

Comportamiento de la composición florística de una sabana inundable bajo diferentes condiciones de uso

M. P. Silva* y R. A. Mauro**

Introducción

La diversidad florística de los pastos naturales está fuertemente asociada con el estrés ambiental. Esta diversidad aumenta hasta el punto donde dicho estrés es tan severo que solamente las especies más adaptadas son capaces de sobrevivir y a partir de este momento la diversidad se mantiene (Grime, 1973). Modelos teóricos soportan la idea de que la diversidad de especies de plantas puede aumentar si el impacto de los herbívoros reduce la habilidad para competir de las especies dominantes, pero puede disminuir si afecta a los competidores inferiores (Tilman y Pacala, 1993); no obstante, además de los herbívoros, otros procesos ecológicos y evolutivos están asociados con la diversidad de especies (Hulme, 1996).

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

Las regiones subhúmedas con corta historia de uso por grandes mamíferos son más susceptibles a sufrir alteraciones debidas al pastoreo (Milchunas et al., 1988). Estas áreas están formadas por gramíneas que

desarrollan macollas que no toleran el pastoreo ni la sequía. La pampa inundable de Argentina es representativa de este ecosistema, en el cual, según Sala et al. (1996), el pastoreo alteró la distribución de las hojas en el dosel, encontrándose la mayor parte del material verde concentrado en la capa superficial entre 0 y 5 cm, mientras que en el área no pastoreada el área foliar se encuentra entre 10 y 30 cm. La diversidad aumentó con el pastoreo debido primariamente a la entrada de hierbas y especies exóticas. Chanton y Facelli (1991) analizaron, en diferentes escalas espaciales, el efecto del pastoreo y la inundación sobre la diversidad en esta misma región. Según estos investigadores, ambos disturbios disminuyeron la diversidad en la escala espacial, mientras que en la escala de parches la diversidad declinó con la inundación y aumentó con el poco pastoreo. El efecto combinado de inundación y pastoreo favorece la diversidad de especies; mientras la primera aumenta la equidad, el segundo aumenta la riqueza. En la escala puntual, la mayor diversidad fue encontrada en el área no-pastada.

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

La relación entre diversidad biológica y producción en un ecosistema ha recibido la atención en recientes debates y publicaciones por diversos autores (Bulla,

* Zoot. Ph.D., Investigadora de Embrapa Gado de Corte, Rod. BR 262 km 9, CP 154, Campo Grande, MS, Brasil, CEP 79002-970. E-mail: martha@cnpqg.embrapa.br

** Biol. Ph.D., Investigador de Embrapa Pantanal, Rua 21 de setembro, #1880, B. N. Sra. Fátima, Corumbá, MS, Brasil, CEP 79320-900. E-mail: rodiney@cpap.embrapa.br

1996; Rusch y Oesterheld, 1997; Sala et al., 1996; Sarmiento, 1996), quienes afirman que no existen evidencias concluyentes para aceptar o rechazar esta relación. La teoría clásica predice que las comunidades con mayor diversidad serían más productivas que las comunidades menos diversas. Una teoría alternativa es presentada por Sala et al. (1996), indicando que la magnitud del cambio en la función del ecosistema no está relacionada solamente con el número de especies, más sí con la importancia relativa de la especie que fue extinguida o adicionada en la comunidad. La pérdida de especies que contribuyen con la mayor fracción de la producción primaria resulta en un cambio mucho más brusco en la función del ecosistema que la pérdida de una especie subordinada. Rusch y Oesterheld (1997), en varios estudios en la pampa húmeda Argentina, mostraron que el pastoreo aumentó la riqueza de las especies, pero redujo la productividad aérea, indicando que la diversidad o riqueza de especies de manera aislada no es un buen indicativo para predecir la productividad primaria de la parte aérea de las plantas.

