Citar como:

Chacón-Moreno, E., Sarmiento, G. 1995. Dinámica del crecimiento y producción primaria de gramínea forrajera tropical, *P. maximum* (tipo común), ante diferentes frecuencias de corte. Turrialba 45: 8-18.

Dinámica del crecimiento y producción primaria de gramínea forrajera tropical, *P. maximum* (tipo común), ante diferentes frecuencias de corte

E. Chacón-Moreno, G. Sarmiento**

COMPENDIO

Se estudiaron la evolución de la biomasa aérea y la dinámica de producción de vástagos y hojas en plantas de *Panicum maximum* Jacq. sometidas a tres frecuencias de corte (0, 30 y 60 días) en un ecosistema de sabana estacional. Las plantas no cortadas alcanzaron mayor biomasa aérea y producción primaria, seguidas de las plantas sometidas a corte cada 60 días, y, por último, las plantas cortadas cada 30 días. La producción relativa en cambio resultó mucho más alta en las plantas con mayor frecuencia de corte. Se encontraron varios mecanismos de respuesta al corte que permiten compensar las pérdidas de biomasa aérea: a) aumento de la tasa de renovación de hojas; b) aumento del área foliar; c) utilización de nuevos asimilados en producción de tejidos asimilatorios, mientras que las de control producen órganos de sostén (tallos y vainas); y d) mayor número de vástagos juveniles con más hojas, mientras que las de control tienen mayor número de vástagos reproductivos con menos hojas. La rápida restitución del tejido asimilatorio después del corte, así como la mayor área foliar en comparación con las plantas no cortadas, permite una utilización forrajera basada en la defoliación frecuente.

Palabras clave: Gramíneas tropicales, productividad, tratamiento de corte, dinámica foliar.

ABSTRACT

Three cutting frequencies (uncut, 30 and 60 days) were imposed on the tropical grass *Panicum maximum* Jacq. in a field experiment carried out on savanna soil in the western Venezuelan llanos. The evolution of the above- and belowground biomass and the dynamics of tillers and leaves was recorded for four months. The uncut plants yielded the highest aboveground biomass and primary production, followed respectively by plants cut every 60 and 30 days. However, the aboveground plant production per unit of biomass was highest in the most frequently cut group and lowest in the control plants. Several mechanisms related to defoliation compensated the loss of aerial biomass. In cutting treatments the new assimilates were preferently allocated to new leaves, while in the control plants most of the aboveground biomass was allocated to stems and inflorescences. The rate of leaf renewal increased after cutting. The total number of tillers was similar in the three groups of plants, but juvenile tillers predominated after cutting. Leaf area was higher in both cutting treatments. The rapid restoration of the assimilatory apparatus in tissues following cutting, and the increased leaf area as compared to uncut plants use of this species as forage when it is a continuously clipped.

Key words: Tropical grasses; productivity; cutting treatments; leaf dynamics.

INTRODUCCIÓN

El manejo de los pastizales mejorados con vistas a maximizar la productividad implica conocer el comportamiento de sus especies frente a la defoliación periódica (corte, pastoreo) así como su respuesta a la aplicación de fertilizantes. Este tipo de investigación debe hacerse por supuesto *in situ*, en las condiciones específicas de clima y suelos en las que se están implantando estos agroecosistemas, como es el caso de la sabana tropical estacional (Sarmiento 1983).

Existe una base de conocimientos prácticos sobre manejo y productividad de pastizales tropicales (Davies y Skidmore 1966; Harvard-Duclos 1969; McIlroy 1972), de modo que, en general, al menos para las especies mas difundidas, se tienen datos sobre su producción aérea bajo diferentes regímenes de uso. Desde el punto de vista ecológico es

[1] Recibido el 24 de mayo de 1993.
Se agradece a Dimas Acevedo y Lina Sarmiento por las sugerencias en la metodología y ayuda en la toma de datos; a los profesores Fermín Rada y Juan Silva por las sugerencias y apoyo en el análisis de los resultados. Asimismo a las autoridades del Jardín Botánico de la UNELLEZ, ingenieros Cecilia Gómez y Fredy Páez, así como al personal técnico, obrero y administrativo de esa institución, que facilitaron la utilización de sus instalaciones y ayudaron en el trabajo de campo. Eulogio Chacón recibió un subsidio del CONICIT para financiar su tesis de grado.

* Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes Mérida (5101), Ven.

imprescindible profundizar el análisis de los procesos subyacentes en la productividad primaria: dinámica estacional de vástagos y hojas; distribución de fotosintetizadós y nutrimentos entre los diversos órganos de la planta, especialmente su repartición entre vástagos y raíces, y las influencias de la defoliación sobre el balance de agua y de carbono.

Este trabajo presenta los primeros resultados obtenidos con una de las más importantes especies de gramíneas forrajeras tropicales: *P. maximum* Jacq. (pasto guinea o gamelote), sometida a dos frecuencias de corte. Esta gramínea de origen africano es una colonizadora muy eficiente en suelos fértiles o moderadamente fértiles, bien drenados, formando comunidades casi monoespecíficas en barbechos y áreas desforestadas.

