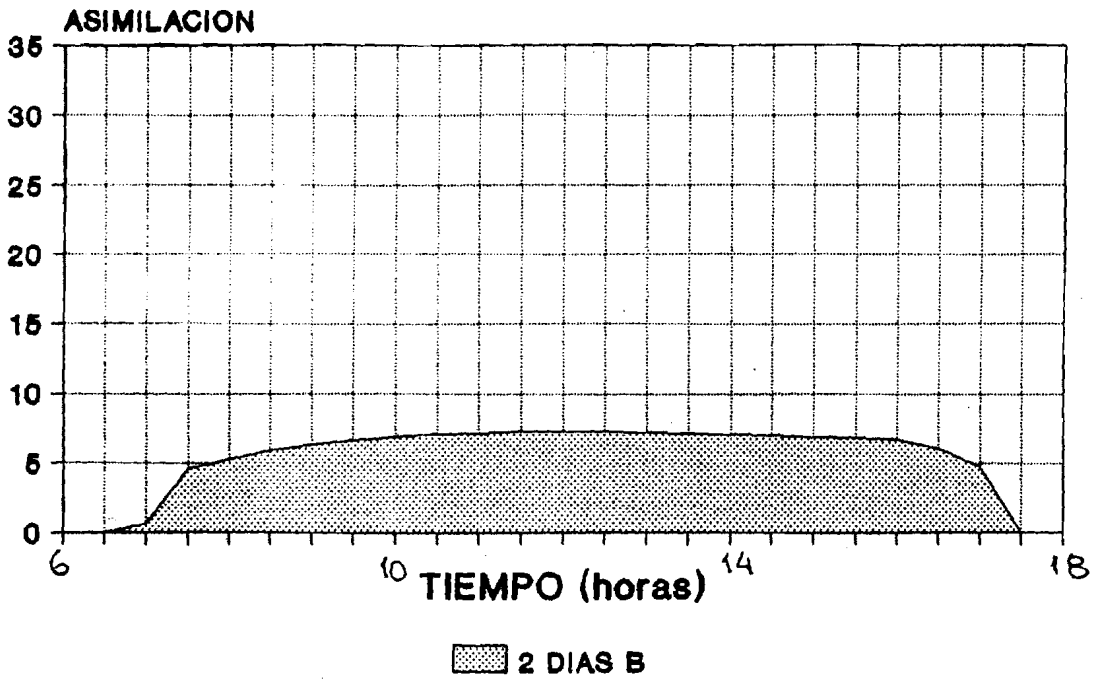
AÑO 1990

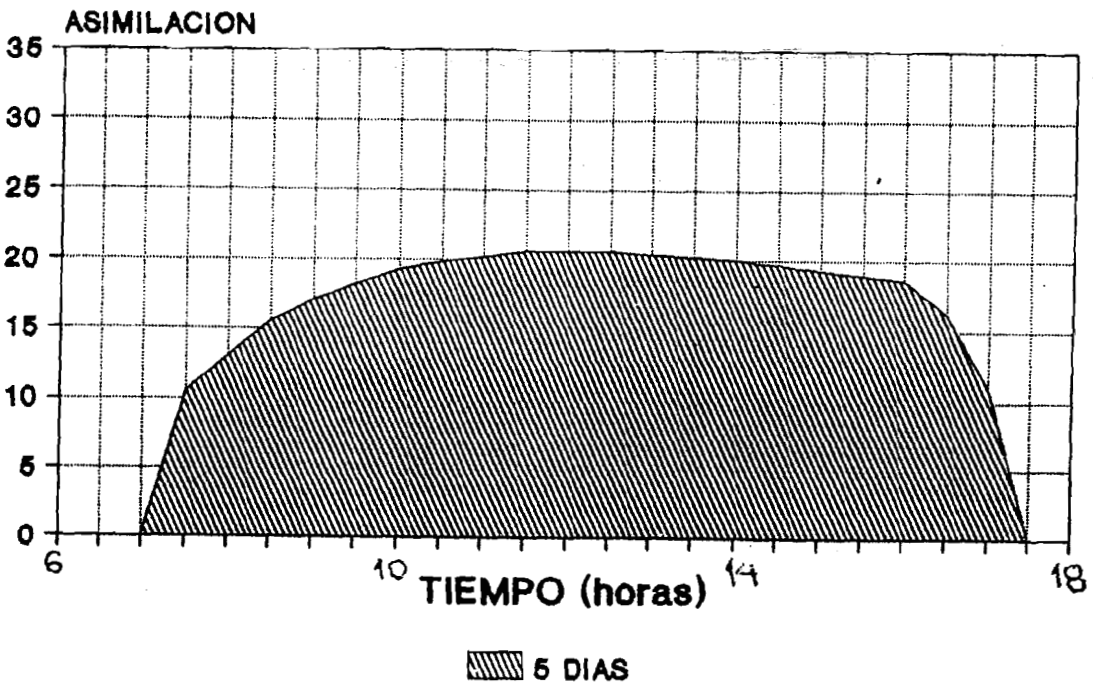
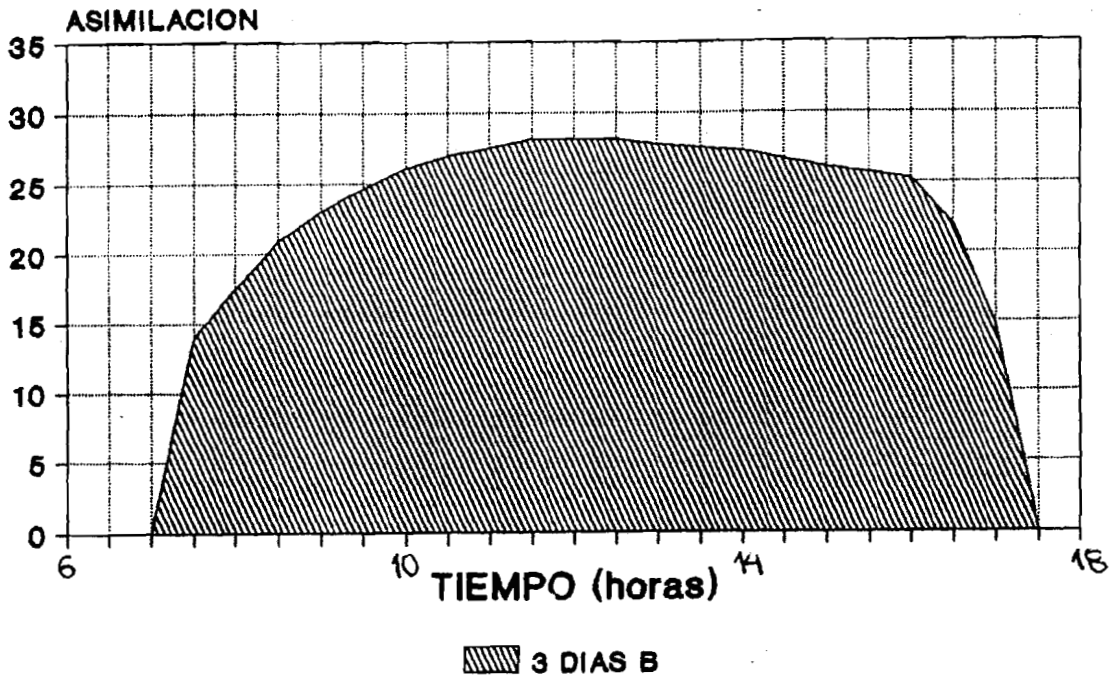
DDC	FECHA	T.	HOJA	TRATAMIENTO	a	e(Y)	b	e(b)	r2	R (%)
57	3 Oc 20	MAD		NPK2	-25.9	1.95	5.21	0.53	0.933	96.6
58	3 Oc 20	MAD		NPK	-34.7	3.24	6.94	0.89	0.898	94.7
59	3 Oc 20	MAD		NIT	-34.4	2.15	6.93	0.59	0.959	97.9
60	3 Oc 20	MAD		SF	-35.8	2.46	7.19	0.79	0.943	97.1
61	3 Oc 20	MAD		TODOS	-34.0	3.13	6.72	0.73	0.794	89.1
62	8 Oc 25	MAD		NPK2	-41.4	2.91	8.07	0.91	0.897	94.7
63	8 Oc 25	MAD		NPK	-40.5	2.46	8.12	0.61	0.951	97.5
64	8 Oc 25	MAD		NIT	-39.8	4.23	8.04	1.12	0.881	93.9
65	8 Oc 25	MAD		SF	-45.6	5.02	9.12	1.26	0.951	97.5
66	8 Oc 25	MAD		TODOS	-48.6	3.89	9.30	0.80	0.815	90.3
67	16 No 02	MAD		NPK2	-41.9	2.69	8.38	0.81	0.939	96.9
68	16 No 02	MAD		NPK	-44.1	4.19	8.77	1.13	0.896	94.7
69	16 No 02	MAD		NIT	-39.9	2.39	8.02	0.68	0.952	97.6
70	16 No 02	MAD		SF	-46.3	2.47	9.22	0.93	0.933	96.6
71	16 No 02	MAD		TODOS	-45.8	2.92	8.97	0.65	0.885	94.0
72	36 Oc 19	MAD		NPK2	-22.9	2.01	4.70	0.73	0.837	91.5
73	36 Oc 19	MAD		NPK	-12.4	1.53	2.41	0.42	0.719	84.8
74	36 Oc 19	MAD		NIT	-22.0	2.35	4.50	0.83	0.786	88.6
75	36 Oc 19	MAD		SF	-18.9	1.29	3.86	0.48	0.903	95.0
76	36 Oc 19	MAD		NPK2,NIT,SF	-20.7	1.94	4.28	0.47	0.779	88.3
77	42 Oc 25	MAD		TODOS	-32.8	1.80	6.54	0.41	0.951	97.5
78	50 No 02	MAD		TODOS	-27.0	3.20	5.70	0.79	0.676	82.2
79	0 Oc 19	MAD		CONTROL	-40.7	1.86	7.66	0.70	0.923	96.1
80	0 No 02	MAD		CONTROL	-39.8	1.62	8.06	0.74	0.945	97.2
81	0	MAD		CONTROL-MED	-38.9	2.30	7.55	0.76	0.862	92.8