Existe una compleja relación entre la cantidad de material vegetal que puede ser consumido por los herbívoros, el índice de área foliar (IAF) remanente y la tasa de fotosíntesis. Cuando la intensidad de pastoreo es alta, el índice de área foliar remanente disminuye y el consumo por hectárea aumenta, o sea, que se presenta un mayor consumo proporcional de vástagos. Este aumento en la eficiencia del consumo ocurre a expensas de la fotosíntesis, lo que incide en una menor cantidad de vástagos. Así, el máximo consumo por hectárea debe estar asociado con el mantenimiento de un área foliar suficiente para promover el crecimiento de la planta (Parsons et al., 1983). La intensidad de corte está determinada por la altura y la frecuencia de corte que están directamente relacionadas con la biomasa residual, es decir, el IAF remanente es responsable por la fotosíntesis. Cuando el IAF está por debajo del punto de máximo rendimiento, la producción puede ser reducida por la defoliación; así la productividad depende de las hojas presentes para interceptar la luz (Donald y Black, 1958).

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

Materiales y métodos

Características del área de estudio

El área de estudio está ubicada en el hato El Frío (7° 45' latitud norte y 68° 55' longitud oeste) en los Llanos Inundables de la región del Alto Apure,

Venezuela, entre los pueblos de El Samán y Mantecal, con un área de 80,000 ha. El relieve es plano con una pendiente mínima en sentido este de 0.02%. El clima es marcadamente estacional con un período de lluvias entre mayo y octubre, cuando cae el 90% de la precipitación anual, y un período de estrés hídrico extremo entre enero y abril. La precipitación promedio es de 1465 mm; no obstante, en 1996 este valor estuvo muy por encima del promedio, siendo de 1826 mm, lo que ocasionó inundación durante 45 días en toda el área de bajo-estero, inclusive en zona de banco, cubriendo más de 1 m sobre el nivel del suelo. En 1997, la precipitación fue de 1348 mm, inferior al promedio. El clima es caliente, con una temperatura promedio de 27 °C, con amplitud, promedio diario, de 9.5 °C.

En estas sabanas se pueden separar topográfica, edáfica y florísticamente tres unidades: la parte alta y no-inundable, conocida localmente como 'banco', la parte baja inundable o 'estero', y un área intermedia llamada 'bajo'.

Los bajos constituyen entre 60% y 70% del área (Fergusson-Laguna, 1985), y son áreas planas con una leve pendiente en dirección a los esteros. Se inundan superficialmente entre 10 y 40 cm y pierden agua rápidamente al cesar las lluvias. El substrato está formado principalmente por arcilla ferruginosa del cuaternario medio, con predominio de caolinita (Fergusson-Laguna, 1985). Su contenido de nutrimentos y materia orgánica es mayor, y la fertilidad más elevada que las áreas de banco. Estos suelos son clasificados como Vertic Tropoqualfs y Udorthentic Pellusterts (Bulla et al., 1980).

Determinación de la composición florística

La composición florística fue determinada utilizando el método de la 'varilla', con muestreo totalmente al azar y tomando 100 puntos por tratamiento. En cada punto de muestreo se anotaron todas las especies que tocaban la varilla. Las recolecciones se realizaron en noviembre (final de época de lluvias) de cada año entre 1995 y 1997. Este sistema de censo brinda informaciones cualitativas (presencia) y cuantitativas (cobertura) (Sarmiento y Vera, 1979).

La diversidad de flora en la sabana fue analizada según dos componentes: (1) número de especies en la comunidad o riqueza de especies, y (2) equidad, o forma de distribución de la abundancia de especies (Ludwig y Reynolds, 1988). Para el efecto se utilizaron los índices siguientes:

Índice de Shannon-Winer (H'). Es la medida del promedio del grado de incertidumbre en predecir cuál

individuo de cuál especie puede ser escogido al azar en un grupo de S especies y N individuos, según la ecuación siguiente:

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

donde,

p_i = es la abundancia proporcional conocida de una determinada especie en la muestra.

Índice de Margalef

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

donde,

S = es el número total de especies en una comunidad, y

N = es el número total de individuos observados.

Índice de equidad de Hill (1973). Considera poblaciones infinitas donde no es posible contar todos los individuos. Simpson (1949) desarrolló un estimador no tendencioso (l) para el muestreo de poblaciones infinitas. El índice de Hill está dado por la relación siguiente:

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

donde,

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

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

$N1$ = es el número de especies abundantes en una muestra; y

$N2$ = es el número de la abundancia de las especies en la muestra.