A pesar de ser uno de los aspectos esenciales de su funcionamiento y utilización pecuaria, aún no hay acuerdo entre diferentes autores sobre los procesos internos y externos que desencadena la defoliación y sobre los mecanismos que han permitido a las gramíneas adaptarse con éxito al continuo consumo por los herbívoros. McNaughton (1979, 1983a, 1983b), al trabajar con especies nativas y comunidades vegetales de las sabanas de Serengeti en Tanzania, desarrolló la hipótesis del crecimiento compensatorio. Según este autor, la planta reacciona a la defoliación con una serie de mecanismos entre los cuales se encuentra el aumento en la tasa fotosintética, el aumento en la tasa e crecimiento relativo, la mayor distribución de asimilados en las hojas y otros; de este modo la planta puede "compensar" la biomasa perdida, reponiendo rápidamente su aparato asimilatorio. Otros autores no han encontrado evidencias claras de crecimiento compensatorio (Belsky 1986).

En este primer trabajo se presentan los resultados de dinámica de la biomasa y producción que, junto con los de fotosíntesis, permitirán relacionar estos diferentes aspectos del comportamiento de las plantas para obtener algunas conclusiones sobre los mecanismos de respuesta de esta gramínea tropical frente a la defoliación periódica y la posible existencia de procesos de crecimiento o asimilación compensatorios.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo se desarrolló en el terreno experimental del Jardín Botánico de la Universidad Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ) en Barinas. El régimen de precipitaciones es biestacional con una estación seca desde diciembre hasta marzo y una estación lluviosa de abril hasta noviembre.

El trabajo experimental se llevó a cabo durante la estación lluviosa y parte de la estación seca. La precipitación total en 1987 fue de 1466.5 milímetros. La temperatura en promedio anual fue de 27.1 °C con una diferencia entre la media del mes más frío y del más caliente de apenas 3.2° centígrados. La humedad relativa durante la experiencia osciló entre 70% y 80%; mientras que la evapotranspiración potencial se mantuvo entre 125 mm y 175 mm por mes. En trabajos anteriores se han descrito las características generales de los suelos y de la vegetación original de la sabana estacional (Acevedo y Sarmiento 1990; Hétier *et al.* 1989).

En mayo y junio de 1987, se sembraron 263 plantas de *P. maximum* por medio de esquejes de 15 cm, a una densidad de una planta por metro cuadrado. Los esquejes se obtuvieron de una población local en el mismo Jardín Botánico. Se seleccionaron al azar en la parcela tres grupos de plantas para ser sometidas a diferentes tratamientos (Chacón 1989): El primer grupo (A) de plantas-testigo no sometidas al corte, el segundo grupo (B) de plantas para corte cada 30 días a 15 cm de altura y el tercer grupo (C) de plantas cortadas a la misma altura cada 60 días. Las mediciones se realizaron durante la época lluviosa y comienzos de la estación seca (agosto a diciembre). Se determinó la biomasa aérea (Ba) por el método de cosechas sucesivas, muestreando tres plantas de cada tratamiento.

En cada cosecha de biomasa aérea se separaron los diferentes vástagos de acuerdo a su tamaño y estado, en tres categorías: juveniles, adultos no reproductivos y adultos reproductivos, y se determinó el número de vástagos en cada categoría y peso de cada uno. También se contó el número de tallos, vainas foliares, inflorescencias y hojas -éstas separadas en cinco categorías: secas, senescentes, maduras, juveniles y no expandidas. Se determinó el peso seco de cada órgano y se midió el área foliar con un planímetro. El material cosechado fue secado

en estufa a una temperatura aproximada de 65 °C por un período de 48 h a 72 h, y pesado en el laboratorio.

La producción diaria aérea (Pa) fue calculada en la población de control como el incremento de biomasa ($B_1 - B_0$) durante el intervalo de tiempo del experimento ($t_1 - t_0$). En las plantas cortadas, la Pa fue calculada para cada período de crecimiento, como el incremento en biomasa entre dos eventos de corte. Ambos cálculos se realizaron usando la siguiente ecuación:

$$Pa = B_1 - B_0 / t_1 - t_0$$

Para seguir la evolución de la biomasa subterránea (Bs), se tomaron muestras con cilindros plásticos de 30 cm de diámetro y 30 cm de longitud cada 45 días. La biomasa subterránea fue lavada y secada hasta peso constante. En muestreos previos se encontró que la distribución de raíces es homogénea para 1 m^2 (Chacón 1989).

La producción subterránea fue calculada a partir de los datos de biomasa radical y siguiendo la misma metodología descrita para la biomasa aérea.

La producción aérea relativa (Par) y subterránea relativa (Psr) fueron calculadas a través de la siguiente ecuación:

$$Par = Pa / B(tmed)$$

donde B(tmed) es la biomasa de la planta en la mitad del período de crecimiento.

