

Capítulo 4

CRECIMIENTO DE FORRAJERAS NATIVAS

En este capítulo se presentan los resultados de biomasa, peso de hojas, relación hoja: tallo, relación aérea: raíces, índice de área foliar, relación de área foliar, tasa absoluta de crecimiento y tasa de asimilación neta de cinco gramíneas nativas de sabanas inundables de Venezuela. Las especies paja de sabana (*Axonopus purpusii*) y paja cuchilla (*Leptocoryphium lanatum*) son representativas de áreas altas y bien drenadas. En cambio, lambedora (*Leersia hexandra*) y jajato (*Panicum laxum*) son típicas del bajío y paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*) del estero. En este estudio los muestreos se hicieron cada cuatro semanas, y los valores están expresados en la misma unidad de tiempo.

Biomasa

Inicialmente diremos que biomasa es el peso seco de parte de una planta en un área determinada. Peso seco a su vez significa que el material vegetal se secó a 100-105 °C hasta peso constante, salvo que se especifique otra temperatura de desecado. Un material termina su secado, generalmente entre 48 a 72 horas. Usualmente se expresan los resultados como gramos de materia seca (MS) de hoja/m² o kg MS/ha. La biomasa se puede subdividir en: subterránea y aérea. Esta última a su vez se puede dividir por estratos de la planta estudiada, y éstos pueden ser dos o tres. El criterio de separación entre estratos, generalmente, está asociado con el uso forrajero de la especie. Si es una planta de baja altura, de hábito estolonífero, dos estratos son adecuados: un superior o también llamado oferta forrajera y un inferior que bajo un buen manejo es el material residual después de un pastoreo o corte. En cambio, si la especie es de tamaño medio a alto resulta interesante evaluar tres ó más estratos. A veces resulta adecuado, además conocer la biomasa de hojas y de tallos de un estrato determinado. La suma de los distintos estratos, desde la raíz al extremo superior de la planta se conoce como **biomasa total**. En cambio, si se excluye el peso de las raíces se habla de **biomasa aérea**.

La biomasa media total de las cinco especies nativas estudiadas difieren entre sí (Cuadro 14). En general, se encuentran valores de biomasa más elevados durante la época lluviosa y de transición que en la época seca. Los valores medios son de 295, 124, 133, 186 y 657 g MS/m², cada 28 días, para *A. purpusii*, *L. lanatum*, *P. laxum*, *L. hexandra* e *Hymenachne amplexicaulis*, respectivamente (Tejos, 1994).

La biomasa total alcanzada por la especie *A. purpusii* en este experimento resultó de dos a seis veces superior a los valores señalados por Morales y Berroterán (1991). La probable explicación radica en la mayor precipitación anual registrada en los llanos occidentales en comparación con los centrales (Whittaken y Likens, 1973; Lamote, 1987; Pandy y Singh, 1992; Teague y Smith, 1992).

Biomasa de *A. purpusii*

La biomasa media de los estratos raíces, muerto, inferior y superior varían a través del año (Cuadro 15). La biomasa del estrato raíces, en el horizonte de 0-20 cm, fluctúa de 56 a 229 g MS/m². Los valores más elevados se encuentran durante las épocas lluviosa y de transición y los más bajos durante la época seca. Después de los cortes efectuados cada 12 semanas se encuentra una disminución de la biomasa radical. El valor de biomasa radical de esta especie resultó superior a la señalada por Morales y Berroterán (1991) para condiciones de sabanas altas de los llanos centrales.

Cuadro 14. Biomasa total de cinco forrajeras nativas.

Época	Biomasa, g MS/m ² /28 días				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	311 a	130 a	129 a	228 a	923 a
Transición	353 a	133 a	149 a	176 b	602 b
Seca	221 a	108 a	121 a	153 b	445 b
Media	295 (2)	124 (4)	133 (4)	186 (3)	657 (1)

Medias seguidas de distinta letra (en la misma columna) o número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Cuadro 15. Biomasa media de *Axonopus purpusii*.

Época	Biomasa, g MS/m ²			
	Raíces	Muerto	Inferior	Superior
Lluvia	158 a	24 a	78 ab	62 a
Transición	161 a	32 a	102 a	58 a
Seca	88 b	52 a	61 b	20 b
Media	136 (1)	36 (3)	80 (2)	47 (3)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05). Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

El material muerto sufre variaciones a través del año, fluctuando de 11 a 78 g MS/m². Los valores medios son 24, 32 y 52 g MS/m² para las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente, y son similares a los señalados por Bulla *et al.* (1980a).

El estrato inferior también sufre cambios a través del año y la producción fluctúa de 37 a 118 g MS/m². Los valores medios más elevados se obtienen en la época de transición con 102 g MS/m². Durante las épocas lluviosa y seca se alcanza una biomasa media de 78 y 61 g MS/m², respectivamente.

La biomasa del estrato superior, a través del año, fluctúa de 8 a 92 g MS/m². Los valores medios son 62, 58 y 20 g MS/m² para épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente y resultaron ligeramente superiores a los encontrados por González *et al.* (1981) y Tejos y Jaúregui (1990) bajo condiciones ecológicas similares.

Los valores medios anuales de los estratos estudiados son 136, 36, 80 y 47 g MS/m² para raíces, muerto, inferior y superior, respectivamente. La biomasa aérea media de esta especie asciende a 156 g y la subterránea a 139 g MS/m².

Biomasa de *L. lanatum*

La biomasa de esta especie varía en función del estrato y de la época del año (Cuadro 16). El estrato raíces fluctúa de 32 a 152 g MS/m² y los valores medios en distintas épocas del año son similares, aunque los más altos se obtienen durante las épocas lluviosa (87 g/m²) y transición (88 g MS/m²). Durante la época seca se alcanzan los valores mínimos en biomasa radical.