Determinación de la biomasa residual

Para la determinación de la biomasa residual fueron cosechadas cuatro muestras de 0.25 m² por parcela, a nivel del suelo en los sitios donde había sido cosechada la biomasa aérea, o sea, la biomasa residual era el material vegetal remanente por debajo del corte de la vegetación a 10 cm. Las recolecciones se hicieron en noviembre de cada año entre 1995 y 1997.

Los efectos sobre la biomasa residual de las frecuencias de corte y de los controles con y sin animales, fueron analizados utilizando un diseño factorial de varianza con los factores: tratamiento y controles, bloque de observaciones y época del año, a

través de un modelo lineal estadístico (SAS, 1985). Cuando se detectaron diferencias significativas ($P < 0.05$), se utilizó el análisis de medias (Snedecor y Cochran, 1980). El mismo procedimiento fue utilizado para comparar biomasa residual entre 1996 y 1997.

Resultados

Composición florística en 1995

En el Cuadro 1 se presentan los datos de composición florísticas de la sabana hiperestacional basados en los parámetros: número de especies, índice de riqueza de Margalef, índice de diversidad de Shannon e índice de equidad de Hill.

Las áreas de muestreo elegidas dentro de la sabana hiperestacional (bajío) estaban localizadas en una sabana bajo condiciones de manejo tradicional, o sea, con una carga de aproximadamente 0.4 UA/ha todo el año, con movimiento del ganado entre las diferentes unidades y con el uso del fuego en el período de sequía. Al final del período de producción de 1995, cuando se estableció el ensayo, se hizo una evaluación de la composición florística por bloques, ya que aún no se habían iniciado los tratamientos. Se encontró gran similitud en relación con los parámetros relacionados arriba, con excepción del bloque D que fue diferente a los demás. Este bloque presentó el menor número de especies y, consecuentemente, el menor valor de riqueza y diversidad, pero el índice de equidad fue superior al de los demás bloques, indicando una mejor distribución de las especies. La localización del bloque D dentro de la sabana podría ser considerada como un bajío alto, o sea, transición entre banco y bajío, siendo un poco más alta que en los demás bloques.

Las especies de mayor cobertura en todos los bloques en la sabana eran las gramíneas perennes *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum* y *Leersia hexandra*. *Axonopus purpusii* tenía una participación importante solamente en el bloque D. Otras especies como *Commelina* sp., *Acisanthera quadrata*, *Borreria verticillata* aparecían con una cobertura relativamente

Cuadro 1. Parámetros de diversidad de los bloques de observación en una sabana hiperestacional en el final del período de producción de 1995. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

Bloques	No. de especies	Riqueza	Diversidad	Equidad
A	18	3.14	1.84	0.68
B	23	3.84	2.43	0.62
C	21	3.47	2.27	0.68
D	12	2.04	1.72	0.78

alta. Estas especies son malezas que pueden indicar un grado de deterioro de las pasturas. La gran mayoría de las especies pueden ser consideradas como especies accesorias y estaban presentes en baja abundancia (Cuadro 2).

Composición florística en 1996

Bajo el efecto de los tratamientos de corte, la composición florística de la sabana hiperestacional presentó diferencias en relación con los parámetros de diversidad (Cuadro 3). El tratamiento de corte cada

Cuadro 2. Cobertura de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional bajo manejo tradicional en 1995. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

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

Cuadro 3. Parámetros de diversidad de una sabana hiperestacional en los distintos tratamientos de corte y controles en 1996. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

Tratamientos	No. de especies	Riqueza	Diversidad	Equidad
30 días	5	0.86	0.58	0.76
60 días	3	0.43	0.33	0.84
90 días	5	0.86	0.66	0.80
Controles				
Con ganado	12	2.35	1.23	0.63
Sin ganado	8	1.48	0.94	0.76

60 días mostró resultados diferentes en comparación con los restantes, presentando el menor número de especies, la menor riqueza y diversidad de especies; no obstante, mostró el mayor valor de equidad. Los índices de los controles fueron superiores a los de los tratamientos de corte; el control con ganado presentó el mayor número de especies y, consecuentemente, una mayor riqueza y diversidad en relación con el control sin ganado (exclusión), pero presentó el menor valor de equidad.