RESULTADOS y DISCUSIÓN

Biomasa y producción aérea

Es clara la gran diferencia entre la biomasa alcanzada por las plantas del grupo de control y las sometidas a corte (Fig. 1, Cuadro 1). En el de control, el pico máximo alcanza 2200 g por planta, mientras que en las sometidas a corte no sobrepasa 300 g y 430 g por planta en los grupos B y C, respectivamente.

Cuadro 1. **Biomasa aérea, producción diária aérea y producción aérea relativa en los tres grupos de plantas. Bi: biomasa inicial; Bf: biomasa final; Ba: biomasa total producida; Pa: producción diária aérea; B_{med} biomasa media del período de crecimiento; Par: producción relativa.**

Período días	Bi (g)	Bf (g)	Ba (g)	Pa (g d^{-1})	B_{med} (g)	Par (mg $g^{-1}d^{-1}$)	
GRUPO A							
0-100	121	2 117	1 996	20.5	532	39.0	
0-132	121	3 144	3 023	22.9	820	27.9	
GRUPO B							
Total 0-132	121	932	811	6.1	95	67.2	
GRUPO C							
Total 0-132	121	990	869	6.3	185	34.0	

Nota: Las dos últimas columnas son el promedio de los períodos de crecimiento en las plantas cortadas.

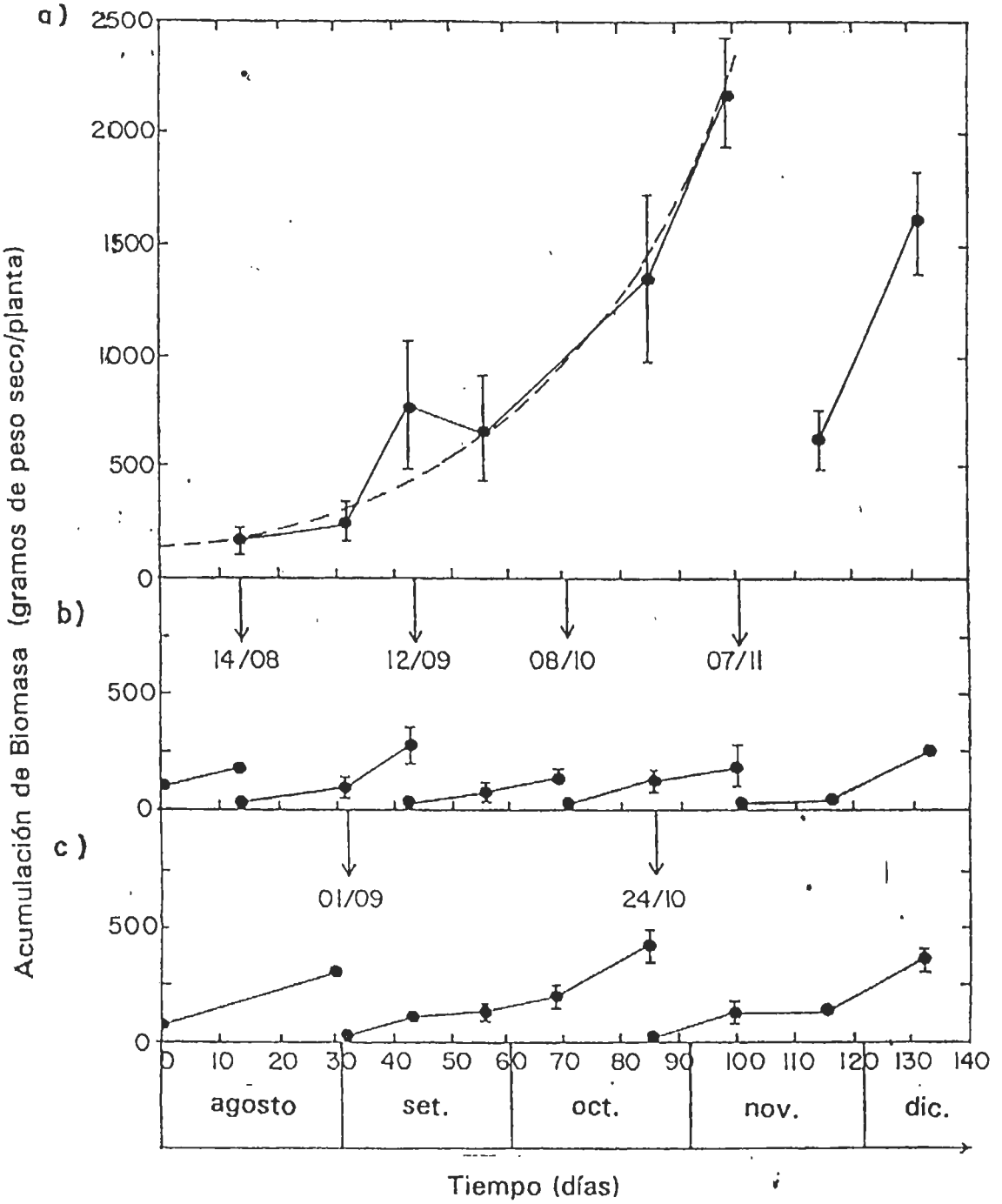

Fig. 1. Biomasa aérea en el grupo de control (a) y tratamientos de corte: cada 30 días (b) y 60 días (c). Las flechas indican las fechas de corte. Cada punto representa un muestreo de biomasa de tres plantas por grupo. En el grupo (a), una curva de regresión exponencial $y = a * e^{(b * x)}$ (a = 121; b = 0.029, y r^2 = 0.90), ajustada al primer período de crecimiento. Las barras indican el error estándar.