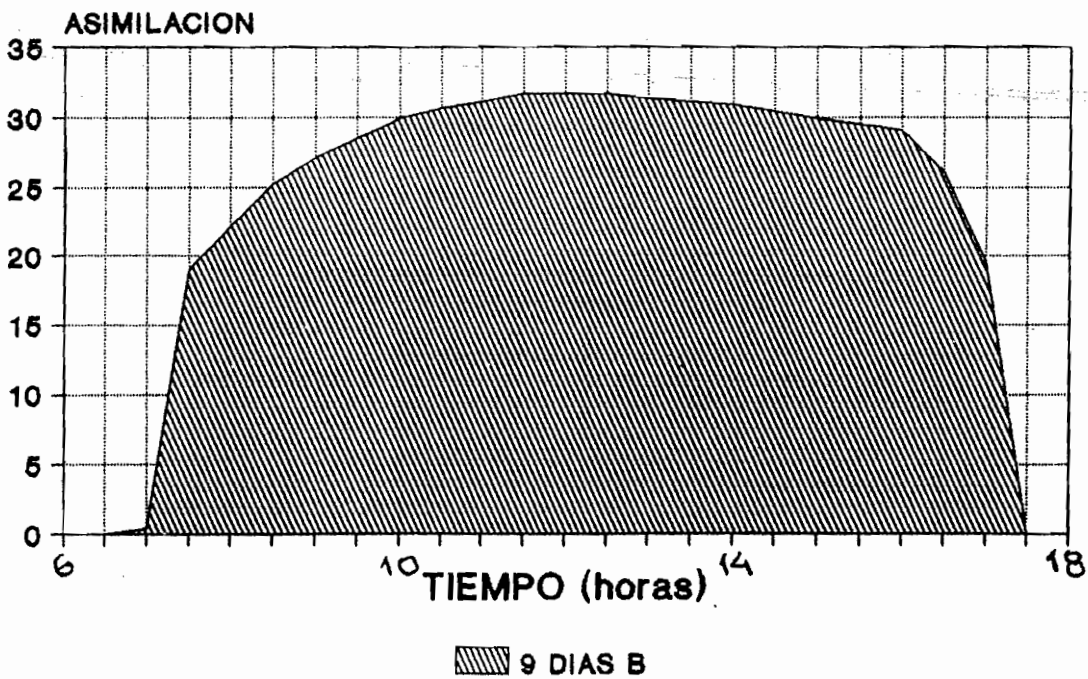
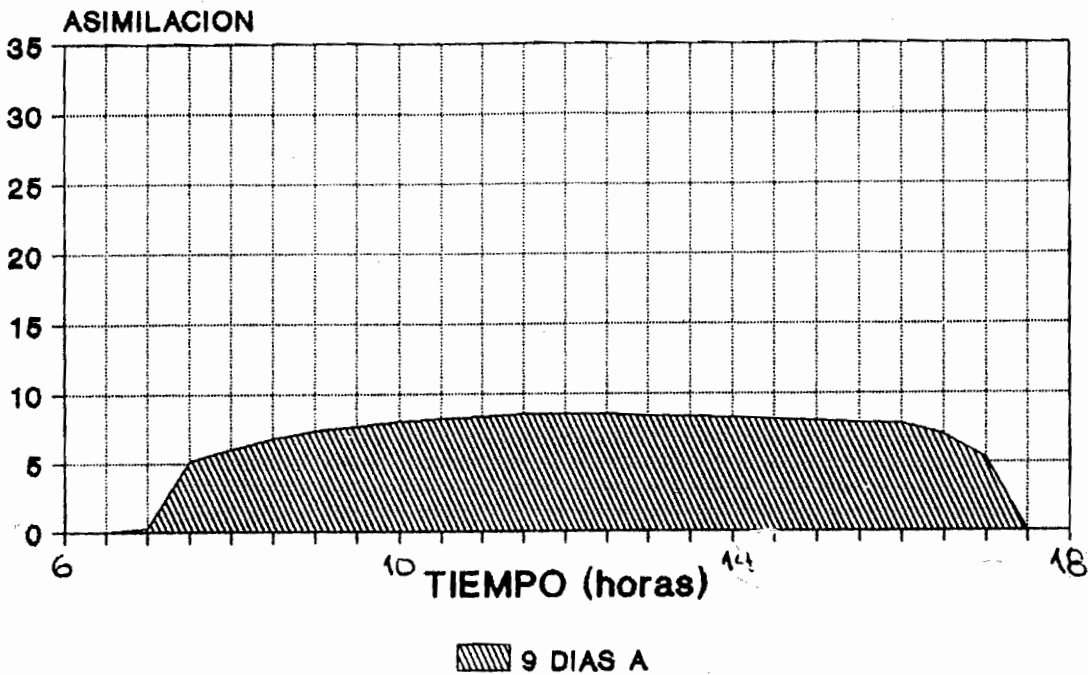
APENDICE 2. ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> DIARIA  
DIAS SIGUIENTES AL CORTE

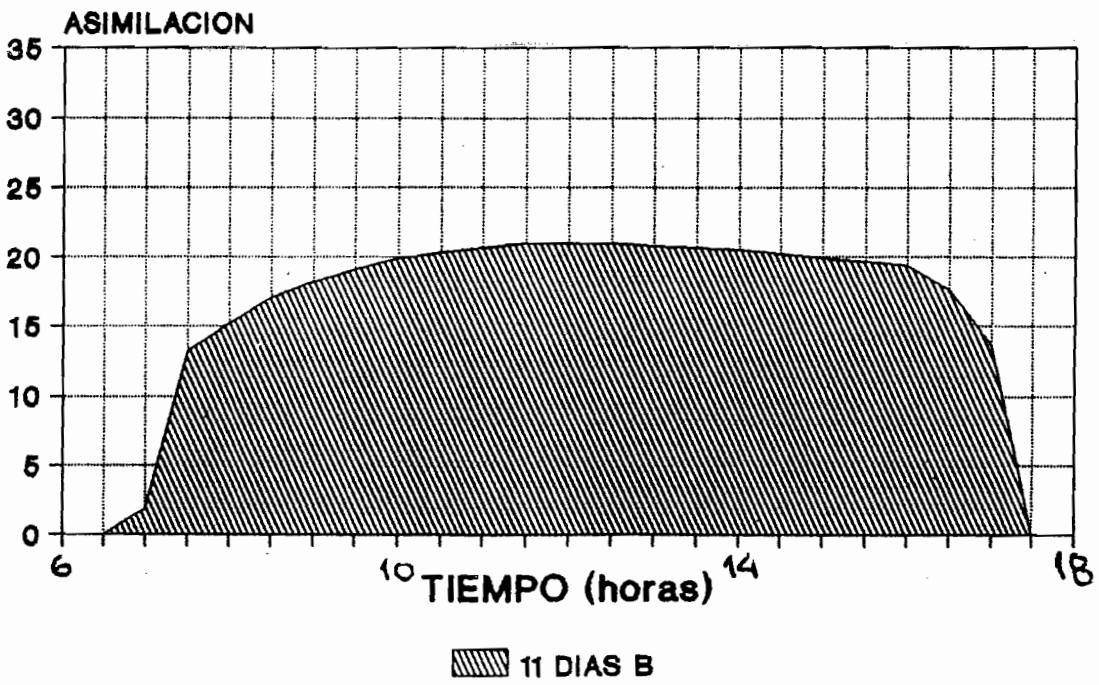
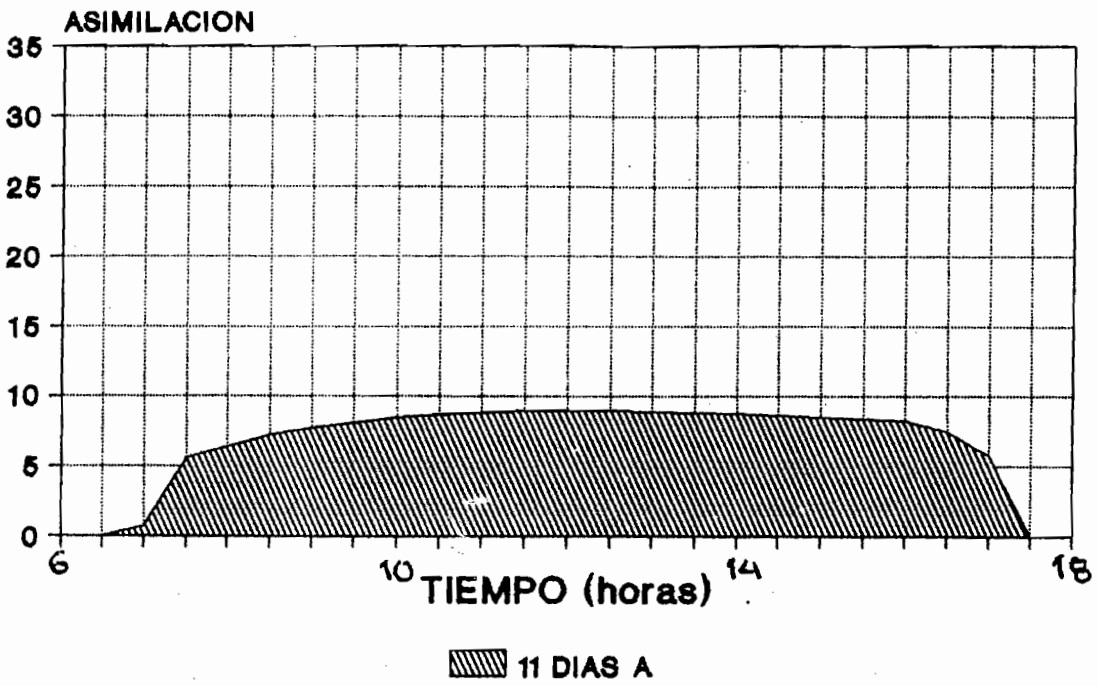
A. - 1989

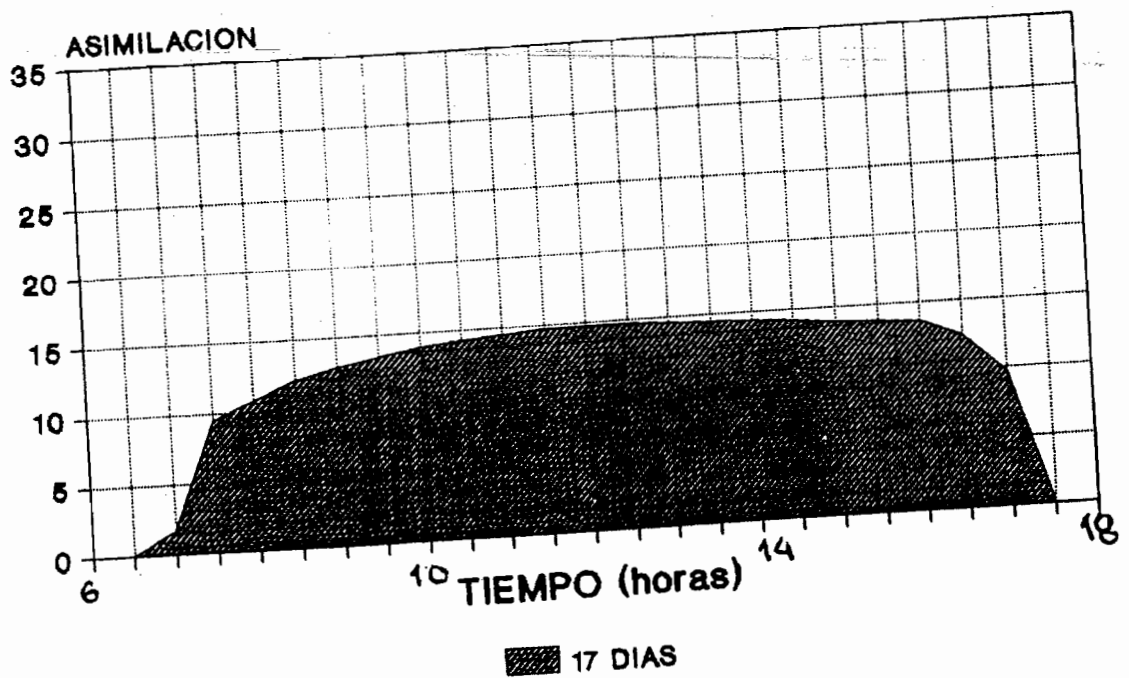
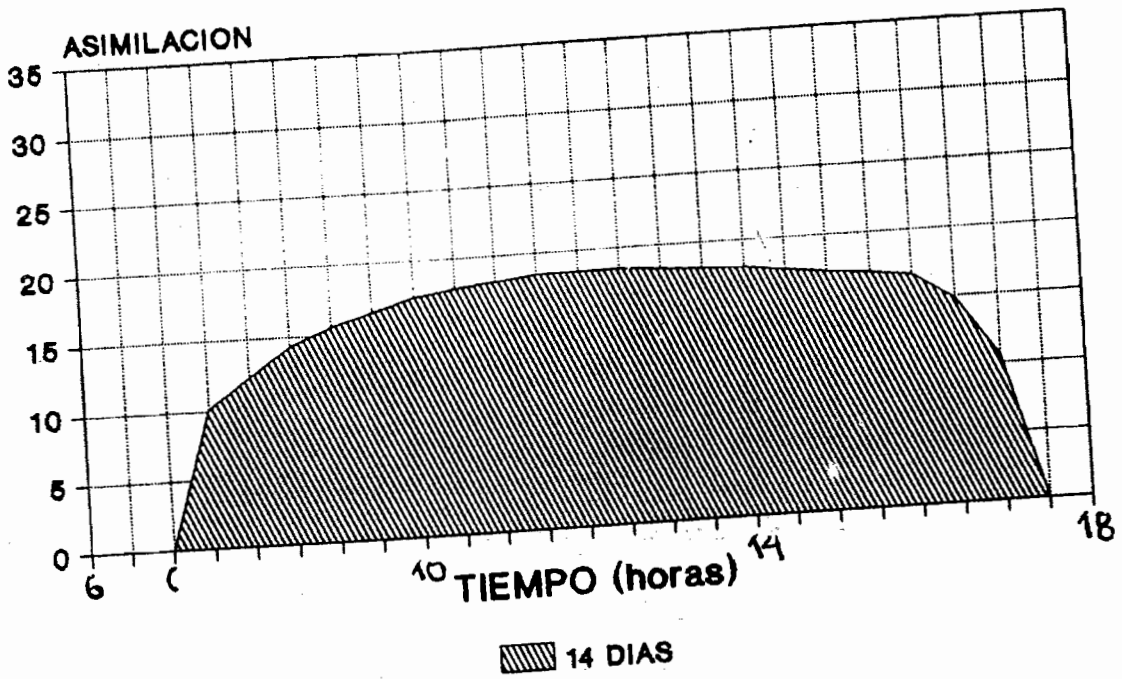