Los índices de comportamiento de la composición florística en los tratamientos de corte en 1996 fueron inferiores a los del inicio del experimento (1995). El área bajo manejo tradicional (control con ganado) presentó 21 especies en 1995 en los 100 sitios de evaluación vs. las 12 especies encontradas en el año 1996. Consecuentemente, todos los índices fueron inferiores, incluso el de equidad. Esta diferencia, en parte es debida a la mayor precipitación en 1996, que fue muy superior al promedio en la región, provocando inundación en toda el área. El exceso de agua por un tiempo superior al normal favoreció la desaparición de algunas especies, disminuyendo así la diversidad.

En 1996, *Paspalum chaffanjonii* y *Panicum laxum* fueron las principales especies en la composición de la sabana hiperestacional. Las demás especies pueden ser consideradas accesorias (Cuadro 4).

Composición florística en 1997

Las propiedades florísticas de la sabana hiperestacional, analizadas mediante los índices de diversidad de Shannon-Winer, riqueza de Margalef e índice de equidad de Hill, fueron diferentes en los tratamientos de corte. En el tratamiento de corte cada 30 días ocurrió el mayor número de especies (18) en los 100 sitios de evaluación y el mayor índice de diversidad y riqueza, seguido por el tratamiento de corte cada 30 días más aplicación de fertilizante (13) y del corte

Cuadro 4. Frecuencia de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional en los diferentes tratamientos de corte y controles en 1996. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

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

Cuadro 5. Parámetros de diversidad de una sabana hiperestacional en los distintos tratamientos de corte y controles en 1997. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

Tratamientos	No. de especies	Riqueza	Diversidad	Equidad
30 días	18	3.33	1.83	0.56
30 días con fertilizante	13	2.40	1.49	0.64
90 días	11	2.02	1.32	0.63
Controles				
Con ganado	19	3.42	2.00	0.70
Sin ganado	24	4.35	2.17	0.65

cada 60 días (11). Los índices de equidad fueron similares para todos los tratamientos de corte. Los tratamientos control presentaron valores superiores a los tratamientos de corte. El tratamiento de exclusión presentó el mayor número de especies (24) y, consecuentemente, el mayor índice de riqueza y diversidad (Cuadro 5). Estos valores se aproximaron a los de 1995 y fueron muy superiores a los de 1996.

Las diferencias en el número de especies en los tratamientos de corte y de control son debidas principalmente a las especies accesorias, ya que las especies con mayor cobertura y de mayor importancia para la alimentación del ganado constituían, en promedio, 80% en aquellos tratamientos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Cobertura de ocurrencia de las especies presentes en la sabana hiperestacional en los diferentes tratamientos de corte y controles en 1997. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

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

Estas especies fueron *P. chaffanjonii*, *P. laxum*, *L. hexandra* y *A. purpusii*, aunque presentaban variaciones en su participación en los tratamientos. *Leersia hexandra* presentó baja cobertura en los tratamientos de corte cada 30 días con y sin fertilizante; asimismo, *P. laxum* presentó baja cobertura en el tratamiento de corte cada 60 días y *A. purpusii* en el tratamiento de control con ganado. La especie con más

alta cobertura en todos los tratamientos de corte y control fue *P. chaffanjonii*. Por otra parte, la aplicación de fertilizante no modificó la composición de la sabana, pero disminuyó el aporte de especies accesorias.