El primer período de crecimiento en el grupo de control culmina con el punto máximo de biomasa aérea, en el momento en que el 75% de los vástagos están en estado reproductivo (Fig. 4a). Este crecimiento se ajusta muy bien a una curva de crecimiento exponencial (Fig. 1a). En el segundo período de crecimiento se produce el desarrollo de nuevos vástagos que alcanzan igualmente el estado reproductivo en poco más de 30 días.

En el grupo B, sometido a corte cada 30 días, se observan cuatro períodos de crecimiento, siguientes a cada uno de los cortes, todos semejantes entre sí en su dinámica: en los primeros 15 días hay un crecimiento lento que restablece una parte de la superficie asimilatoria eliminada por el corte, permitiendo mayores tasas de crecimiento diario en los subsiguientes 15 días hasta producirse el siguiente corte (Fig 1b).

En el grupo C, sometido a corte cada 60 días, se tuvieron dos períodos de crecimiento, uno después de cada corte, con una dinámica similar al grupo B, acelerándose el crecimiento en los últimos 15 días (Fig. 1c).

La biomasa aérea total producida durante el período de experimentación en las no cortadas superó por planta los 3000 g^{-1}, siendo mucho mayor que en los grupos B y C (811 g^{-1} y 869 g^{-1} por planta, respectivamente, Cuadro 1). Esta diferencia entre plantas cortadas y no cortadas se debe a la eliminación por el corte de biomasa potencialmente productiva, lo cual no solamente impide una mayor acumulación, sino que también provoca una evidente disminución en la capacidad de la planta para acumular nueva biomasa.

Los valores de producción aérea relativa (Cuadro 1) indican que el corte periódico favorece el proceso productivo, es decir, hay mayor producción por unidad de biomasa. Resultados similares se describen para *Kylinga nervosa* al ser sometida a un pastoreo suave, aumentando su producción aérea (McNaughton 1979).

Biomasa y producción subterránea

En las plantas de control la producción subterránea es alta en los primeros 14 días, disminuyendo luego hasta estabilizarse en una biomasa del orden de 850 g^{-1} por planta (Fig. 2a, Cuadro 2). Es decir, se produce gran desarrollo subterráneo cuando el crecimiento aéreo es lento, para luego estabilizarse al iniciarse la fase exponencial del crecimiento aéreo, invirtiendo los fotosintetizados en el desarrollo aéreo vegetativo y reproductivo.

En la Fig. 2b se señala la disminución de la biomasa desde el corte, cuando se tiene un valor de 845.53 g m^{-2}, hasta 16 días después del mismo.

Cuadro 2. Producción subterránea diaria (Ps) y relativa (Psr) en el grupo de control (A) y los dos tratamientos de corte (B cada 30 días y C cada 60 días).

Grupo y período de producción	Ps (g^{-1} d^{-1})	Psr (mg g^{-1} d^{-1})
A en 115 días desde 01/08/1987	5.29	6.41
A en 100 días desde 14/08/1987	2.47	2.94
B y C después del corte (40 días)	4.75	7.17
B y C a partir de 15 días después del corte (25 días)	18.75	24.35

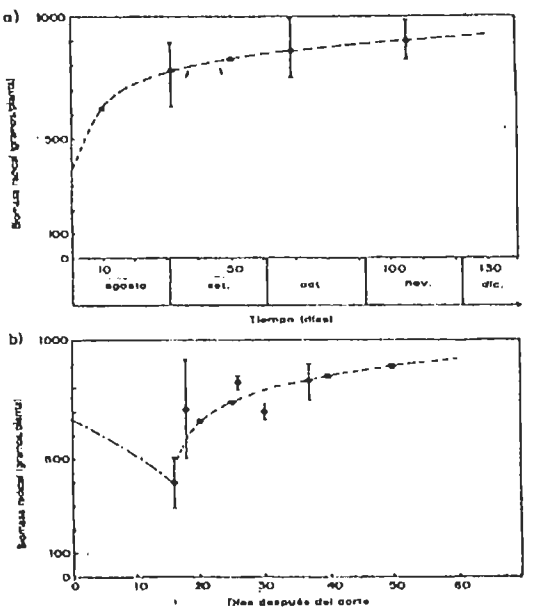

Fig. 2 Biomasa subterránea (0 - 30 cm de profundidad) en el grupo de control (a) y, en conjunto, para los tratamientos de corte (b). En cada figura se presentan curvas de regresión logarítmica y = a+(b*Lnx), ajustadas a los puntos dados, a: a = 357.9; b = 116.43, y r^2 = 0.998; b: a = 473.9; b = 116.2 y r^2 = 0.748). Cada punto representa el promedio de tres plantas y las barras indican el error estándar.

de raíces. La traslocación de reservas y asimilados hacia el tejido aéreo remanente después del corte fue observada en *Bouteloua gracilis* en condiciones controladas de laboratorio, conduciendo a un aumento rápido de la biomasa foliar (Detling *et al.* 1979).