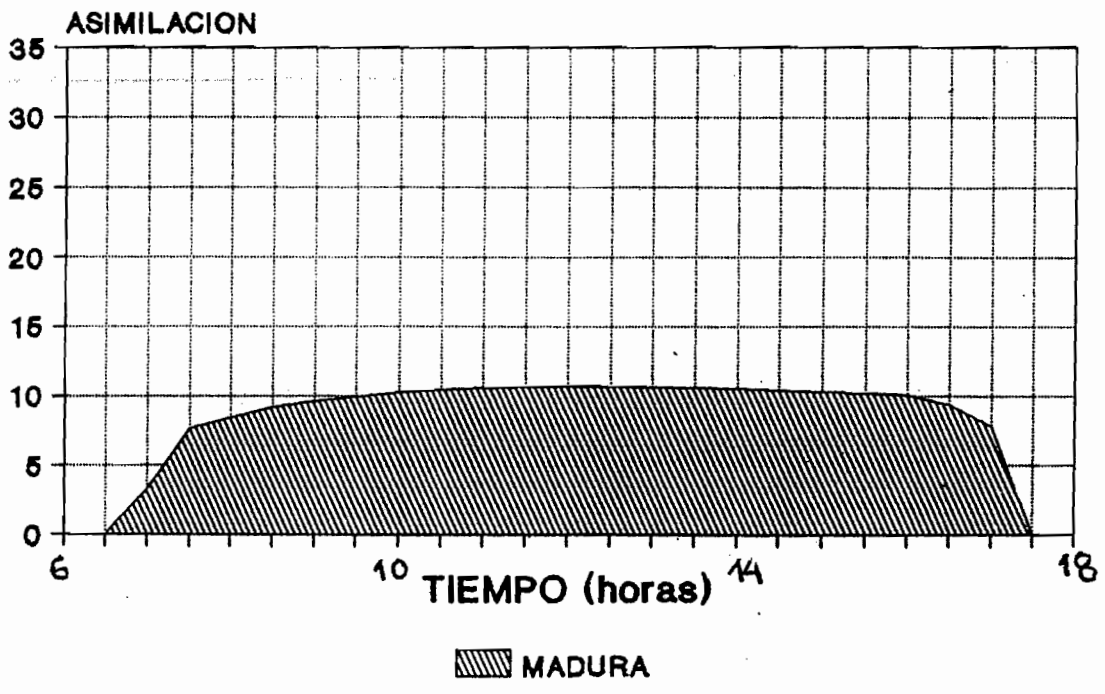
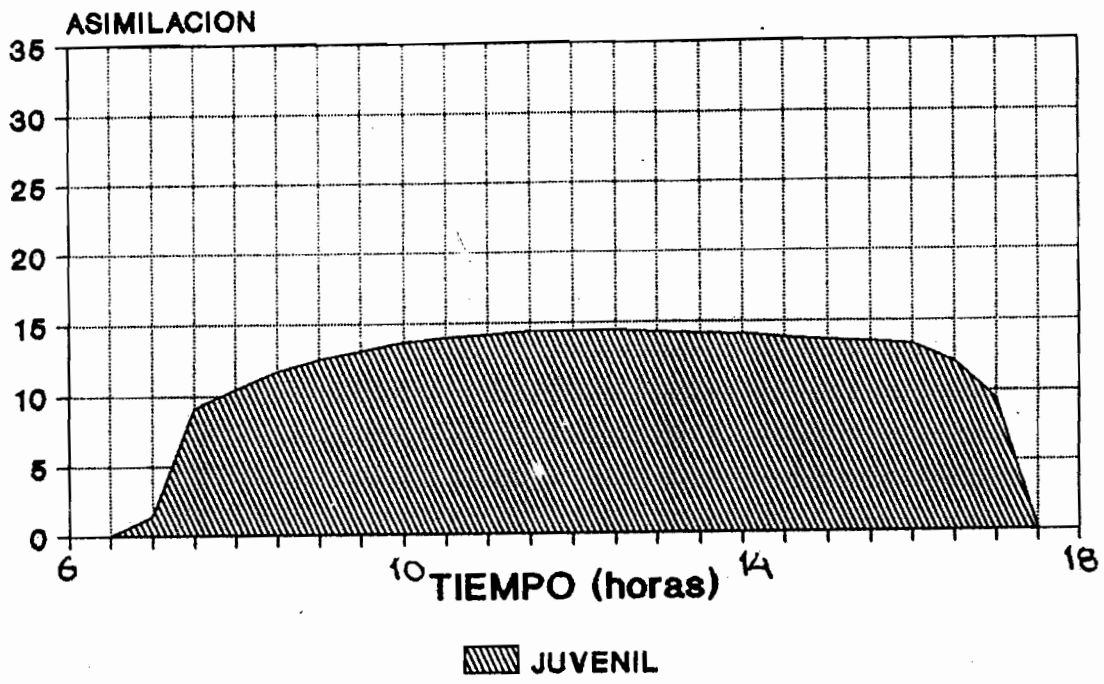


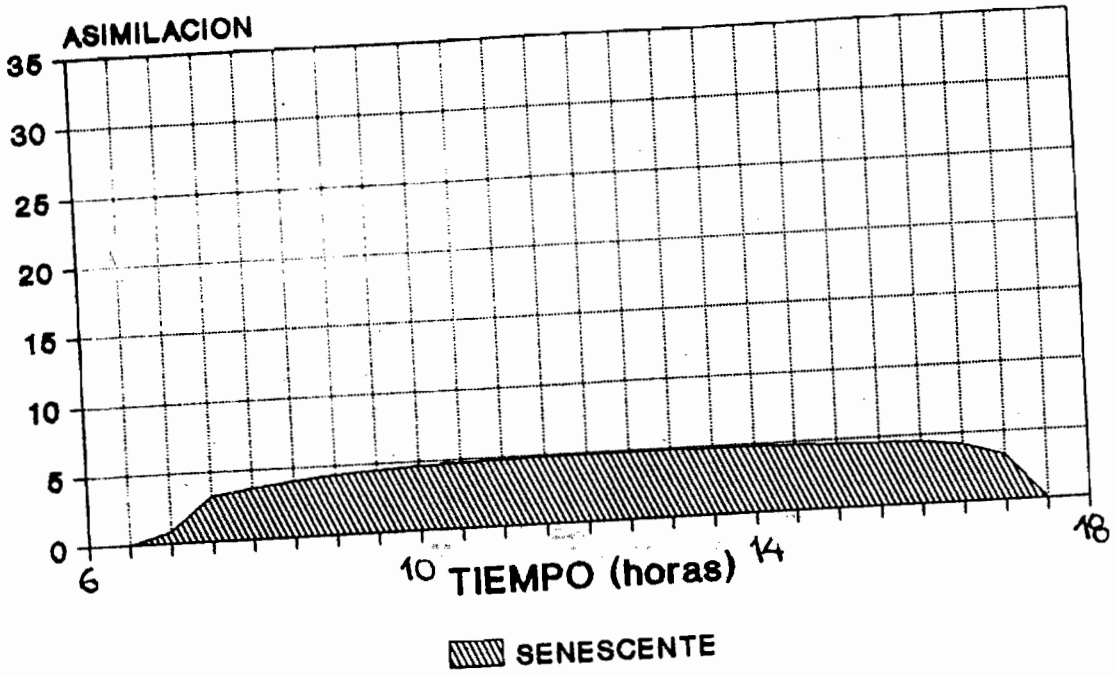


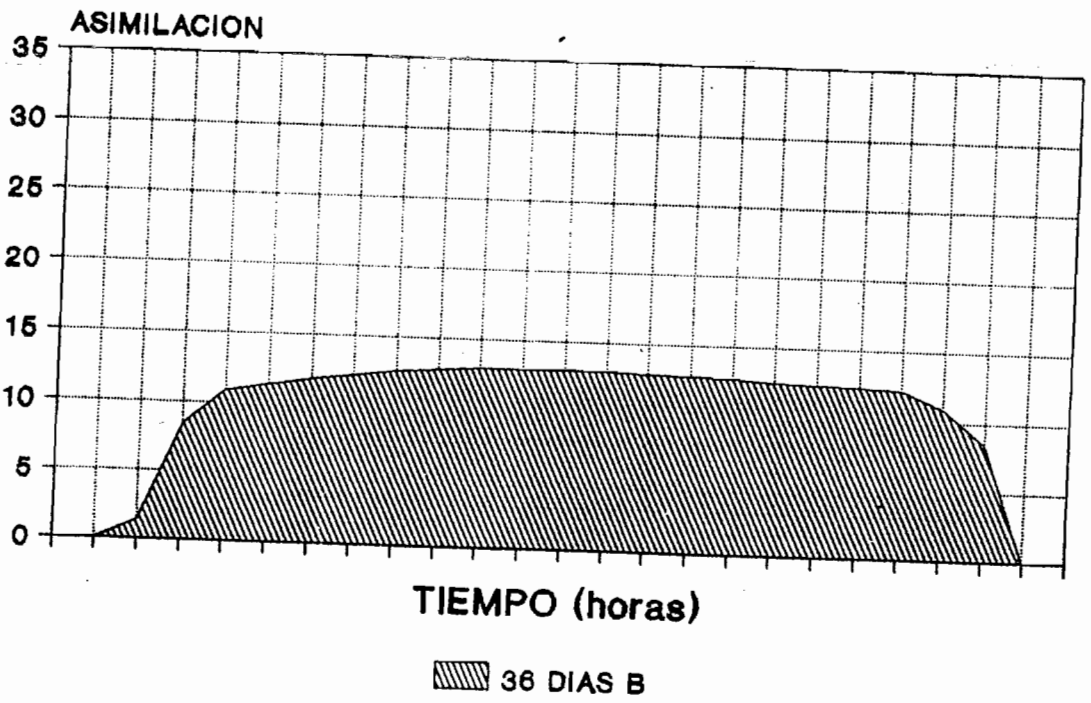
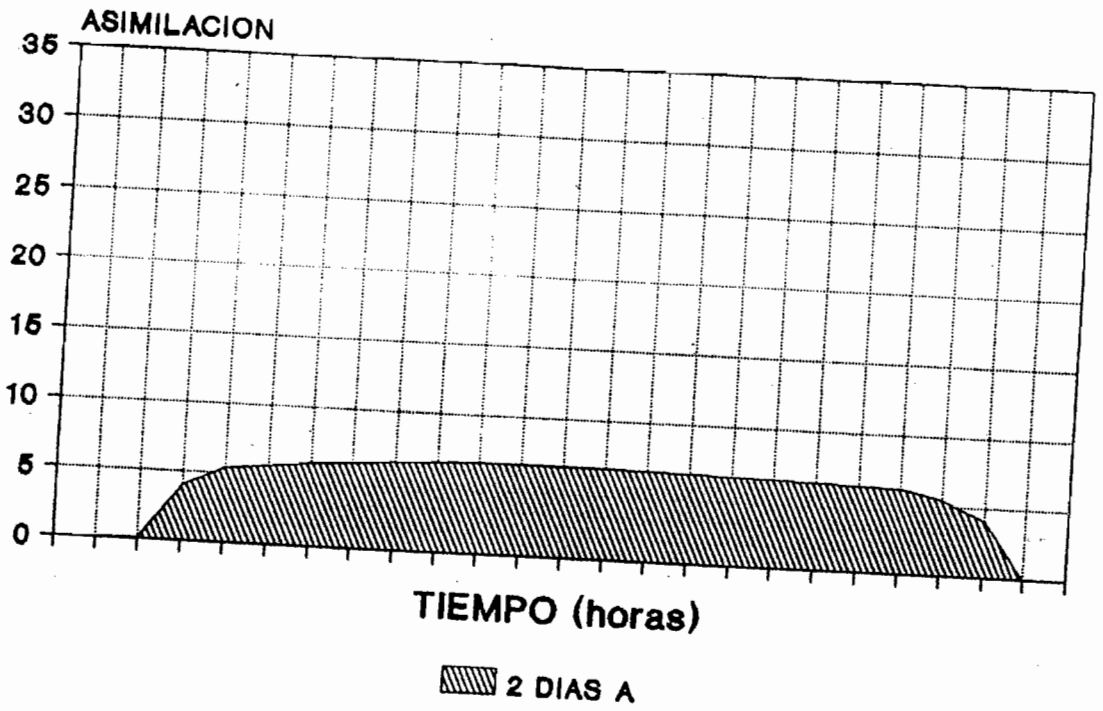