Biomasa residual

Los análisis de varianza mostraron diferencia ($P < 0.05$) en la biomasa residual de 1996 entre los diferentes tratamientos de corte y de control. Con el tratamiento de corte cada 30 días se obtuvo el menor promedio de MS residual ($50.45 \pm 17.84 \text{ g/m}^2$), siendo diferente estadísticamente de los demás tratamientos de corte y control (Cuadro 7). Lo anterior demuestra que esta intensidad de uso afecta el rebrote, comprometiendo el crecimiento posterior al corte. En 1997, al igual que en el año inmediatamente anterior, la tendencia fue similar, encontrándose diferencias ($P < 0.05$) entre tratamientos y controles. Entre los tratamientos de corte se encontró que con el corte cada 30 días se obtuvo el menor promedio de producción de MS ($54.39 \pm 11.35 \text{ g/m}^2$), mientras que el corte cada 30 días con aplicación de fertilizante fue superior ($79.73 \pm 26.12 \text{ g/m}^2$), pero ligeramente inferior a la producción con el corte cada 60 días ($101.28 \pm 34.09 \text{ g/m}^2$) (Cuadro 7). Los tratamientos control fueron diferentes entre sí ($P < 0.01$); así, el control con ganado presentó el mayor promedio de producción de MS ($178.37 \pm 28.58 \text{ g/m}^2$), en comparación con los tratamientos de corte y el control sin ganado ($58.77 \pm 10.35 \text{ g/m}^2$), el cual presentó un promedio de biomasa residual similar al tratamiento de corte a los 30 días. Este resultado de los tratamientos extremos de utilización, que presentaron los menores valores de biomasa residual, fue debido a procesos distintos. En el caso de la exclusión (no-utilización), la gran acumulación de material muerto y la altura de la vegetación limitaron la incidencia de luz, impidiendo el desarrollo de las plantas en el estrato inferior. En el caso de la mayor utilización ocurrió un agotamiento de las reservas de

carbohidratos debido a que el intervalo de corte era muy corto, limitando de esta manera la recuperación de las plantas.

Cuando se implantó el experimento (octubre/1995), se determinó la biomasa residual del área bajo manejo tradicional (0.4 UA/ha), así como en los 2 años siguientes. Los análisis de varianza indican diferencias estadísticas entre años. En el análisis de diferencias de medias utilizando el test t-student, se observa que la biomasa residual en 1995 al comienzo del ensayo ($348.32 \pm 46.25 \text{ g/m}^2$) fue mayor ($P < 0.05$) que en los demás años; pero entre 1996 y 1997 no se encontraron diferencias en este parámetro (115.92 ± 40.53 vs. 178.37 ± 89.04). Esta diferencia del comportamiento de la biomasa residual entre años pudo ser debida a factores de manejo, ya que en los 2 últimos años ocurrió un rompimiento del dique que controla el flujo de agua en esta sabana, provocando el anegamiento del área.

Discusión

Los factores bióticos y abióticos afectaron la composición florística de la sabana hiperestacional estudiada. El efecto de la inundación más intensa redujo la diversidad, pero no alteró la frecuencia de las gramíneas perennes responsables de gran parte de la producción en esta sabana. Las especies que desaparecieron son consideradas accesorias o invasoras. Este comportamiento corrobora la teoría según la cual la inundación promueve la limpieza del campo y produce un efecto contrario al pastoreo, tal como demostraron León et al. (1984), Chaneton et al. (1988) y Pott (1988).

El pastoreo en el primer año (1996), asociado con la inundación más intensa, alteró la diversidad especialmente en las áreas sometidas a un uso más intenso, en comparación con las áreas de exclusión o de manejo tradicional, aunque la equitabilidad fue mayor en las áreas de uso intenso. Chaneton et al. (1988) observaron este mismo comportamiento en la pampa húmeda Argentina, reforzando la idea de que la respuesta de la comunidad a eventos infrecuentes o catastróficos, depende de la abundancia de las especies presentes, es decir, la historia previa de pastoreo. En el segundo año, sin el efecto de una inundación más pronunciada, la respuesta a la intensidad de uso fue distinta a la del año anterior. Los dos extremos de uso tuvieron la misma diversidad, es decir, tanto el exceso de uso como la exclusión permitieron la entrada de especies de bajo valor nutritivo para el ganado, como resultado de que esta mayor diversidad es debida a las especies accesorias. En el caso de alta intensidad de uso, la disminución de la cobertura permite la entrada de otras especies.

Cuadro 7. Biomasa residual (g/m^2) en los diferentes tratamientos de corte y controles en 1996 y 1997. Hato El Frío, Estado Apure, Venezuela.