Después de 15 días, las raíces se desarrollan rápidamente con tasas productivas casi cuatro veces más altas que las encontradas en las plantas de control (Cuadro 2), reponiéndose el material movilizado hacia el tejido aéreo remanente y también las pérdidas por mortalidad (Fig. 2).

Distribución de la biomasa en órganos aéreos

En las plantas de control la biomasa caulinar es mucho mayor que la de los demás órganos, acumulando después de 40 días más del 60% de la biomasa aérea total (Fig. 3a). La biomasa de hojas vivas sigue en importancia a la de culmos, alcanzando producción relativa máxima de 29.0 mg g^{-1} d^{-1} (Cuadro 3). La biomasa de inflorescencias aumenta a partir de los 30 días, cuando comienza el primer período reproductivo, alcanzando el máximo al final del período de crecimiento (4% de la biomasa aérea) al comenzar la dispersión de los granos (Fig. 3a).

En el grupo B (Fig. 3b), el patrón de repartición de la biomasa aérea es muy diferente al de las plantas de La biomasa subterránea de las plantas sometidas a corte disminuye los primeros 15 días para aumentar rápidamente entre los 15 y 30 días después del corte, y así incrementar la producción subterránea, absoluta como relativa (Fig. 2b, Cuadro 2). Al cabo de 50 días la biomasa subterránea es aproximadamente igual en las plantas de control y en las cortadas (800 g^{-1} - 900 g^{-1} por planta).

El descenso en la biomasa subterránea en los primeros 15 días después del corte sugiere la utilización inmediata de reservas de carbono y de nutrimentos acumulados en los tejidos subterráneos para reponer y producir nuevos tejidos aéreos, recuperándose así el área foliar, y posteriormente ocurre una acentuada mortalidad control. La biomasa de hojas vivas es mucho mayor que la de tallos, mientras que la biomasa reproductiva sólo es relevante al final de los dos últimos períodos de crecimiento.

La producción relativa de hojas fue también muy superior a la de la población de control.

Estos resultados señalan que el corte cada 30 días induce un aumento en la biomasa y producción de hojas. La biomasa reproductiva es afectada por el corte, ya que acelera la maduración de vástagos que aún no han alcanzado gran desarrollo, produciendo una disminución en el número de inflorescencias. Es importante señalar que la mayor parte de la biomasa corresponde a los órganos asimilatorios, que son también los de mayor utilidad forrajera.

En las plantas del grupo C, se observa una situación similar en los primeros 30 días después del corte, con respecto a la relación entre hojas vivas y tallos (Fig. 3c). Después de 30 días la biomasa

caulinar sobrepasa la de hojas vivas y la producción de tallos vuelve a ser predominante, igual que en las plantas no cortadas. Es decir, al cabo de 30 días las plantas comienzan a presentar un patrón de crecimiento similar al del grupo de control. Se observa que la producción de hojas fue mayor luego del segundo corte, lo que indica que, posiblemente, después de varios cortes aumente la producción de hojas.

Dinámica de vástagos y hojas

El número de vástagos resultó aproximadamente igual en los tres grupos de plantas, pero con una distribución diferente por categorías (Fig. 4). En las plantas de control (A) la mayor parte de los vástagos son reproductivos (63% a los 100 días). Sin embargo a partir del primer pico de biomasa a los 100 días, se produce un aumento en el número de vástagos juveniles, sugiriendo así el inicio de un nuevo período de crecimiento.

En las plantas del grupo B, el mayor número de vástagos está en las categorías juveniles (alrededor del 50%) (Fig 4b). Los vástagos adultos vegetativos

Cuadro 3. Producción foliar diária (Pf) y relativa (Pfr) en tres grupos de plantas: A control, B corte cada 30 días y C corte cada 60 días.

	Pf ($g\ d^{-1}$)	Pfr ($mg\ g^{-1}\ d^{-1}$)
A (sin corte)	4.35	29.0
B (promedio cuatro períodos)		6.01
C (promedio dos períodos)	4.00	54.0

son numéricamente importantes al final del primer período de crecimiento, es decir, con esta frecuencia de corte, los vástagos juveniles no llegan a alcanzar la categoría de adultos. A su vez, el número de vástagos reproductivos sólo es importante al final del tercer período de crecimiento a los 100 días, coincidiendo con la floración de las plantas de control, lo que indica que el corte no modifica la fenología reproductiva aunque sí altera radicalmente el esfuerzo reproductivo.