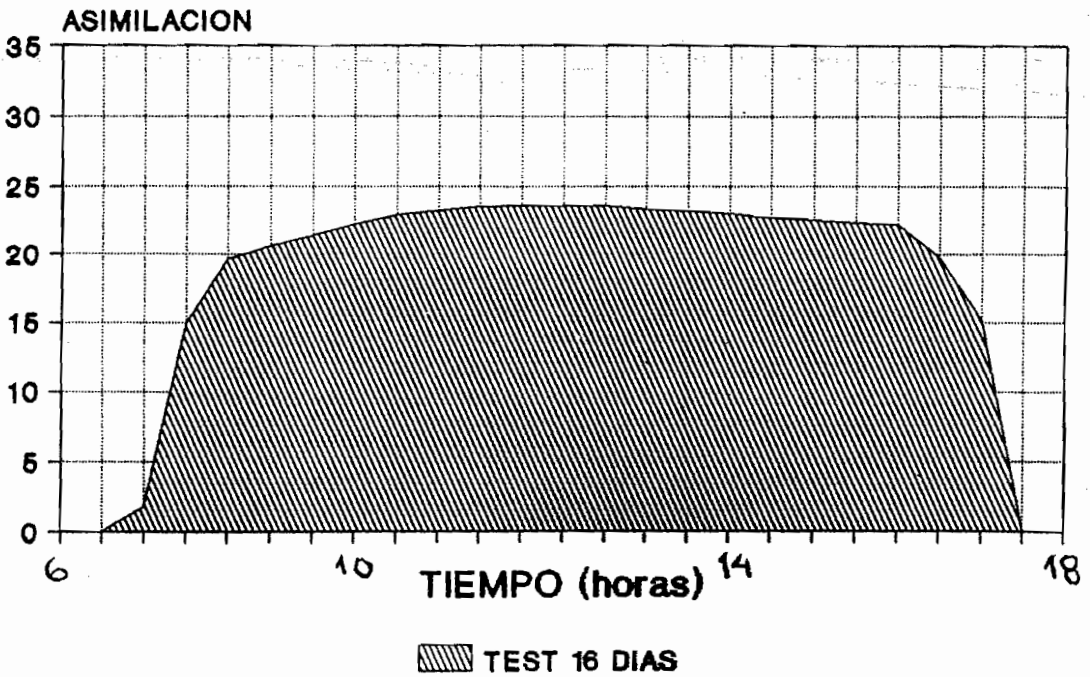
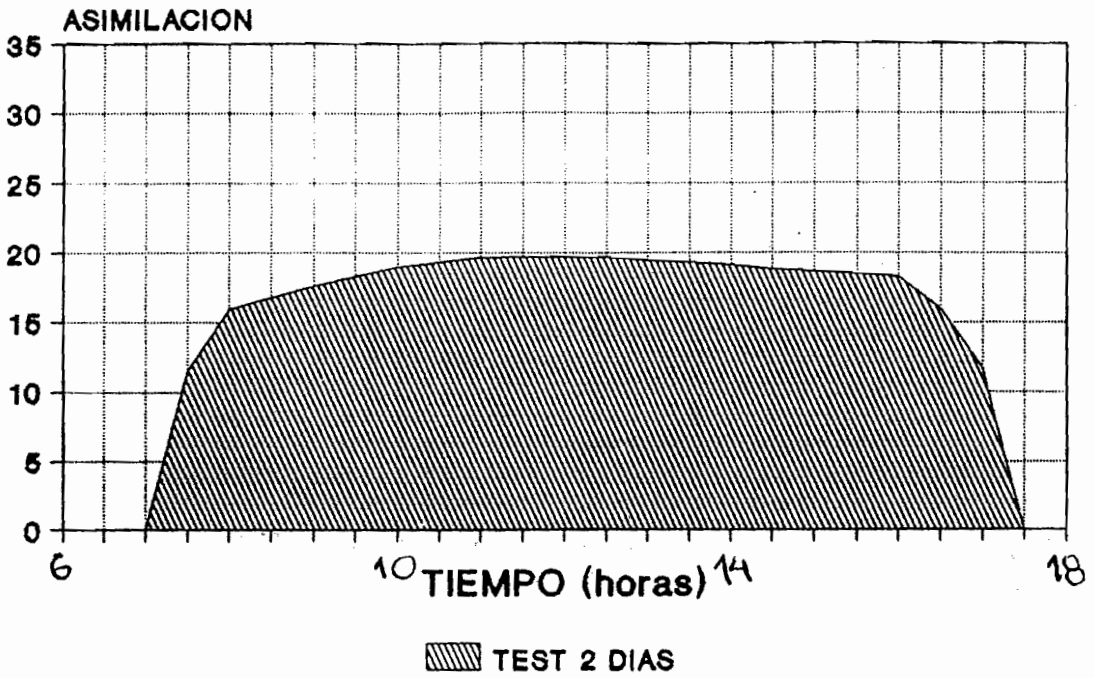


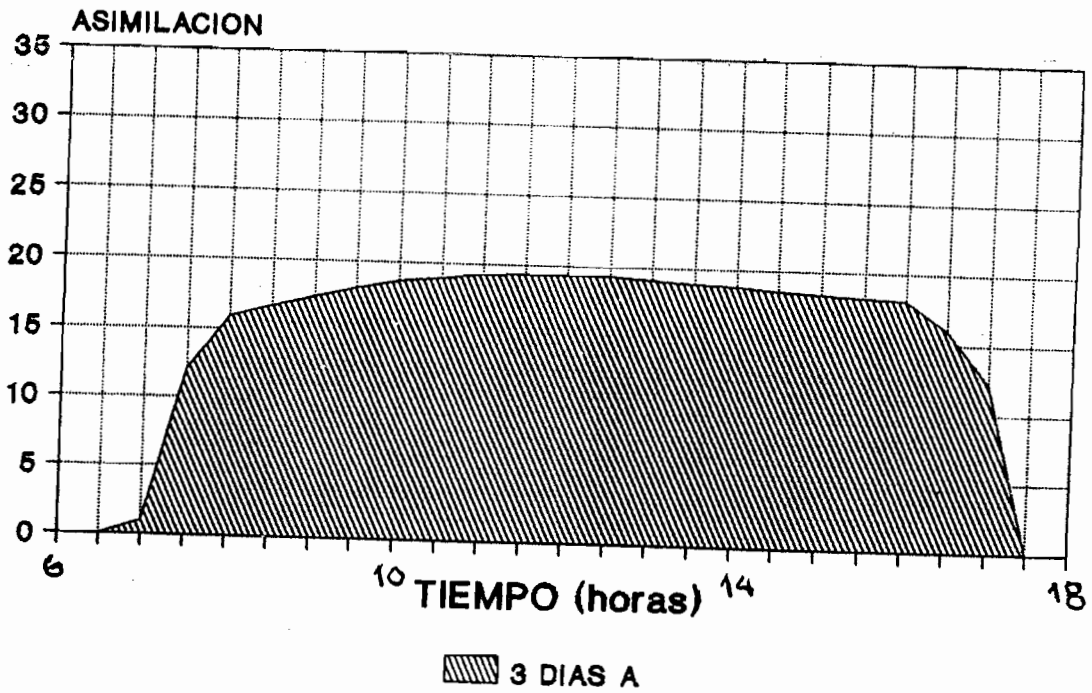
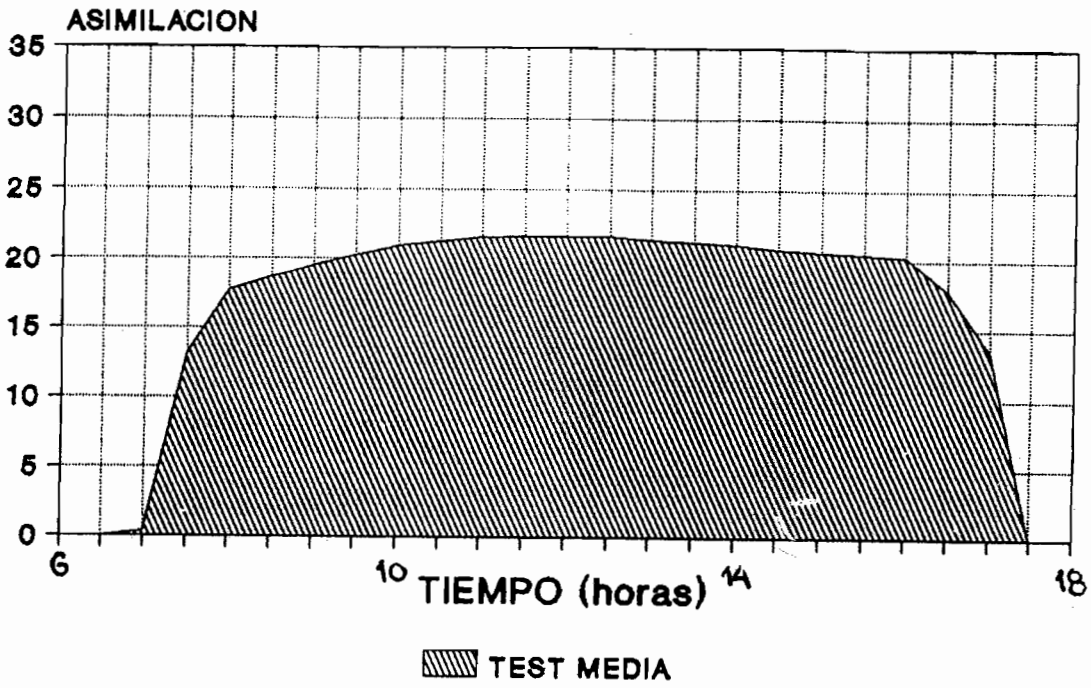


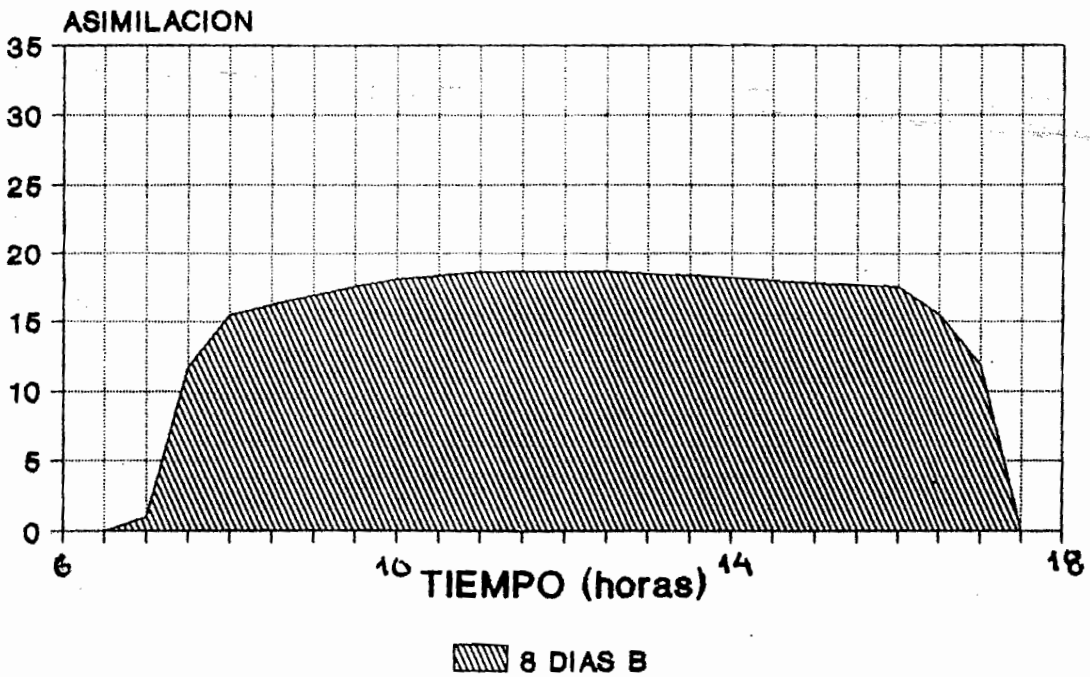
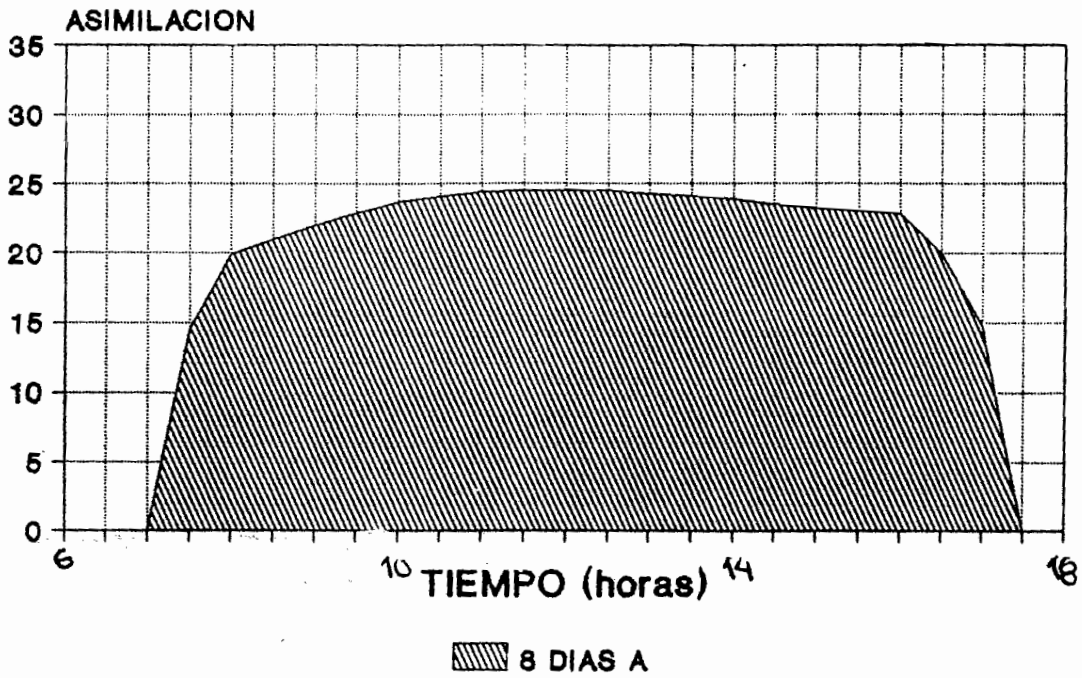