Tratamientos	1996	1997
30 días	$50.45 \pm 17.84 \text{ b}^*$	$54.39 \pm 11.35 \text{ c}$
30 días con fertilizante	—	$79.73 \pm 26.12 \text{ b}$
60 días	$142.74 \pm 36.72 \text{ a}$	$101.28 \pm 34.09 \text{ b}$
90 días	$141.96 \pm 24.65 \text{ a}$	—
Controles		
Con ganado	$115.92 \pm 26.62 \text{ a}$	$178.37 \pm 28.58 \text{ a}$
Sin ganado	$142.30 \pm 37.39 \text{ a}$	$58.77 \pm 10.35 \text{ c}$

* Promedios en una misma hilera y entre columnas seguidos de letras iguales no difieren en forma significativa ($P < 0.05$), según la prueba de Duncan.

Según Noy-Meir et al. (1989), las invasoras surgen cuando la intensidad de pastoreo es alta. En el caso del área sin pastoreo, la mayor diversidad puede ser explicada con base en cambios en la relación de competencia entre las especies, que es baja y permite la entrada de otras especies. Chaneton y Facelli (1991), en una escala de evaluación puntual observaron que la mayor diversidad fue encontrada en el área no pastoreada. McNaughton (1983), en las sabanas de Serengeti, también observó que las especies exóticas estaban presentes tanto en las áreas pastoreadas como en las no pastoreadas.

La intensidad de uso y la inundación de intensidad poco común afectaron la composición de las principales gramíneas presentes en la sabana hiperestacional. En la sabana bajo manejo tradicional se presentó una disminución en las especies dominantes debido a la inundación de 1996. Este efecto fue similar en todas las intensidades de uso, y sólo dominaron *P. chaffanjonii* y *P. laxum*, en lugar de las anteriores *P. chaffanjonii*, *P. laxum*, *L. hexandra* y *A. purpusii*. En el segundo año, el efecto de la intensidad de uso, que fue compensado por la inundación en el primer año, se presentó con mayor intensidad. *Leersia hexandra* desapareció bajo la mayor intensidad de uso y *Eragrostis acutiflora* aumentó su participación. Chaneton et al. (1988), en la pampa inundable Argentina, observó el mismo comportamiento de *L. hexandra*.

La fertilización con NPK + S en el segundo año no alteró la participación de las principales gramíneas que componen la sabana. Tejos (1982), en las sabanas de Mantecal, Venezuela, observó un incremento en frecuencia de las especies *P. chaffanjonii*, *L. hexandra*, *A. purpusii*, *Sporobolus indicus*, *P. versicolor* y *P. plicatum* por el aumento de la altura de corte de 5 a 7 cm, pero no por la aplicación de fertilizantes con potasio o azufre.

Paspalum chaffanjonii fue la especie más frecuente y más abundante en la sabana hiperestacional bajo todas las condiciones de manejo y de clima de la zona del estudio. Este hecho puede ser debido a su forma de crecimiento rizomatoso y a la reproducción principalmente vegetativa. Estas características son típicas de especies adaptadas al pastoreo; según McNaughton (1984), las gramíneas rizomatosas y estoloníferas están presentes en áreas con larga historia evolutiva de pastoreo.

Otra variable de gran importancia como indicador de sostenibilidad del sistema es la biomasa residual. Tate et al. (1994) encontraron alta correlación entre la biomasa residual y la acumulación de biomasa verde posterior al corte. En la sabana hiperestacional

estudiada, los dos extremos de utilización afectaron la biomasa residual, mientras que el tratamiento de exclusión solamente tuvo efecto negativo en el segundo año. La mayor intensidad de uso en este caso está representada por la frecuencia de corte cada 30 días, la cual no fue suficiente para la recuperación de las gramíneas. Este comportamiento está de acuerdo al descrito por Milchunas et al. (1988) para una sabana subhúmeda con corta historia de pastoreo, que se caracteriza por presentar lenta tasa de rebrote. Con la aplicación de fertilizante, la biomasa residual no fue afectada por la mayor intensidad de uso. Coughenour et al. (1985), estudiando gramíneas africanas, observaron que el nitrógeno es el principal factor regulador de las características morfológicas y de los procesos de crecimiento, mientras que el corte fue de importancia secundaria. El área basal, directamente asociada a la biomasa residual, puede aumentar bajo corte moderado y disminuir con cortes severos o en su ausencia (Jameson, 1963).