La biomasa del material muerto varía a través del año. En las épocas lluviosa, transición y seca se alcanzan valores medios de 8, 6 y 10 g MS/m², respectivamente. Al igual que en *A. purpusii* durante la época seca se alcanzan los valores más elevados.

Cuadro 16. Biomasa media de *Leptocoryphium lanatum*.

Época	Biomasa, g MS/m ²			
	Raíces	Muerto	Inferior	Superior
Lluvia	87 a	8 a	19 a	21 b
Transición	88 a	6 a	22 a	16 a
Seca	78 a	10 a	14 a	8 c
Media	84 (1)	8 (4)	18 (2)	15 (3)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

El estrato inferior también sufre variaciones a través del año y la biomasa cambia de 6 a 32 g MS/m². Los valores medios son 19, 22 y 14 g MS/m² para la época lluviosa, transición y seca, respectivamente.

La biomasa superior de esta especie fluctúa de 2 a 30 g MS/m². Los valores medios son 21, 16 y 8 g MS/m² durante las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

Los valores medios de biomasa en *L. lanatum*, en los estratos alcanzan a 84, 8, 18 y 15 g MS/m² en raíces, material muerto, inferior y superior, respectivamente. La biomasa aérea media alcanza a 40 g y la biomasa subterránea a 84 g MS/m².

Biomasa de *P. laxum*

De las cinco especies estudiadas por Tejos (1994), *P. laxum* y *L. hexandra* son representativas de sabanas que soportan una inundación de 5 a 40 cm, aproximadamente. El estrato raíces, de la primera especie, produce una biomasa de 34 a 70 g MS/m² a lo largo del año (Cuadro 17). A medida que avanza el período lluvioso y aumenta la lámina de agua sobre la sabana, la biomasa de raíces se incrementa sostenidamente hasta alcanzar un máximo de 70 g MS/m² en la semana 28 del período experimental y cuando la inundación

recién había desaparecido. Los valores medios fueron de 64, 54 y 52 g MS/m² para época lluviosa, transición y seca, respectivamente.

El material muerto varía de 8 a 38 g MS/m² en el transcurso del año. Los valores mínimos se obtienen durante la época lluviosa y los máximos en la seca. Los valores medios alcanzan a 19, 24 y 26 g MS/m² para épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

El estrato inferior fluctúa de 8 a 38 g MS/m². Durante toda la época lluviosa (16-18 semanas) los valores son similares y resultan ser los menores del año. Las medias son de 24, 40 y 32 g MS/m² para las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

El estrato superior de esta especie cambia de 8 a 66 g MS/m² a través del año. La oferta forrajera es más elevada durante la época de transición. Los valores medios son de 22, 33 y 13 g MS/m² para las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

Cuadro 17. Biomasa media de *Panicum laxum*.

Época	Biomasa, g MS/m ²			
	Raíces	Muerto	Inferior	Superior
Lluvia	64 a	19 a	24 a	22 b
Transición	54 a	24 a	40 a	33 a
Seca	52 a	26 a	32 a	13 c
Media	57 (1)	23 (3)	32 (2)	23 (3)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Los promedios anuales de los estratos estudiados varían entre sí. La media general es de 57, 23, 32 y 23 g MS/m² para los estratos raíces, muerto, inferior y superior, respectivamente. La biomasa aérea de *P. laxum* ascendió a 79 g y la subterránea a 55 g MS/m² (Tejos, 1994).

Biomasa de *L. hexandra*

El estrato raíces muestra una variación en biomasa de 35 a 144 g MS/m² a lo largo del año (Cuadro 18). A medida que avanza la época lluviosa de la sabana la producción de raíces, en los primeros 20 cm del suelo, se incrementa rápidamente y alcanza el máximo a las ocho semanas de iniciada la época lluviosa. Los valores medios alcanzan a 174, 80 y 74 g MS/m² cada cuatro semanas, para las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

Cuadro 18. Biomasa media de *Leersia hexandra*.

Época	Biomasa, g MS/m ²			
	Raíces	Muerto	Inferior	Superior
Lluvia	174 a	20 b	37 a	39 a
Transición	80 b	24 ab	38 a	36 a
Seca	74 b	28 a	36 a	14 b
Media	109 (1)	24 (3)	37 (2)	30 (3)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

El material muerto varía de 13 a 43 g MS/m² en el transcurso del año. Mientras la sabana permaneció inundada no se observan incrementos en material muerto. Los valores medios son 20, 24 y 28 g MS/m² durante las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente. En cambio, el desprendimiento de hojas y tallos durante la época seca incrementan la biomasa de material muerto. Este aumento está relacionado con la severa disminución de la humedad del suelo del bajío. En estos meses críticos, también disminuye la biomasa de los estratos raíces y superior. Este comportamiento coincide con resultados de Bulla *et al.* (1980b) en condiciones de sabanas inundables de Apure.

El estrato inferior fluctúa de 22 a 54 g MS/m². Este estrato produce una biomasa similar a través del año. Los valores medios son de 37, 38 y 36 g MS/m² para las épocas lluviosa, transición y seca, respectivamente.

La biomasa del estrato superior varía de 11 a 46 g MS/m²/28 días, durante el año. La oferta forrajera asciende a 39 y 36 g MS/m² para épocas lluviosa y de transición, respectivamente. Durante la época seca se alcanza la menor oferta forrajera con una media de 14 g MS/m² cada cuatro semanas. Estos rendimientos son similares a los señalados por Tejos (1978 a,b) para condiciones de sabana parcialmente inundable.