En el grupo B, un mayor número de vástagos en las categorías juveniles asegura una alta producción de hojas, así como la renovación de aquellos vástagos que no sobreviven al corte. Esta es una respuesta a la defoliación parcial en muchas gramíneas, que aumentan la proporción de asimilados dirigidos hacia la formación de rebrotes y de hojas jóvenes (Gifford y Marshall 1973; Ryle y Powell 1975).

En el grupo C, la distribución del número de vástagos es similar al grupo B, pero luego de 30 ó 40 días aumenta la proporción de vástagos reproductivos (Fig. 4c). El desarrollo reproductivo ocurre más temprano que en la población de control, con el paso rápido de vástagos juveniles a reproductivos.

En las plantas de control, durante el período de crecimiento, la mayor parte del área foliar corresponde a hojas maduras, mientras que el porcentaje de hojas juveniles y senescentes es muy bajo (Fig. 5a). Esto lleva a pensar que la tasa de renovación de hojas juveniles es igual a la tasa de senescencia, ya que el área foliar se mantiene constante durante todo el período de crecimiento. Al finalizar la primera fase de crecimiento, el área foliar es máxima; pero luego disminuye debido a la mortalidad de los vástagos que han florecido.

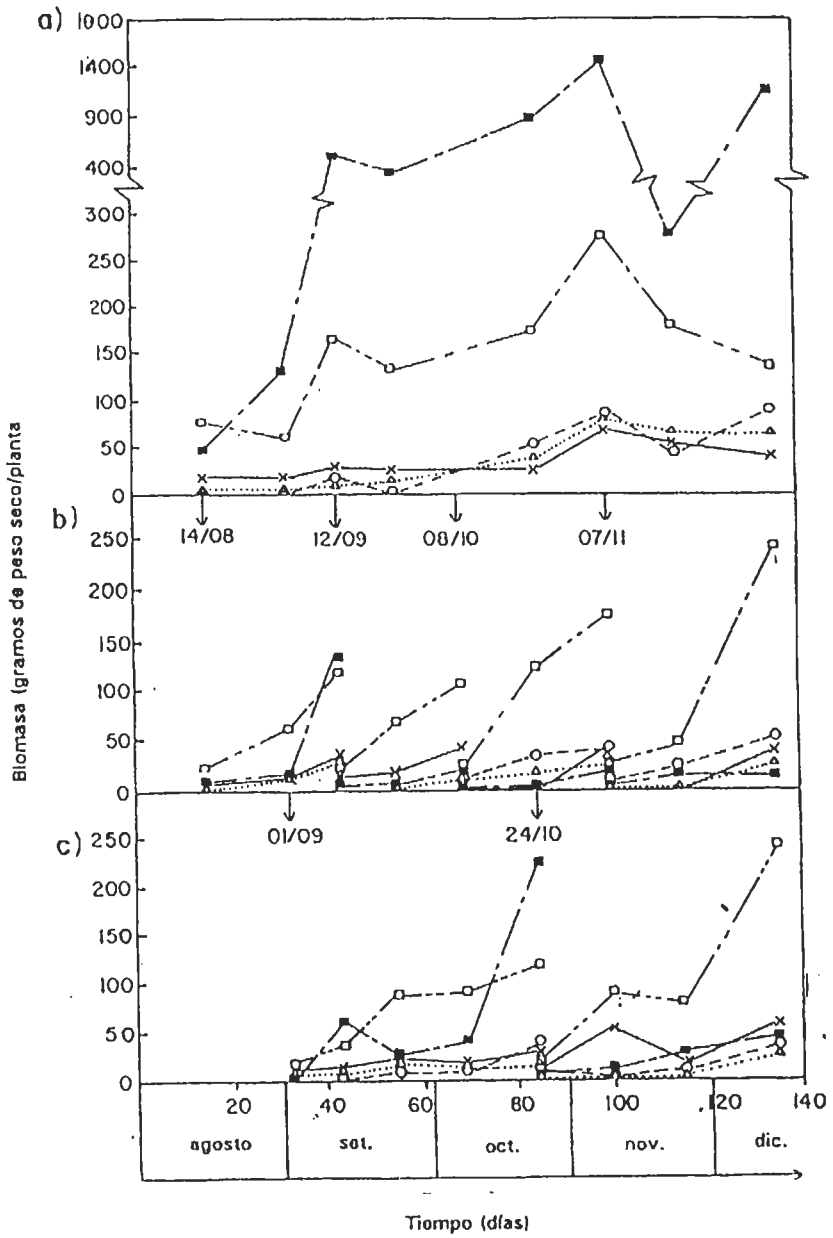

Fig. 3. Distribución de la biomasa aérea en los diferentes órganos para el grupo de control (a) y los tratamientos de corte: cada 30 días (b) y 60 días (c). Tallos (cuadrado relleno), láminas de hojas vivas (cuadrado vacío), láminas de hojas muertas (triángulo), vainas foliares (x-x) e inflorescencias (0-0). Las flechas indican las fechas de corte.