Conclusiones

Con base en los resultados de este estudio es posible concluir que: (1) La inundación excesiva y poco frecuente, así como una mayor intensidad de corte, disminuyeron la riqueza y la diversidad de especies de plantas en la sabana hiperestacional. (2) La alta intensidad de uso de la sabana afectó en forma negativa la presencia de la gramínea *Leersia hexandra*. (3) *Paspalum chaffanjonii* fue la especie dominante en las diferentes condiciones de manejo e hídricas. (3) La biomasa residual fue negativamente afectada por la mayor intensidad de uso y por la ausencia de pastoreo. (4) La fertilización con NPK + S no afectó la composición florística ni la biomasa residual del tratamiento con mayor intensidad de pastoreo simulado (corte cada 30 días).

Agradecimientos

Los autores agradecen a Guillermo Sarmiento, de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, por la orientación para la realización del trabajo; a la familia Maldonado, propietarios del hato El Frío, por el apoyo logístico y el permiso para el desarrollo del trabajo de campo; y a Embrapa (Brasil) e INCO-DC Proyecto ERBIC 18CT960087 (Comunidad Europea).

Resumen

El ensayo fue realizado en las sabanas de zonas de banco, bajo y estero del hato El Frío (7° 45' latitud norte, 68° 55' longitud oeste), región del Alto Apure, con el objetivo de evaluar la composición florística de una sabana hiperestacional (bajo alto) bajo diferentes intensidades de corte y fertilización, durante el período

de crecimiento de 1996 y de 1997. Se escogió un bajo típico, aguas abajo de un dique, parte de un módulo de más de 6000 ha.

El área experimental estaba constituida por parcelas de 5 x 10 m, con cuatro repeticiones distribuidas en bloques totalmente al azar. En 1996, las pasturas fueron cosechadas a una altura de 10 cm en tres frecuencias de corte: 30, 60 y 90 días y más un tratamiento de exclusión (control sin ganado). En 1997, los tratamientos de corte fueron cada 30 días con fertilizante de NPK + S, 60 días, y exclusión. Los parámetros evaluados en éste fueron la composición florística, la biomasa residual y la humedad en el suelo. La sabana hiperestacional está compuesta principalmente por las gramíneas *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra* y *Axonopus purpusii*, siendo la primera la que más contribuye a la producción de biomasa aérea. La humedad y el pastoreo afectaron la composición florística y la habilidad relativa de las gramíneas para soportar el pastoreo. La inundación excesiva y el período de permanencia del ganado disminuyeron la diversidad florística de la sabana.

Summary

During the 1996 and 1997 growing seasons, experiments were established in the savannas of the fertile alluvial lands, sandbanks, and esterines of the El Frío cattle ranch (7° 45' N, 68° 55' W), located in the Alto Apure region of Venezuela, to evaluate the floristic composition of hyperseasonal lowlands under different cutting and fertilization regimes. A typical sandbank, downriver from the dike, that forms part of a 6000-ha module was chosen. The experimental area consisted of four lots, 5 x 10 m², distributed in completely randomized blocks. In 1996, pastures were cut at 10 cm height, at three frequencies: 30, 60, and 90 days and check (no cutting, no grazing, no fertilization). The following parameters were evaluated: residual biomass, floristic composition, and humidity. The hyperseasonal savanna is mainly composed of the grasses *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra*, and *Axonopus purpusii*. *Paspalum chaffanjonii* contributes most to aerial biomass. Both humidity and grazing affected floristic composition and the relative ability of grasses to withstand grazing. The excessive flooding and prolonged stay of cattle decreased the floristic diversity of the savanna.