Los valores medios de los estratos estudiados son 109, 24, 37 y 30 g MS/m² para raíces, material muerto, inferior y superior, respectivamente. La biomasa aérea del pasto lambedora asciende a 92 g y las raíces alcanzan a 93 g MS/m²/28 días.

Biomasa de *H. amplexicaulis*

A través del año la biomasa de esta especie cambia en función de la época y del estrato (Cuadro 19). Las raíces varían de 42 a 416 g MS/m² y se alcanza un incremento sostenido entre biomasa y tiempo de inundación. Los valores mínimos se encuentran al inicio del período inundado y los máximos al finalizar la inundación. La biomasa radical descende de 189 a 124 g MS/m², cada cuatro semanas, en etapas inundada y seca, respectivamente.

El material muerto varía de 116 a 228 g MS/m² durante el año. A finales de la época de transición se encuentran los valores más elevados y coinciden con experiencias de

Bulla *et al.* (1980b). Los promedios para épocas lluviosa, transición y seca son de 168, 184 y 158 g MS/m², respectivamente.

Cuadro 19. Biomasa media de *Hymenachne amplexicaulis*.

Época	Biomasa, g MS/m ²			
	Raíces	Muerto	Inferior	Superior
Lluvia	189 a	168 a	336 a	231 b
Transición	112 b	184 a	221 b	276 a
Seca	124 a	158 a	113 c	51 c
Media	142 (3)	170 (2)	223 (1)	186 (2)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

La biomasa del estrato inferior también es afectada por la época y fluctúa de 15 a 596 g MS/m². Esta se incrementa en la medida que aumenta el tiempo de inundación. Al inicio la biomasa es inferior a 20 g y asciende a valores cercanos a 600 g MS/m²/28 días, cuando la sabana alcanza el máximo nivel de inundación y hacia finales de este período. En cambio, la biomasa de este estrato disminuye sostenidamente con el avance de la época seca.

El estrato superior produce una oferta forrajera variable durante el año. Al inicio del período inundado el rendimiento es menor de 20 g MS/m² y este valor asciende sostenidamente con el avance del tiempo de inundación, y para el momento de desaparición de la lámina de agua sobre la sabana, la oferta forrajera está alrededor de 600 g/m². Los valores medios del estrato superior de esta especie hidrófila son de 231, 276 y 51 g MS/m², cada 28 días, durante las épocas inundada, transición y seca, respectivamente. Estos son similares a los encontrados por González *et al.* (1981).

Los valores medios anuales en *H. amplexicaulis* son 142, 170, 223 y 186 g MS/m²/4 semanas para raíces, material muerto, inferior y superior, respectivamente. Estos valores son elevados y están señalando a esta especie nativa como muy promisoriosa como generadora de forrajes.

Peso foliar

Este estimador resulta de la relación entre peso seco de hojas y peso seco total (Medina, 1977). El tamaño y peso de hojas de una misma especie varía en función de la arquitectura vertical, época del año y edad del rebrote. Igualmente, el peso de hojas varía entre especies (Fig. 6; Cuadro 20).

En el experimento de Tejos (1994) el peso de las hojas cambia en función del estrato y de la especie estudiada. En *A. purpusii* varía de 10 a 55 y de 7 a 56 mg MS/hoja en el estrato superior e inferior, respectivamente. Similar respuesta se obtiene en el resto de las especies. La diferencia entre el rango menor y mayor fluctúa de 2,6 a 9,1 veces en el

estrato superior y de 2,8 a 12,5 veces en el inferior. La menor variación en rango se encuentra en la especie *L. hexandra* y la mayor en *H. amplexicaulis*.

Cuadro 20. Peso de hojas en cinco gramíneas de sabana (*).

Especie	Estrato	Peso, mg/hoja			
		Mínimo	Máximo	Medio	DE
<i>A. purpusii</i>	Superior	10	55	25,5 a	9,3
	Inferior	7	46	20,0 b	7,3
	Media			22,8 (2)	
<i>L. lanatum</i>	Superior	25	123	67,0 a	20,5
	Inferior	20	68	34,5 b	9,0
	Media			50,8 (1)	
<i>P. laxum</i>	Superior	10	45	23,1 a	
	Inferior	9	30	17,7 b	4,5
	Media			20,4 4 (2,3)	
<i>L. hexandra</i>	Superior	13	34	18,9 a	4,7
	Inferior	10	28	15,3	3,9
	Media			17,1 (3)	
<i>H. amplexicaulis</i>	Superior	15	136	50,0 a	26,3
	Inferior	10	125	53,3 a	22,3
	Media			51,6 (1)	

(*) N: 200

DE: Desviación estandar

Medias seguidas de distinta letra, para la misma especie, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

El peso medio de hojas es 22,8, 50,8, 20,4, 17,1 y 51,6 mg MS/hoja en *A. purpusii*, *L. lanatum*, *P. laxum*, *L. hexandra* e *H. amplexicaulis*, respectivamente. El menor peso de hojas se encuentra en las especies *P. laxum* y *L. hexandra*. En cambio, las hojas de mayor peso se encuentran en las especies *H. amplexicaulis* y *L. lanatum*. Por otro lado el peso de las hojas del estrato superior superan en peso a las hojas del estrato inferior. La única excepción se encuentra en *H. amplexicaulis* donde el peso de ambos estratos es similar.

El peso y el área foliar en las especies estudiadas están estrechamente relacionadas (Fig. 6). En el presente estudio se evaluaron 20, 40, 60 ó 80 observaciones pareadas con la finalidad de buscar una ecuación confiable de predicción. Para ello se recurrió al r^2 ajustado y al cuadrado medio residual (CMR). Ambos estadísticos tendieron a mejorar cuando el tamaño de muestra pasó de 20 a 40 observaciones pareadas, pero no mejoraron cuando la muestra fue de mayor tamaño. De los dos, resultó más confiable el r^2 .