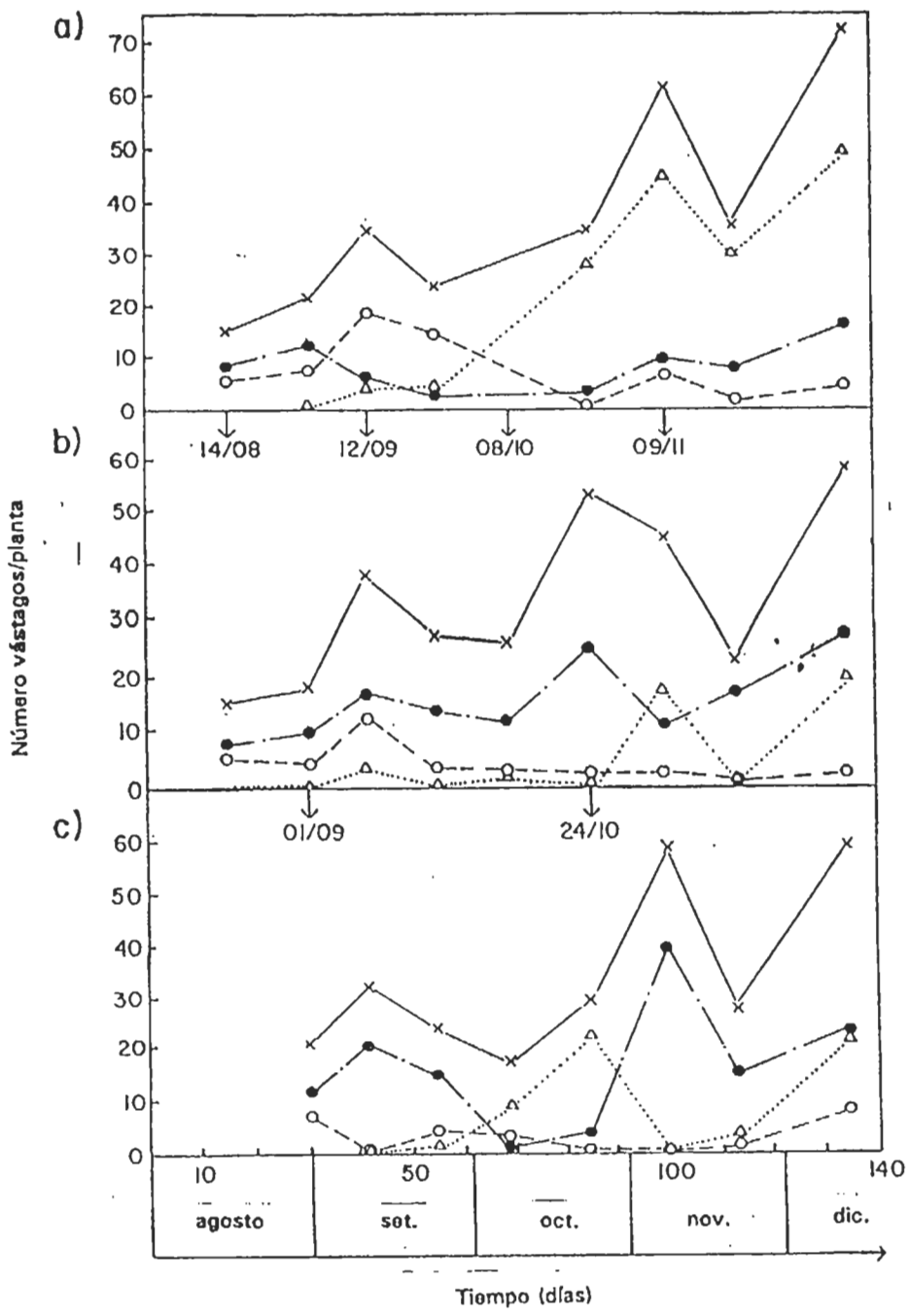

Fig. 4. Variación en el número de vástagos por planta en el grupo de control (a) y los tratamientos de corte: cada 30 días (b) y cada 60 días (c). Total de vástagos (x-x), vástagos juveniles (círculos rellenos), vástagos adultos vegetativos (0--0) y vástagos reproductivos (triángulo). Las flechas indican las fechas de corte.