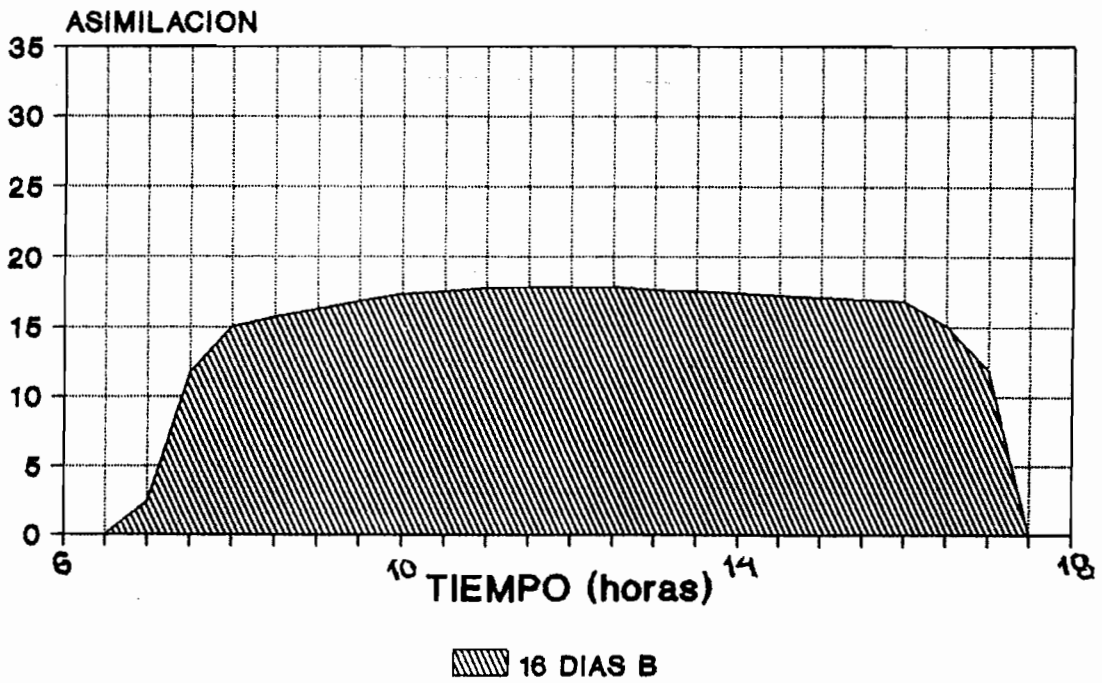
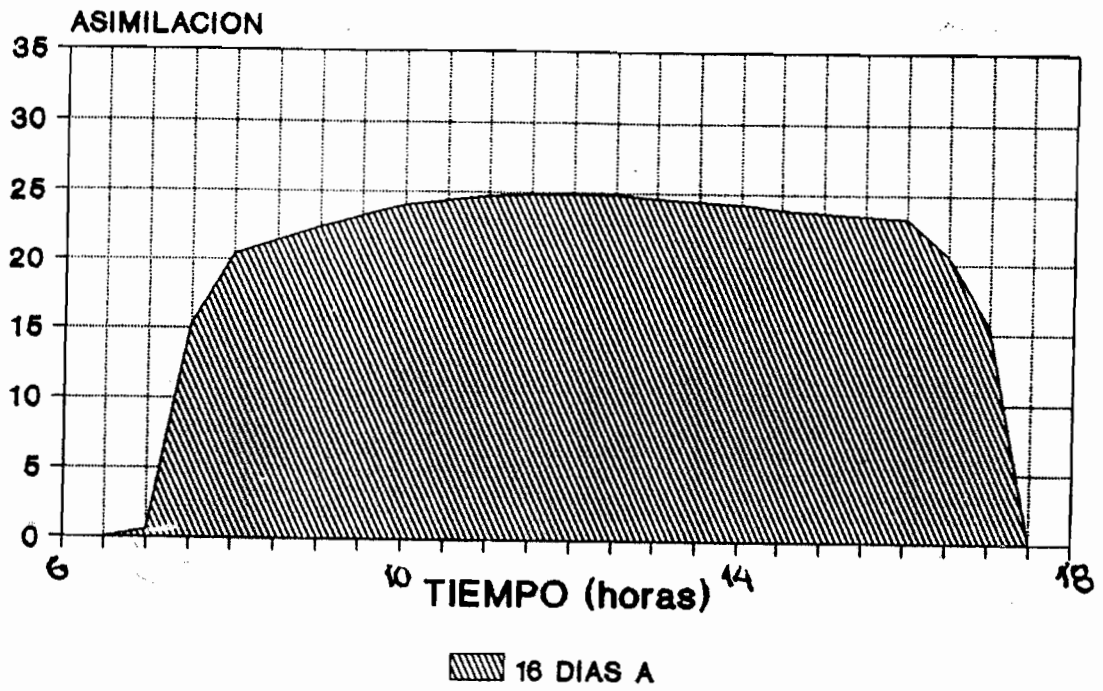












APENDICE 3. CURSOS DIARIOS DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub>, SISTEMA CERRADO DE MEDICION

A. - 1989

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

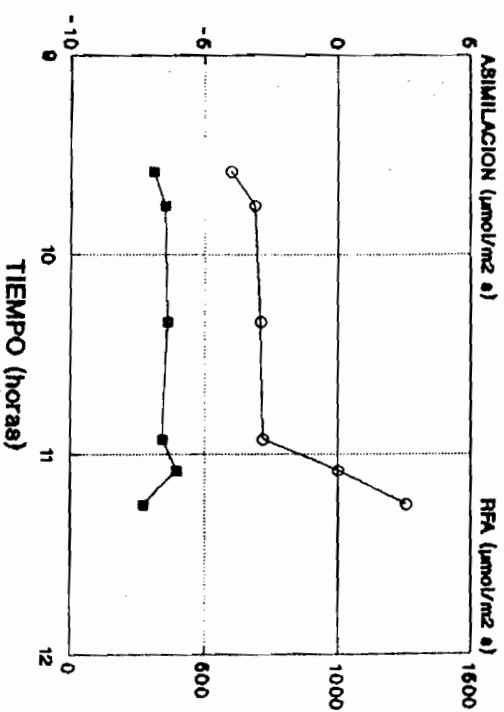
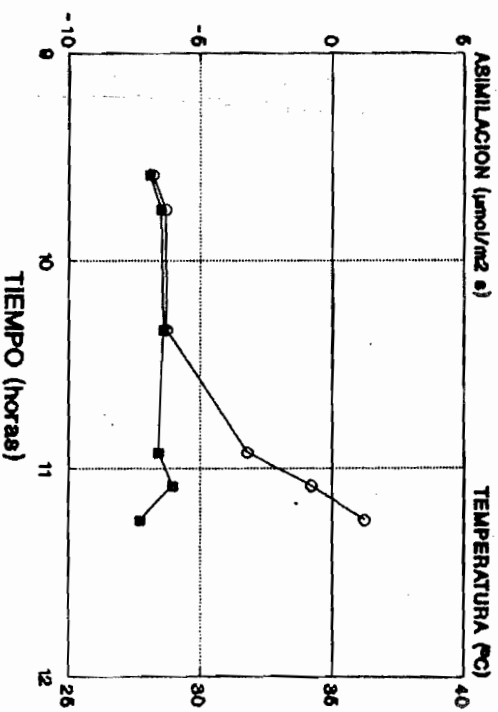
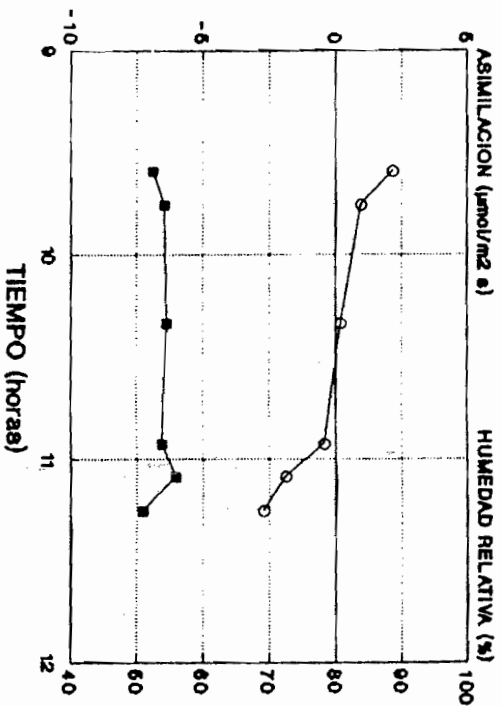
1 DIA DESPUES DEL CORTE, CORTE A 15 cm

a.- Temperatura

b.- Humedad Relativa

c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (○-○) Asimilación (■-■)

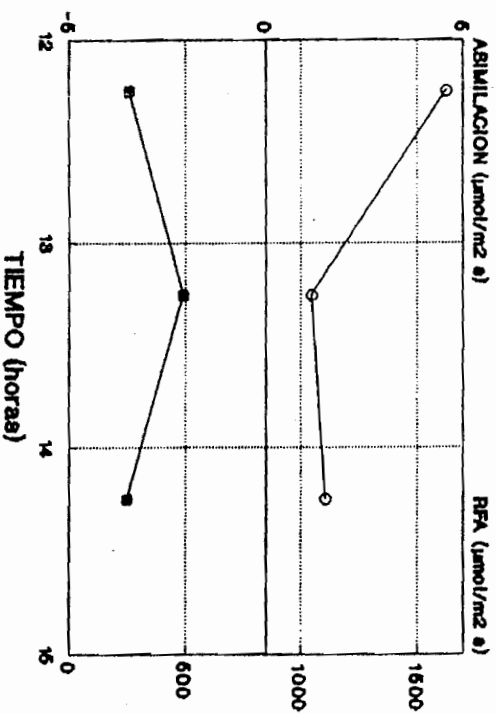
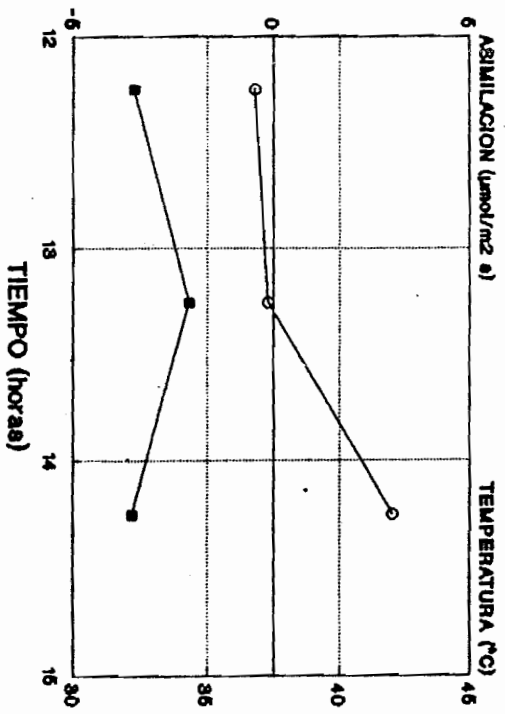
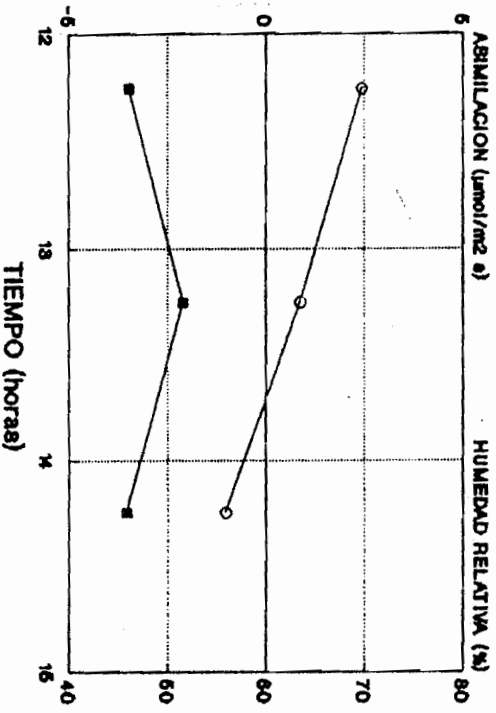