Las ecuaciones de predicción que mejor explican la relación entre peso (X, en mg) y área foliar (Y, en cm^2) por estrato y por especie son las siguientes:

Especie	Estrato	Ecuación	r^2	P
---------	---------	----------	-------	---

<i>A. purpusii</i>	Inferior	$Y = 0,155 * X$	0,846	**
	Superior	$Y = 0,160 * X$	0,798	**
<i>L. lanatum</i>	Inferior	$Y = 0,057 * X$	0,693	**
	Superior	$Y = 0,069 * X$	0,835	**
<i>P. laxum</i>	Inferior	$Y = 0,121 * X$	0,666	**
	Superior	$Y = 0,147 * X$	0,801	**
<i>L. hexandra</i>	Inferior	$Y = 0,133 * X$	0,707	**
	Superior	$Y = 0,147 * X$	0,756	**
<i>H. amplexicaulis</i>	Inferior	$Y = 0,131 * X$	0,835	**
	Superior	$Y = 0,139 * X$	0,837	**

 **: $P < 0,01$

Relación hoja:tallo

Este estimador relaciona el peso seco de hojas con el peso seco de tallos. En este caso, la relación se refiere a una planta, o en área predeterminada, por ejemplo 0,10 ó 0,25 ó 1,00 m².

En especies nativas de sabana inundables, la relación hoja:tallo varía en función de estrato, edad del rebrote a través del año y especie (Cuadro 21). El estrato superior presenta valores más elevados que los encontrados en el estrato inferior (4,7 vs 1,3).

Cuadro 21. Relación hoja:tallo en gramíneas nativas.

Estrato	Época	Relación hoja:tallo				
		<i>A. purpusii</i>	<i>L. Lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Superior	Lluvia	8,1 b	3,7 b	1,7 b	1,1 a	1,4 c
	Transición	12,9 a	12,9 a	1,4 ab	1,2 a	2,4 b
	Seca	11,4 a	6,5 ab	1,2 b	0,8 b	4,1 a
	Media	10,8 (1) A	7,7 (2) A	1,4 (3) A	1,0 (3) A	2,6 (3) A
Inferior	Lluvia	4,7 a	1,6 b	0,4 b	0,3 b	0,1 b
	Transición	2,1 b	3,4 a	0,6 a	0,6 a	0,3 a
	Seca	1,0 c	3,3 a	0,6 a	0,4 b	0,3 a
	Media	2,6 (1) B	2,8 (2) B	0,5 (3) B	0,4 (3) B	0,2 (3) B

Superior: > 10 cm sobre el suelo

Inferior: < 10 cm

Medias seguidas de distinta letra minúscula, para la misma columna y estrato, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinta letra mayúscula, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinto número, en la misma fila, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

A través del año la relación hoja:tallo varía. En sabanas altas y sometidas a corte cada 12 semanas los valores más elevados, se encuentran entre las 4 y 8 semanas del rebrote. En cambio, en áreas inundables la relación está asociada con la velocidad de inundación. Cuando ésta es rápida la relación resulta elevada y coincide con datos de Tejos

(1978b,d). En cambio, cuando la inundación permanece estable la relación tiende a disminuir y coincide con valores encontrados por Tejos (1978a,c) en la sabana de Mantecal, Apure

Los valores medios de la relación hoja:tallo alcanzan a 10,8 y 2,6 en *A. purpusii*, 7,7 y 2,8 en *L. lanatum*, 1,4 y 0,5 en *P. laxum*, 1,0 y 0,4 en *L. hexandra* y 2,6 y 0,2 en *H. amplexicaulis* para estratos superior e inferior, respectivamente. La especie que presenta la relación más alta es *A. purpusii* y en orden decreciente le siguen *L. lanatum*, *H. amplexicaulis*, *P. laxum* y *L. hexandra*.

La relación hoja:tallo es importante evaluarla durante la época de utilización preferente por el rebaño de bovinos. Bajo condiciones de buen manejo, las sabanas altas deberían pastorearse de junio a diciembre, el bajío en dos oportunidades (mayo-junio y noviembre-enero) y el estero en los meses más secos (enero a mayo). En estos meses las especies estudiadas alcanzan valores de H:T, del estrato consumido por el rebaño, de alrededor de 3 a 10 en *A. purpusii*, de 0,9 a 11 en *L. lanatum*, de 1 a 2 en *P. laxum* antes de la inundación y de 1 a 1,5 después de la inundación y de 2,9 a 3,5 en *H. amplexicaulis* durante la época seca. En la generalidad de los casos los valores sobrepasan al valor 1,0, comúnmente aceptado como crítico, y estaría indicando que con un buen manejo de la pastura nativa la oferta forrajera tiene niveles aceptables de la relación hoja:tallo e indirectamente debemos esperar un valor nutritivo satisfactorio.

Relación aérea:subterránea

Esta relación resulta del cociente entre el peso seco de la biomasa aérea y el peso seco de la biomasa de raíces. Esta varía en función de la edad del rebrote, de la especie y de la época (Cuadro 22). En áreas altas y no inundables la relación sufre leves cambios en *A. purpusii* durante el año. En cambio, en *L. lanatum* no ocurren cambios significativos en esta relación que sean atribuibles a época.

Cuadro 22. Relación aérea:subterránea de cinco gramíneas.