Referencias

- Boldrini, I. 1993. Dinâmica de vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos. Depressão Central, RS. Tesis Doctorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Brasil.
- Bulla, L. 1996. Relationships between biotic diversity and primary productivity in savanna grasslands. En: Solbrig, O.; Medina, E.; y Silva, J. (eds.). Biodiversity and savanna ecosystem processes. Ecological Studies vol. 121.
- _____; Pacheco, J.; y Miranda, R. 1980. Producción, descomposición, flujo de biomasa y diversidad en una sabana de banco del módulo experimental de Mantecal. Acta Cienc. Venezuélica 31(4):331-338.
- Chaneton, E. J. y Facelli, J. M. 1991. Disturbance effect on plant community diversity: Spatial scales and dominance hierarchies. Vegetatio 93:143-155.
- _____; _____; y León, R. J. C. 1988. Floristic change induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. J. Range Manage. 41(6):495-499.
- Coughenour, M. B.; Mcnaughton, S. J.; y Wallace, L. L. 1985. Responses of a defoliation, nitrogen, and water: A limit of adaptation to herbivory. Oecologia 68:105-110.
- Donald, C. M. y Black, J. N. 1958. The significance of leaf area in pasture growth. Herb. Abst. 28:1-6.
- Fergusson-Laguna. 1985. El cachicamo sabanero. Aspectos de su biología y ecología. Fondo Edit. Acta Cient. Venezolana. 129 p.
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. J. Environ. Manage. 1:151-167.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness. A unifying notation and its consequences. Ecology 61:225-236.
- Hulme, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. J. Ecol. 84:609-615.
- Jameson, D. A. 1963. Responses of individual plants to harvesting. Bot. Rev. 29:532-594.
- León, R. J. C.; Rusch, G. M.; y Oesterheld. 1984. Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. Phytocoenologia 12:201-218.
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. 1988. Statistical ecology: A primer on methods and computing. Wiley-Interscience publication.
- McNaughton, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. Ecol. Monogr. 53:291-320.
- _____. 1984. Grazing lawns: Animals in herds, plant form and coevolution. Am. Nat. 53(3):863-886.
- _____. y Chapin, F. S. 1985. Effect of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the Serengeti Plain. Ecology 66:1617-1629.
- Milchunas, D. G.; Sala, O. E.; y Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. Am. Nat. 132:87-106.

- Noy-Meir, I.; Gutman, M.; y Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. Ecol.* 77:290-310.
- Parsons, A. J.; Leafe, E. L.; Collett, B.; Penning, P. D.; y Lewis, J. 1983. The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *J. Appl. Ecol.* 20:127-139.
- Pott, A. 1988. Pastagens no Pantanal. Corumbá-MS. Documentos no. 7. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa-CPAP), Brasil. 58 p.
- Rusch, G. M. y Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78:519-526.
- Sala, O. E.; Lauenroth, W. K.; Mcnaughton, S. J.; Rusch, G.; y Zhang, X. 1996. Biodiversity and ecosystem function in grasslands. En: Mooney, H. A.; Cushman, J. H.; Medina, E.; Sala, O. E. y Schulze, E. D. (eds.). *Functional roles of biodiversity: A global perspective*. Wiley, Chichester.
- _____; Oesterheld, M.; León, R. J. C.; y Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
- Sarmiento, G. 1996. Aspectos de la biodiversidad en las sabanas tropicales de Venezuela. En: Sarmiento, G. y Cabido, M. (eds.). *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*. p. 299-318.
- _____; y Vera, M. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 136:5-41.
- SAS Institute Inc. 1985. *SAS/ETSTM user's guide*. 5a. ed. Cary, NC, E.U.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Snedecor, G. W. y Cochran, W. C. 1980. *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press, Ames, E.U.
- Tate, K. W.; Gillen, R. L.; Mitchell, R. L.; y Stevens, R. L. 1994. Effect of defoliation intensity on regrowth of tallgrass prairie. *J. Range Manage.* 47: 38-42.
- Tejos, R. 1982. Efecto del potasio y azufre sobre el pastizal nativo de una sabana. I. Producción, contenido de materia seca y composición botánica. *Rev. Agron. Trop.* 29(6):1-13.
- Thomas, D.; Vera, R. R.; Lascano, C.; y Fischer, M. J. 1990. Uso y mejoramiento de pasturas en las sabanas neotropicales. En: Sarmiento, G. (comp.). *Las sabanas americanas*. Fondo Edit. Acta Cient. Venezolana. p. 141-162.
- Tilman, D. y Pacala, S. W. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R. E. y Schluter, D. (eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, E.U. p. 13-25.