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

1 DIA DESPUES DEL CORTE, CORTE A 25 CM

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)



APENDICE 3. CURSOS DIARIOS DE ASIMILACION DE CO<sub>2</sub>, SISTEMA CERRADO DE MEDICION

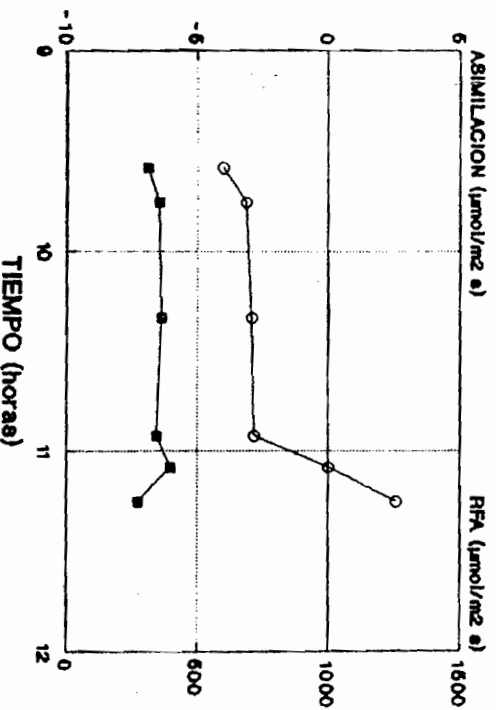
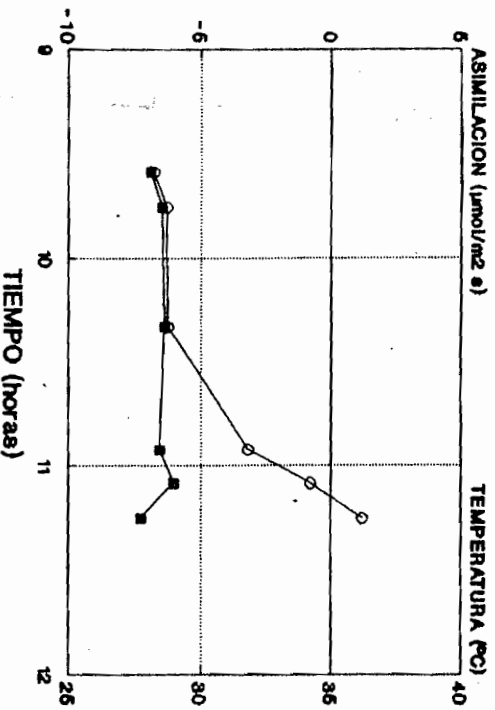
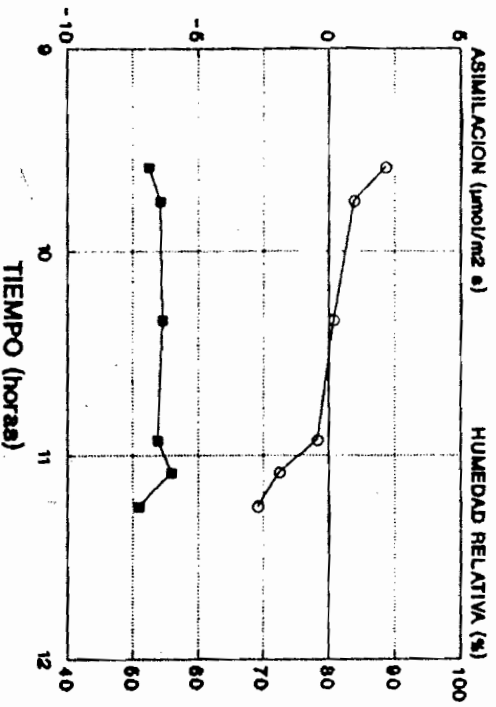
A. - 1989

**RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES**

1 DIA DESPUES DEL CORTE, CORTE A 15 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (—○—) Asimilación (—■—)

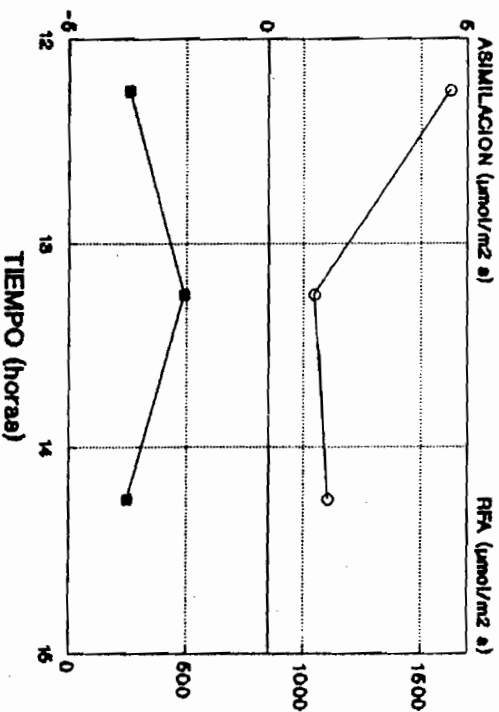
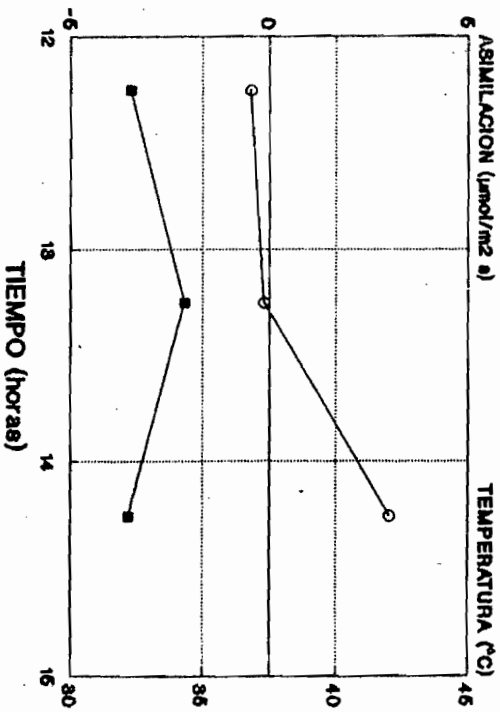
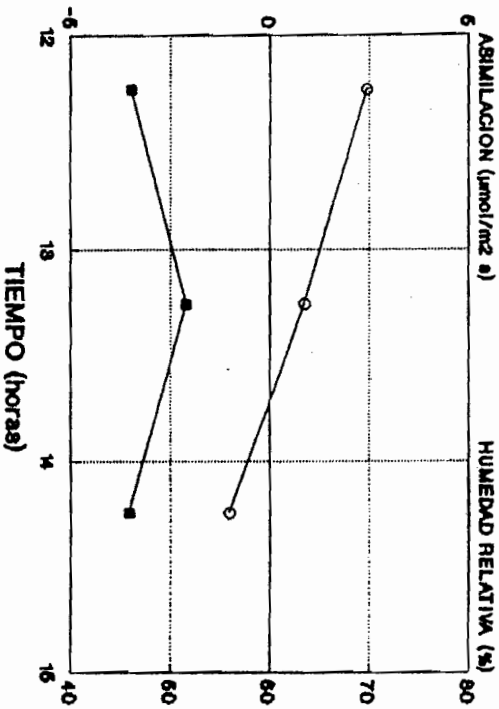


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

1 DIA DESPUES DEL CORTE, CORTE A 25 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (—○—) Asimilación (—■—)

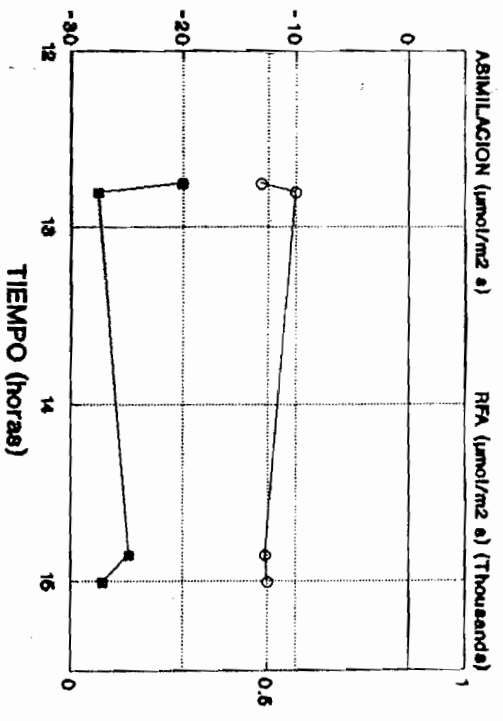
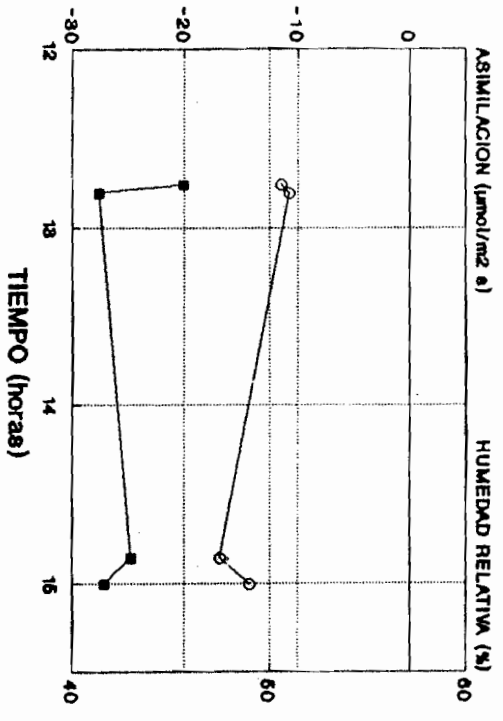
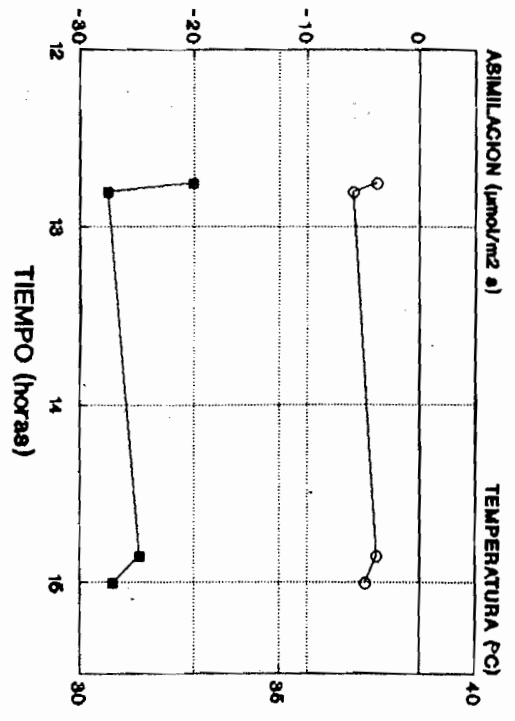