Época	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	0,8 b	0,5 a	0,8 b	0,6 b	3,8 a
Transición	1,0 a	0,3 a	1,4 a	1,0 a	2,3 ab
Seca	1,0 a	0,3 a	0,8 b	0,7 ab	1,3 b
Media	0,9 (2)	0,4 (3)	1,0 (2)	0,8 (2)	2,5 (1)

Medias seguidas de distinta letra, para la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05). Medias seguidas de distinto número, en la misma fila, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

En especies del área inundable la relación aérea:subterránea asciende hacia la parte final del período inundado. El incremento de esta relación se debe a la humedad óptima en suelos, que permite un rebrote violento de las especies hidrófilas y los nuevos tejidos son mayoritariamente hojas (Tejos, 1978b, d). Durante la época seca los valores descienden y luego ascienden con el inicio de la época lluviosa porque se reinicia un incremento muy acentuado de nuevas hojas.

La relación aérea:subterránea alcanza a 0,4, 0,8, 0,9, 1,0 y 2,5 para *L. lanatum*, *L. hexandra*, *A. purpusii*, *P. laxum* e *H. amplexicaulis*, respectivamente (Tejos, 1994). En otras palabras, la especie que presenta la mayor proporción de raíces es *L. lanatum*. En cambio, *H. amplexicaulis* presenta la menor proporción de raíces. La relación aérea:subterránea antes señalada en *A. purpusii* es similar a la encontrada por Morales y Berroterán (1991) en dos sabanas del estado Guárico.

Índice de área foliar

El índice de área foliar (IAF) es la relación entre la suma del área de todas las hojas existente en una superficie determinada y la misma superficie de suelo. Usualmente se seleccionan áreas de 0,10, 0,25, 0,50 ó 1,00 m². En este caso se usan cuadrantes de 20 cm * 50 cm, 50 cm * 50 cm, 50 cm * 100 cm o 100 cm * 100 cm, respectivamente.

El área de hojas se puede medir directa ó indirectamente. En forma directa se mide el área foliar con un medidor electrónico de área foliar. Sin embargo, es un equipo muy costoso y sólo se encuentra en pocos laboratorios. En forma indirecta, se puede estimar el área foliar por la relación entre el peso y área. En este caso, una alternativa es pesar, al menos, 5 áreas distintas de una hoja de papel. Por ejemplo el peso de áreas de papel bien medidas de 5, 10, 15, 20 y 25 cm² permitirá confeccionar una figura patrón que relacione el peso foliar con el área foliar. Entonces, un área de una hoja dibujada y recortada, y luego de pesada permitirá estimar el área foliar verdadera.

En general, los rangos de área foliar ocupada por una hoja de gramíneas nativas tropicales fluctúan de 2 a 20 cm² y la media está alrededor de 3,6, 3,3, 2,8, 2,4 y 7,0 cm² para *A. purpusii*, *L. lanatum*, *P. laxum*, *L. hexandra* e *H. amplexicaulis*, respectivamente (Tejos, 1994).

En las especies estudiadas el IAF varía debido a edad del rebrote, estrato, época y especie. En *A. purpusii* el IAF varía de 0,60 a 0,80 y de 0,11 a 1,10 para estratos superior e inferior, respectivamente (Tejos, 1994) (Cuadro 23). Después del corte o del pastoreo el IAF disminuye y luego se incrementa con la edad del rebrote. Durante la época lluviosa el IAF medio alcanza a 0,68, 0,92 y 1,60 para estratos inferior, superior y aéreo total, respectivamente. Durante la época de transición se alcanzan valores de 0,94, 0,86 y 1,80 y durante la época seca el IAF medio es 0,68, 0,24 y 0,92 para estratos inferior, medio y total, respectivamente. El IAF anual es 0,80 para el estrato inferior y 0,60 para el estrato superior y el IAF total alcanza una media de 1,40. Este valor resulta ser tres a cinco veces superior al señalado por Morales y Berroterán (1991) y se explica porque la cobertura y producción de hojas de esta forrajera nativa fue inferior a la encontrada en el presente trabajo.

En *L. lanatum* el IAF varía de 0,01 a 0,12 en el estrato inferior y de 0,01 a 0,22 el estrato superior (Tejos, 1994). Durante la época lluviosa los valores medios alcanzan a 0,06, 0,09 y 0,15 para estratos inferior, superior y total, respectivamente. En la época de transición alcanzan valores medios de 0,09, 0,11 y 0,20 y en época seca de 0,03, 0,01 y

0,04 para estratos inferior, superior y total, respectivamente. El IAF del estrato superior es más elevado que el encontrado en el nivel inferior (0,08 vs 0,06).

La disminución del IAF, después de los respectivos cortes de uniformidad en las sabanas altas se explica, probablemente, porque todo el material del estrato superior fue retirado y las especies realizan el rebrote a expensas de las reservas de carbohidratos de reservas (CNET). Por otro lado, el área foliar remanente queda reducida a 43-71% de la existente antes del corte y ambos factores explican la reducción del IAF en las semanas siguientes al corte de uniformidad.

En *P. laxum* el IAF varía de 0,06 a 0,25 y de 0,08 a 0,57 en estratos inferior y superior, respectivamente. Durante la etapa de inundación (junio-noviembre) de la sabana se alcanzan valores medios de IAF de 0,09, 0,18 y 0,27 y durante la época seca de 0,17, 0,23 y 0,40 para estratos inferior, superior y total, respectivamente. El IAF es más elevado en el estrato superior que el registrado en el estrato inferior (0,21 vs 0,14). Esta diferencia se explica porque en esta especie la relación hoja:tallo es más elevada en el estrato superior que en el inferior.

Cuadro 23. Índice de área foliar en gramíneas nativas.