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

2 DIAS DESPUES DEL CORTE, CORTE A 15 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

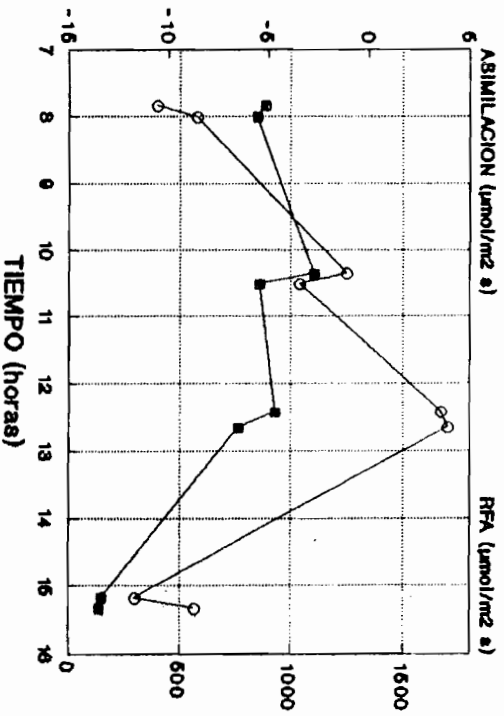
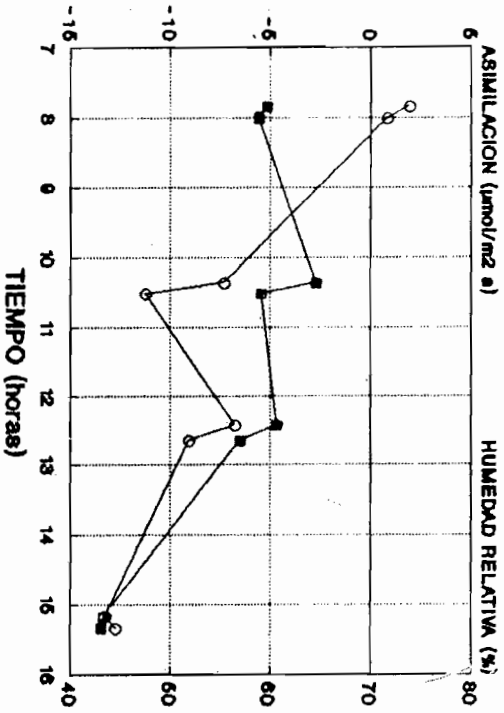
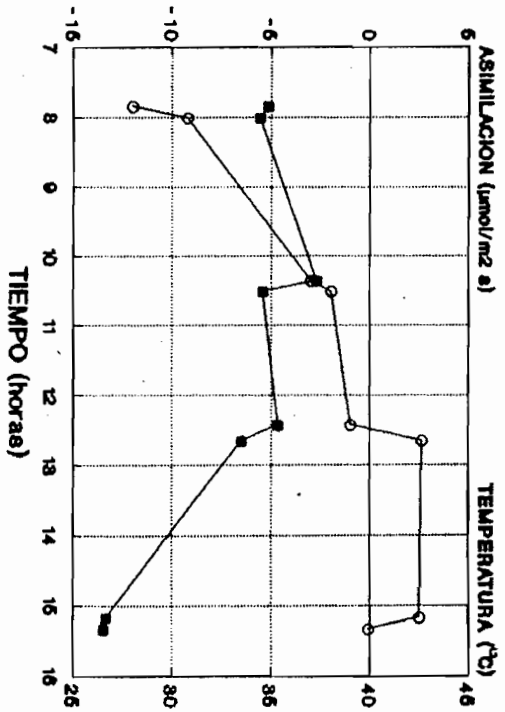


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

3 DIAS DESPUES DEL CORTE, CORTE A 25 CM

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (○-○) Asimilación (■-■)

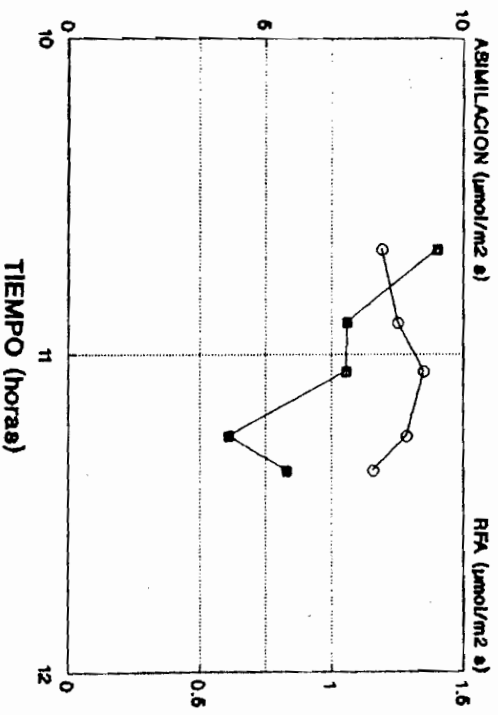
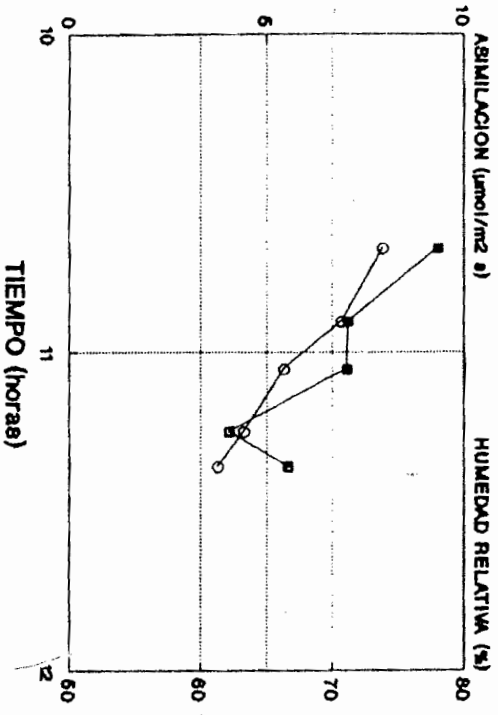
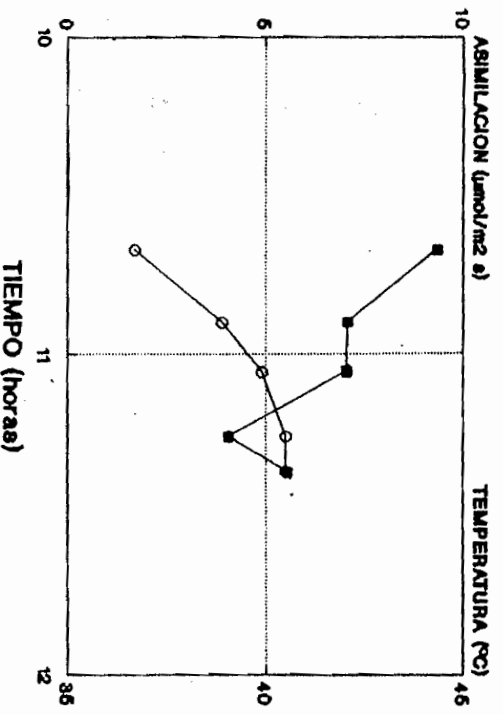


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

5 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/15 cm, 12/06/89

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (—○—) Asimilación (—■—)

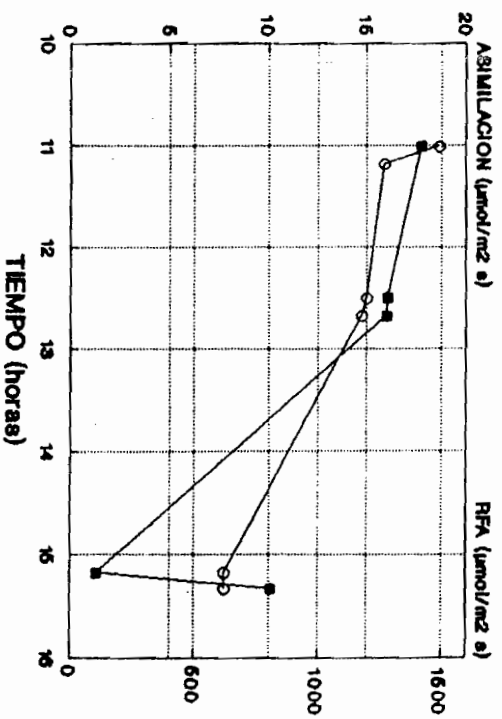
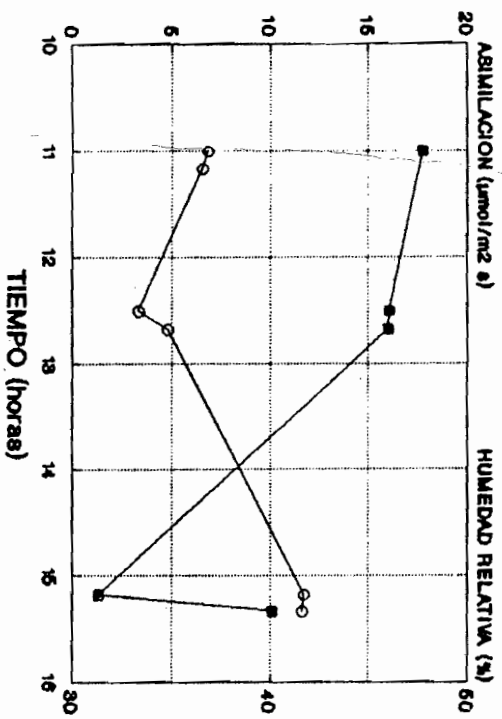
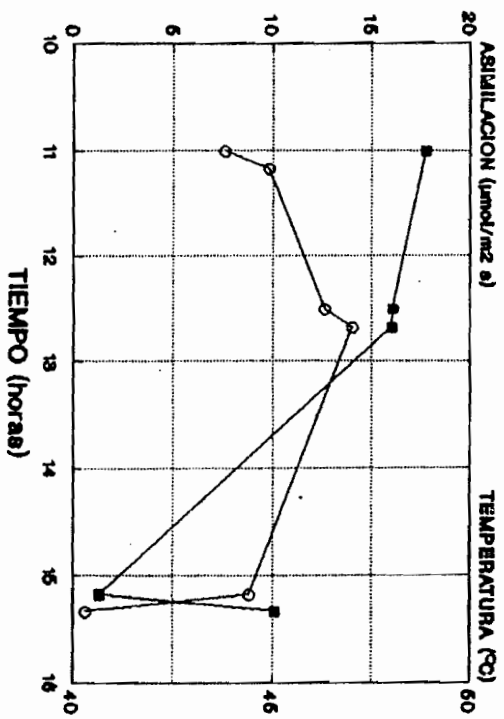


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

5 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/15 cm, 12/11/89

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (—○—) Asimilación (—■—)

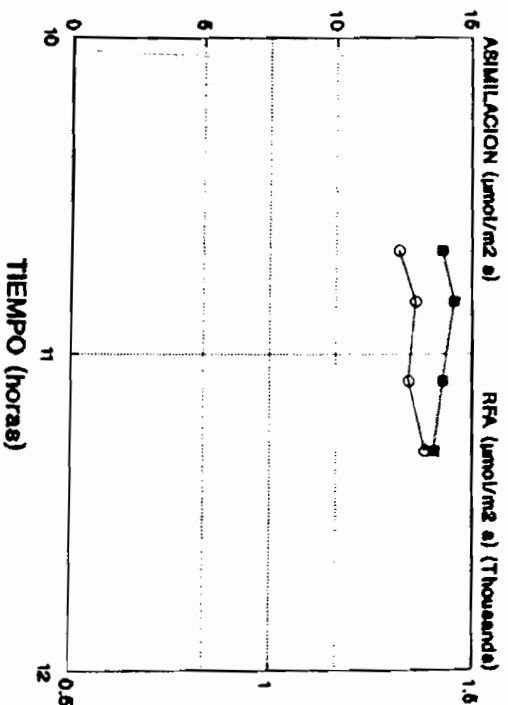
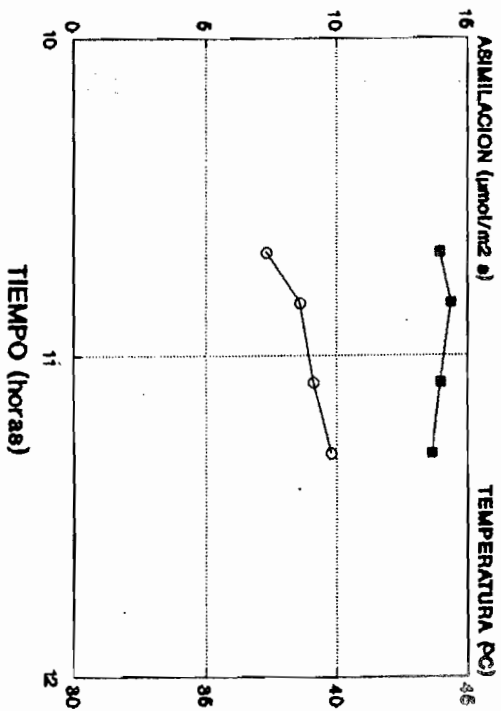
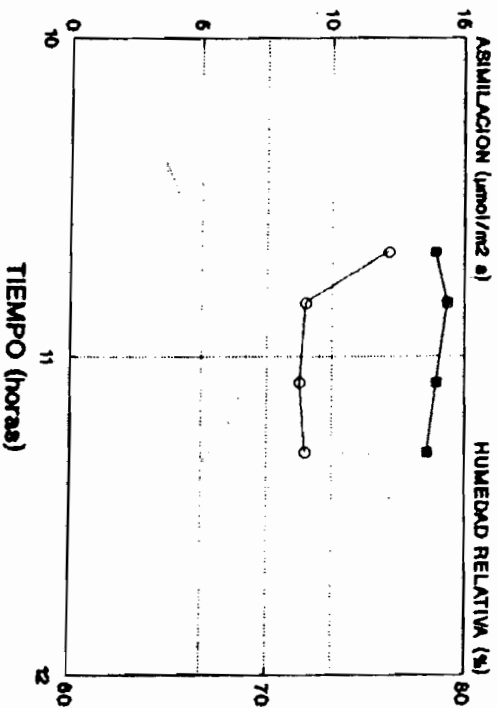


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

9 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/15 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

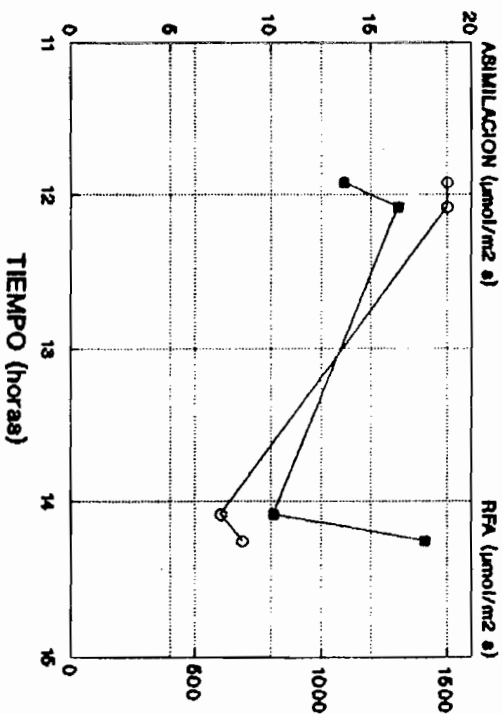
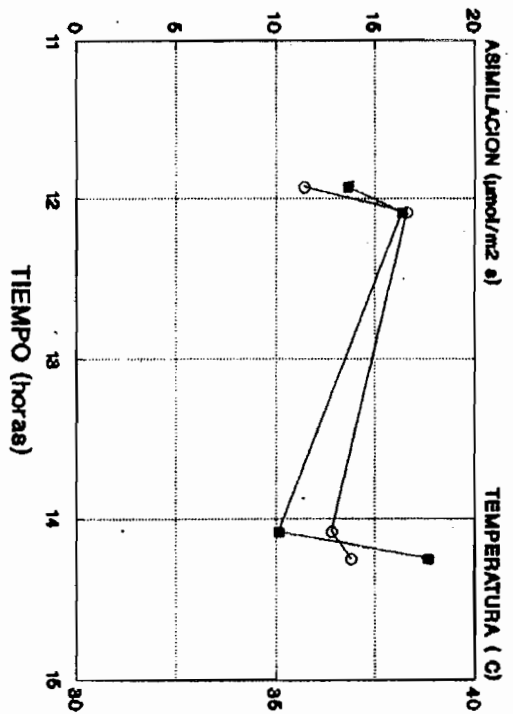
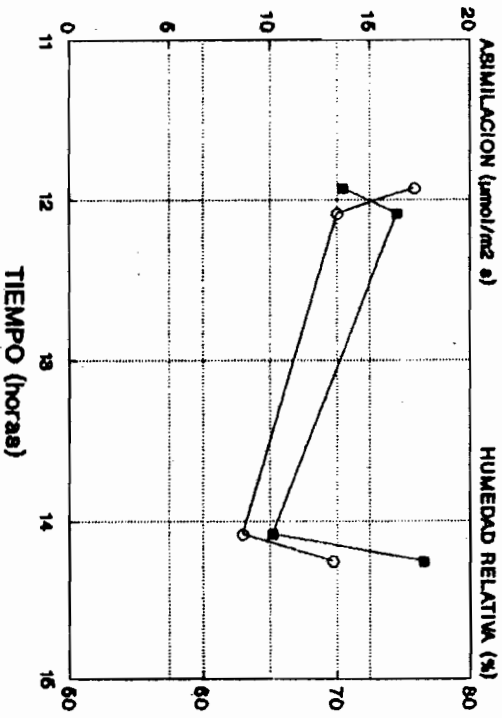


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

11 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/25 cm

- a - Temperatura
- b - Humedad Relativa
- c - Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

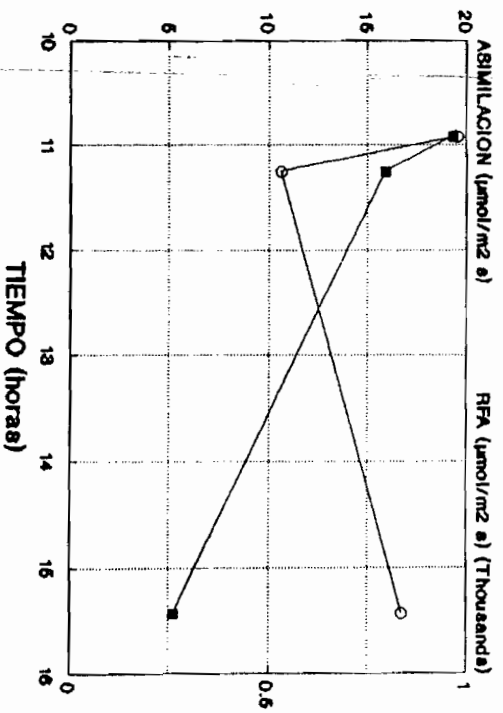
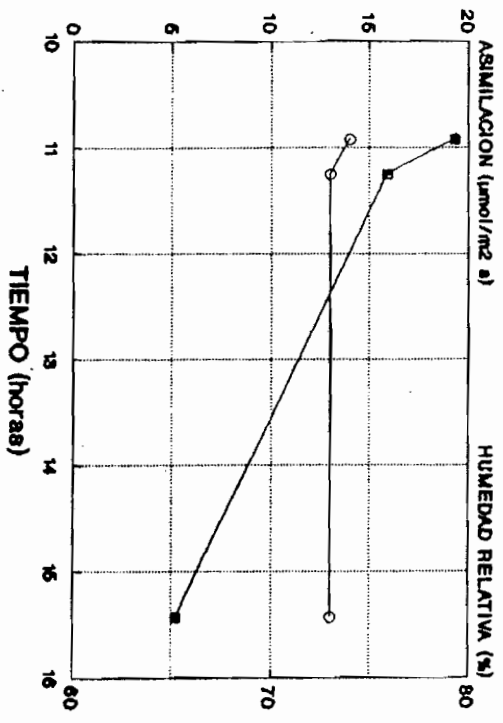
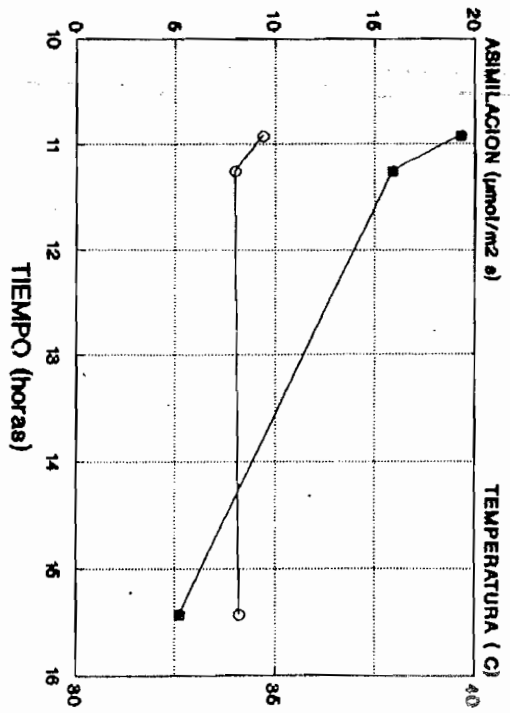


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

14 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/15 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)

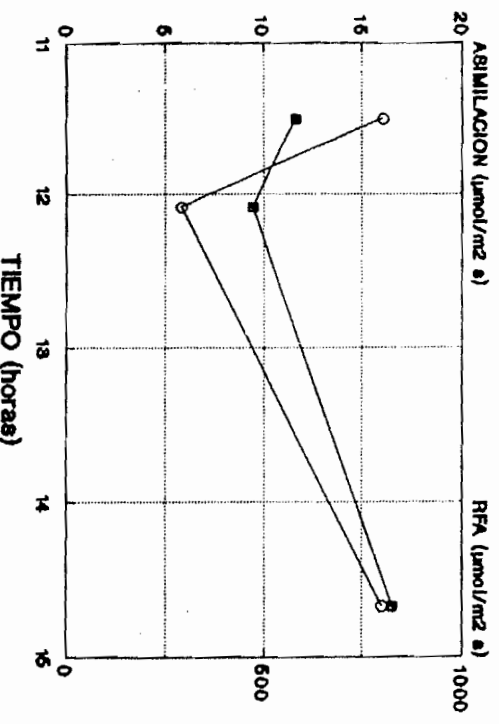
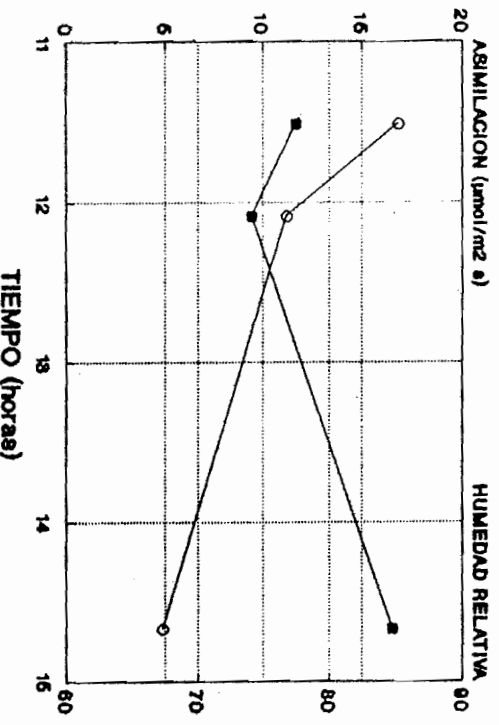
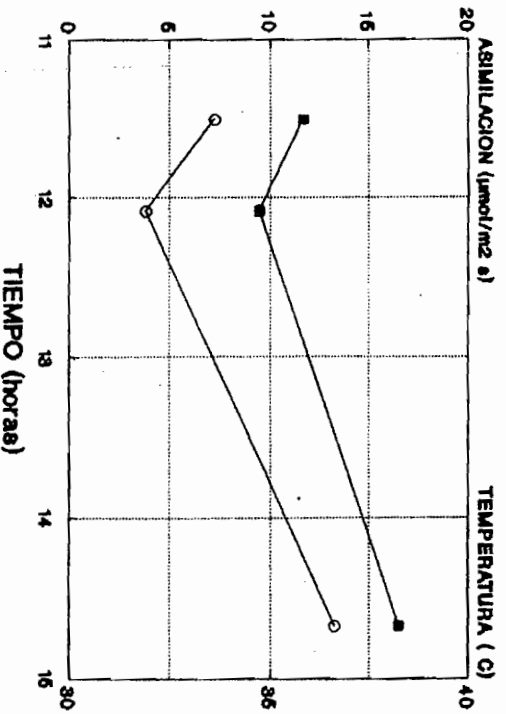


# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

14 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/25 cm

- a - Temperatura
- b - Humedad Relativa
- c - Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb. (-o-) Asimilación (-■-)



# RELACION DE LA TASA ASIMILATORIA CON TRES PARAMETROS AMBIENTALES

17 DIAS DESPUES DEL CORTE, C/25 cm

- a.- Temperatura
- b.- Humedad Relativa
- c.- Radiación fotosintéticamente activa

Parámetros amb: (-o-) Asimilación (-■-)