Estrato	Época	IAF				
		<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Superior	Lluvia	0,68 a	0,09 a	0,20 ab	0,29 a	0,77 a
	Transición	0,86 a	0,11 a	0,27 a	0,28 a	0,53 ab
	Seca	0,27 b	0,05 b	0,11 b	0,10 b	0,44 b
	Media	0,60 B	0,08 A	0,19 A	0,22 A	0,58 A
Inferior	Lluvia	0,86 a	0,06 ab	0,09 b	0,11 b	0,24 a
	Transición	0,94 a	0,09 a	0,17 a	0,16 a	0,23 a
	Seca	0,60 a	0,05 b	0,14 a	0,14 a	0,33 a
	Media	0,80 A	0,06 B	0,13 B	0,14 B	0,27 B
Total	Lluvia	1,54 a	0,14 a	0,28 b	0,40 a	1,02 a
	Transición	1,80 a	0,19 a	0,44 a	0,44 a	0,76 b
	Seca	0,87 b	0,09 b	0,25 b	0,23 b	0,77 b

Fuente: Tejos, 1994.

Medias seguidas de distinta letra minúscula, para la misma especie y estrato, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinta letra mayúscula, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinto número, en la misma fila, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

El IAF en *L. hexandra* varía, a través del año, de 0,08 a 0,29 en el estrato inferior y de 0,08 a 0,40 en el estrato superior. Durante la época de inundación el IAF alcanza valores de 0,15, 0,29 y 0,44 y durante la época no inundada los valores medios son de 0,13, 0,20 y 0,33 para estratos inferior, superior y total, respectivamente. En forma similar a lo encontrado en las especies anteriores, el IAF del estrato superior alcanza valores más altos

que el estrato inferior (0,24 vs 0,14) y al igual que en el caso de *P. laxum* se explica porque la relación H:T es 2,5 veces más elevada en ese estrato.

El IAF en *H. amplexicaulis* fluctúa, a través del año, de 0,03 a 0,53 en el estrato inferior y de 0,08 a 1,47 en el superior. Los valores medios durante la etapa inundada son de 0,23 y 0,77 y durante la época seca de la sabana de 0,31 y 0,48 para estratos superior e inferior, respectivamente. El IAF medio asciende de 0,26 a 0,66 para estratos inferior y superior, respectivamente.

Al igual que en el caso de las especies del bajío el IAF es mayor en el estrato superior que en el inferior. En este caso resulta superior en 2,5 veces y se explica porque la relación H:T es cinco veces más elevada en el estrato superior. En otras palabras, en *H. amplexicaulis* predominan las hojas en el estrato superior y los tallos en el inferior. Este comportamiento a su vez está relacionado directamente con el nivel y tiempo de inundación. A medida que la inundación es más severa las hojas inferiores, que permanecen sumergidas por un cierto tiempo, terminan desprendiéndose del tallo.

Relación área foliar

La relación existente entre el área foliar (expresada en cm^2) y el peso seco total (Medina, 1977) cambia en función de época y especies (Cuadro 24). En *A. purpusii* varía de 29 a 68, en *L. lanatum* de 2 a 23, en *P. laxum* de 13 a 46, en *L. hexandra* de 14 a 44 y en *H. amplexicaulis* de 3 a 32 cm^2 AF/g MS, respectivamente.

La relación área foliar (RAF) alcanza a valores medios anuales de 12 en *L. lanatum*, 15 en *H. amplexicaulis*, 20 en *L. hexandra*, 26 en *P. laxum* y 46 cm^2 /g MS. en *A. purpusii*.

Cuadro 24. Relación área foliar en cinco especies nativas.

Época	RAF, cm^2 AF / g biomasa total				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	48 ab	10 b	27 a	20 b	19 a
Transición	53 a	19 a	30 a	26 a	14 b
Seca	38 b	8 b	21 b	15 c	15 c
Media	46 (1)	12 (5)	26 (2)	20 (3)	15 (4)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

En especies de sabanas altas, durante la época lluviosa, los valores de la RAF tienden a aumentar después del corte de uniformidad y a disminuir durante la época de mínima precipitación. En *A. purpusii* los rangos fluctúan de 32 a 68 y de 29 a 45 cm^2 AF/g MS de biomasa total en épocas lluviosa y seca, respectivamente. Es decir, durante el período lluvioso se encuentran, aparentemente, hojas más delgadas y éstas tienden a engrosar en la medida que la humedad del suelo es menor. Similar tendencia, y para la misma especie, señala Morales y Berroterán (1991) para condiciones de llanos centrales. La

RAF media anual, en esta especie, fue $46 \text{ cm}^2 \text{ AF/g}$ biomasa total. Pero, si la relación se refiere únicamente al área foliar sobre la biomasa aérea el valor recalculado asciende a $102 \text{ cm}^2 \text{ AF/g}$ biomasa aérea. Este último valor supera en alrededor de 15-20 % al señalado por Morales y Berroterán(1991) y está indicando, aparentemente, que el ecotipo de *A. purpusii* estudiado posee hojas más delgadas que el encontrado en los llanos centrales del país.

En sabanas levemente inundadas los valores de la RAF aumentan cuando las condiciones hídricas del suelo son óptimas. Este fenómeno se presenta durante el inicio de ambas temporadas, seca y lluviosa. En esos momentos se alcanzan valores máximos de 33 a 40 y de 44 a $46 \text{ cm}^2 \text{ AF/g}$ biomasa total, respectivamente. Estos valores están reforzando el planteamiento que la pastura nativa de bajo debe ser utilizada por bovinos en pastoreo antes y después de la inundación del sector.

En sabanas fuertemente inundadas los valores de la RAF son muy bajos, alrededor de $9-10 \text{ cm}^2/\text{g}$ biomasa total, al momento de desaparecer la inundación. Este bajo valor se explica porque en la biomasa aérea dominan los tallos sobre las hojas. Pero, al desaparecer la lámina de inundación el suelo se encuentra con una humedad óptima, y se produce un buen rebrote del pasto nativo y los valores de la RAF se incrementan sostenidamente durante la época de mínima precipitación.

Relación peso foliar

Peso foliar es la relación entre peso seco de hojas y el peso seco total de la planta, en un área determinada (Medina, 1977).

Esta relación varía en función de edad del rebrote, época y especie (Cuadro 25). En *A. purpusii* varía de 0,18 a 0,46, en *L. lanatum* de 0,03 a 0,36, en *P. laxum* de 0,10 a 0,33, en *L. hexandra* de 0,12 a 0,30 y en *H. amplexicaulis* de 0,02 a 0,24.

Entre especies la relación peso foliar (RPF) promedio es 0,12, 0,14, 0,18, 0,19 y 0,29 en *H. amplexicaulis*, *L. hexandra*, *L. lanatum*, *P. laxum* y *A. purpusii*, respectivamente.

Cuadro 25. Relación de peso foliar en especies nativas.

Época	RPF, g/g				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	0,31 a	0,15 b	0,20 b	0,14 b	0,14 a
Transición	0,33 a	0,25 a	0,22 a	0,18 a	0,10 b
Seca	0,24 b	0,15 b	0,15 b	0,11 c	0,13 a
Media	0,29 (1)	0,18 (2)	0,19 (2)	0,14 (3)	0,12 (4)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, $P < 0,05$).

En sabanas altas, durante la época de utilización preferente por bovinos, los valores de la RPF fluctúan de 0,18 a 0,46 y de 0,03 a 0,36 g hojas/g biomasa total en *A. purpusii* y

L. lanatum, respectivamente. Estos valores están señalando que de la biomasa total las hojas constituyen el 31,2 % en *A. purpusii* y 18,1 % en *L. lanatum*. Pero esta proporción disminuye a 22,3 % en la primera y a 10,0 % en la segunda especie durante la época de mínima precipitación.

En sabanas moderadamente inundables, al igual que en la RAF, los valores máximos de la RPF se encuentran tanto al inicio de la época lluviosa como al desaparecer la inundación de la sabana. Estos valores altos están relacionados con la humedad del suelo que alcanza alrededor de 26 % en esos momentos. Esto a su vez significa que la tensión ejercida por el suelo era de 0,10 a 0,33 bares, el suelo se encontraba a capacidad de campo y coincide con experiencias de Wolf (1975) en suelos tropicales.

En sabanas fuertemente inundadas los valores de la RPF, al desaparecer la lámina de agua y cuando el suelo se encuentra a capacidad de campo, son bajas. Apenas alcanzan un valor medio de 0,07 g hojas/g biomasa total, pero el rebrote posterior donde predominan las hojas sobre los tallos permite elevar sostenidamente los valores de esta relación. En términos de porcentajes la proporción de hojas en la biomasa total se incrementa de 7 a 22 % desde el inicio hasta el final de la temporada seca.

Tasa absoluta de crecimiento

La tasa absoluta de crecimiento (TAC) es la relación entre la diferencia de dos pesos y la diferencia en días entre ambos pesajes (Humphreys y Robinson, 1986). En forma matemática, se expresa así:

$$\text{TAC} = \frac{\text{Peso seco en tiempo 2} - \text{Peso seco en tiempo 1}}{\text{Intervalo entre pesajes, días}}$$

Si el primer y segundo pesaje están expresados en gramos de materia seca/m², entonces la TAC estará expresada en g MS/m²/día. Igualmente válido resulta expresar los pesajes en kg MS/ha y en este caso la TAC en kg MS/ha/día. La TAC es un excelente estimador de la cantidad de rebrote que realiza una especie forrajera a lo largo del año. Además este estimador se asocia con la carga animal que puede soportar una especie forrajera en cualquier momento del año.

La TAC varía de acuerdo con la edad, época y especie (Cuadro 26). En *A. purpusii* fluctúa de -3,2 a 8,7, en *L. lanatum* de -2,3 a 2,7, en *P. laxum* de -1,8 a 3,5, en *L. hexandra* de -2,8 a 4,4 y en *H. amplexicaulis* de -29,1 a 28,9 g MS/m²/día. La TAC media alcanza a 0,4 en *L. hexandra*, a 0,4 en *L. lanatum*, a 0,5 en *P. laxum*, a 0,5 en *A. purpusii* y a 1,4 g MS/m²/día en *H. amplexicaulis*.

En especies de sabanas altas la TAC desciende después del corte de uniformidad y en general se alcanzan valores negativos (23 a 32 g/m²/día) en las primeras cuatro semanas del rebrote. En cambio, los valores máximos se obtienen entre las 4 a 8 semanas del

rebrote. Durante el período de utilización preferente de esta pastura (junio-diciembre) los valores máximos alcanzan a 87 y 27 kg MS/ha/día en *A. purpusii* y *L. lanatum*, respectivamente. Pero, desde un punto de vista forrajero interesan más los valores de la TAC relacionada con la oferta forrajera. Durante el período de utilización de esta pastura se alcanzaron valores medios de 18 kg en *A. purpusii* y de 4 kg MS/ha/día en *L. lanatum*.

Cuadro 26. Tasa absoluta de crecimiento en cinco gramíneas nativas.

Época	TAC, g MS/m ² /día				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	1,7 a	1,0 a	0,7 a	0,8 a	7,5 a
Transición	1,7 a	-0,7 b	0,8 a	0,8 a	-4,7 c
Seca	-2,0 b	1,0 a	-0,1 b	-0,5 b	1,4 b
Media	0,5 (2)	0,4 (2)	0,5 (2)	0,4 (2)	1,4 (1)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).
Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

En sabanas levemente inundadas se obtienen valores negativos de la TAC en las semanas siguientes al corte de uniformidad (inicios del período lluvioso), pero al producirse las primeras lluvias de la temporada se produce un buen rebrote de la pastura nativa. En ese momento se alcanzan TAC de 3,9 en *P. laxum* y de 7,2 kg MS/ha/día en *L. hexandra*. En cambio, al desaparecer la inundación de la sabana, la TAC alcanza valores medio de 12,3 kg en *P. laxum* y de 10,4 kg MS/ ha/día en *L. hexandra*.

En sabanas fuertemente inundadas la TAC fluctúa a través del año de valores negativos hasta 289 kg MS/ha/día. La media anual y la desviación estandar alcanzó a 13,5 y 14,2 kg MS/ha/día, respectivamente, indicando con ello la gran variabilidad durante el año. Estos valores son similares a los encontrados por Entrena (1976), en la especie *H. amplexicaulis*, en una gradiente microtopográfica del Módulo Experimental en Mantecal, Apure. En cambio la TAC, durante la época de mínima precipitación, fluctúa de -13 a 28 kg y la media del período a 14 kg MS/ha/día.

Tasa de asimilación neta

La tasa de asimilación neta (TAN) relaciona la TAC con el área foliar de la planta en un tiempo bien definido. Matemáticamente se expresa así (Humphreys y Robinson, 1986):

$$TAN = TAC \times \frac{\text{Ln área foliar en t2} - \text{Ln área foliar en t1}}{\text{Area foliar en t2} - \text{área foliar en t1}}$$

donde: Ln es el logaritmo natural
t1 es la fecha del primer muestreo
t2 es la fecha del segundo muestreo

La TAN varía en función de edad, época y especie (Cuadro 27). En *A. purpusii* fluctúa de -2,6 a 7,5, en *L. lanatum* de -10,2 a 20,3, en *P. laxum* de -13,0 a 9,2, en *L. hexandra* de -7,8 a 10,6 y en *H. amplexicaulis* de -27,2 a 61,7 g/m² AF/día. La TAN media anual alcanza a 0,3 en *A. purpusii*, a 0,7 en *P. laxum*, a 1,1 en *L. hexandra*, a 3,5 en *L. lanatum* y a 5,6 g/m² AF/día en *H. amplexicaulis*.

Cuadro 27. Tasa de asimilación neta en gramíneas nativas.

Época	TAN, g/m ² AF/día				
	<i>A. purpusii</i>	<i>L. lanatum</i>	<i>P. laxum</i>	<i>L. hexandra</i>	<i>H. amplexicaulis</i>
Lluvia	1,5 a	8,8 a	1,4 a	0,5 b	14,8 a
Transición	1,2 a	-3,8 b	1,3 a	4,1 a	-1,8 b
Seca	-1,8 b	5,5 a	-0,5 b	-1,4 b	3,7 b
Media	0,3 (2)	3,5 (1)	0,7 (2)	1,1 (2)	5,6 (1)

Medias seguidas de distinta letra, en la misma columna, presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

Medias seguidas de distinto número presentaron diferencias (Tukey, P<0,05).

En sabanas altas se encuentran valores negativos de la TAN inmediatamente después del corte de uniformidad. Pero, después de 4 y 8 semanas se alcanzan valores máximos, 4,4 y 7,8 g/m²/día en *A. purpusii* y *L. lanatum*, respectivamente. Este indicador está señalando que desde un punto de vista de utilización de estas pasturas se debería dar un período de reposo cercano a 8 semanas en los meses de junio a diciembre. En cambio, durante la época de mínima precipitación se registran únicamente valores negativos de la TAN en la primera especie y muy bajos en la segunda, por lo cual el pastoreo debería suspenderse en la época seca.

En sabanas moderadamente inundadas, a entradas de las lluvias, la TAN muestra valores negativos o muy bajos inmediatamente después del corte de uniformidad. Pero, entre las 4 y 8 semanas se alcanzan los valores máximos. Luego, cuando se intensifica el período lluvioso y aparece una lámina de agua de alrededor de 10 cm sobre la sabana, nuevamente se registran valores negativos de la TAN. Estos se explican porque el área foliar de ambas especies disminuye por efecto de la inundación. A su vez, este comportamiento está señalando que aproximadamente cuatro semanas son suficientes para que estas especies hidrófilas desprendan las hojas que permanecen bajo la superficie del agua.

Los valores de la TAN, al producirse la desecación de la sabana y procederse al segundo corte de uniformidad en el bajío, fueron negativos en *L. hexandra*, pero resultaron positivos en *P. laxum*. Los valores máximos de la TAN se alcanzan entre las 4 y 8 semanas después del corte y para ese período la humedad del suelo alcanza valores cercanos a 26 y 10 % y la retención por el suelo era de 0,2 y 10 bares, respectivamente. En cambio, cuando la sequía es más intensa la TAN se hace negativa.

En sabanas bajas, al desaparecer la inundación, la TAN fue negativa durante las primeras cuatro semanas después del corte de uniformidad, pero durante todo el período

seco mostró valores positivos. Estos hallazgos están señalando a esta especie como muy hábil para realizar un activo crecimiento con humedad del suelo cercana a un 12 % y cuando el suelo ejerce una tensión cercana a 15 bares.

En pastos nativos tropicales la información disponible sobre algunos estimadores de análisis de crecimiento es aún escasa. Deseable sería que en los próximos años se profundizase investigación en estos temas, tanto a través de investigaciones tradicionales como mediante tesis de tercer, cuarto y quinto nivel.