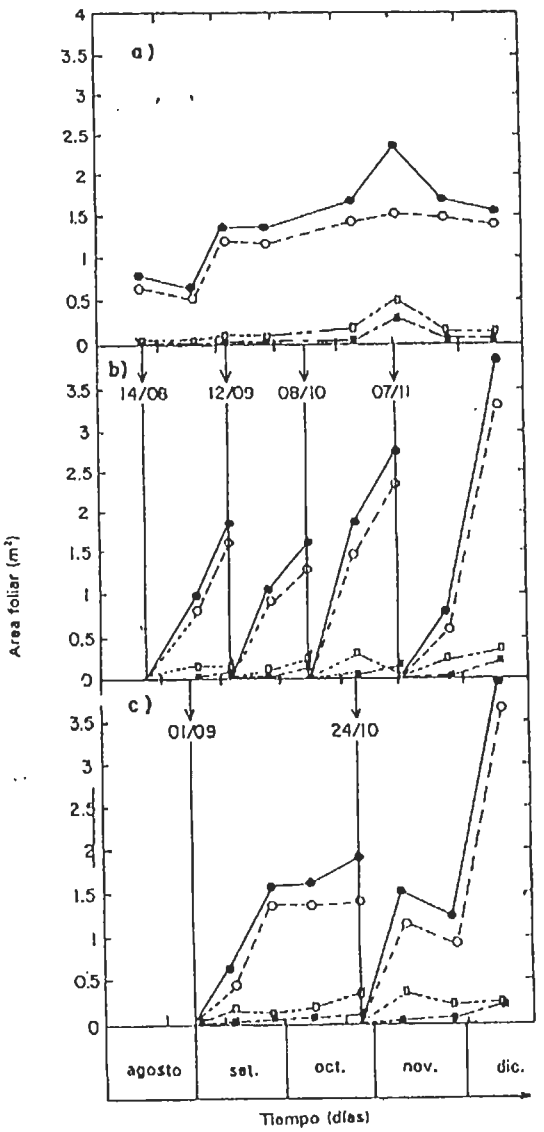

Fig. 5. Area foliar (lámina foliar) por unidad de planta del grupo de control (a) y tratamientos de corte: cada 30 días (b) y cada 60 días (c). Total (círculos rellenos), hojas maduras (0--0), hojas juveniles (cuadrado relleno) y hojas senescentes (cuadrado vacío). Las flechas indican las fechas de corte.

El grupo B alcanza a los 30 días después del corte áreas foliares relativamente altas: 1.5 a 3 m^2; y, a medida que aumenta el número de cortes, también se incrementa el área foliar máxima alcanzada en el período subsiguiente hasta llegar a un pico de 3.8 metros cuadrados. El área foliar aumenta progresivamente, indicando que la tasa de renovación del tejido foliar aumenta, mientras la tasa de senescencia es similar a la del grupo de control.

En el grupo C, de comportamiento similar al B, se alcanza el área foliar máxima (4.04 m^2) 45 días después del corte.

CONCLUSIONES

Las plantas no cortadas alcanzaron mayor producción aérea que las sometidas a corte. Sin embargo, la biomasa se distribuye en órganos de sostén principalmente, poco utilizables como forraje.

Las plantas sometidas a corte crecieron más por unidad de biomasa aérea, y esta producción relativa fue mayor en el grupo sometido a corte cada 30 días. Este incremento se relaciona con mayor producción de láminas foliares y, por consiguiente, con el desarrollo del área foliar mayor que en las plantas no cortadas, las que, por el contrario, distribuyen la mayor parte de sus asimilados en la producción de tallos o de inflorescencias.

De este modo, *P. maximum* sometido a corte en las frecuencias indicadas, responde a través de mecanismos que le permiten compensar la gran pérdida de biomasa aérea ocasionada por el corte.

Los principales mecanismos para compensar estas pérdidas son: a) aumento de la producción relativa de hojas; b) posible traslado de sustancias de reserva desde los órganos subterráneos hacia el tejido aéreo remanente; c) distribución de nuevos asimilados en tejidos asimilatorios, incrementando el área foliar; y d) aumento en la tasa de renovación de hojas.

Además de estos mecanismos, las plantas sometidas a corte tienen mejor calidad forrajera (Chacón 1989).

LITERATURA CITADA

ACEVEDO, D.; SARMIENTO, G. 1990. Intercepción de la lluvia, escorrentía superficial y drenaje profundo en una pastura tropical y un cultivo de maíz en Barinas, Venezuela. Ecotrópicos 3:12-32.

BELSKY, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants?: A review of the evidence. American Naturalist (EE.UU.) 27:870-892.

CHACON, 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 Lic. Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. p.157.

DETLING, J.K.; DYER, M.I.; WIM, D.T. 1979. Net photosynthesis, root respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. Oecología 41:127-134.

GIFFORD, R.; MARSHALL, C. 1973. Photosyntesis and assimilated distribution in *Lolium multiflorum* Lam.: Following differential tiller defoliation. Australian Journal of Biological Sciences 36:517-526.

HARVARD-DUCLOS, B. 1969. Las plantas forrajeras tropicales. Barcelona, Blume.

HETIER, J.M.; SARMIENTO, G.; ALDANA, T.; ZUVIA, M.; ACEVEDO, D.; THIERY, J.M. 1989. The fate of nitrogen under maize and pasture cultivated on an alfisol in the western Llanos savannas, Venezuela. Plant and Soil 114:295-302.

MCILROY, R.J. 1972. An introduction to tropical grass-land: Husbandry. 2nd ed. Oxford University Press.

MCNAUGHTON, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist 113:691-703.

MCNAUGHTON, S.J. 1983a. Physiological and ecological implications of herbivory. III. Physiological Plant Ecology. O.P. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (Eds.). Berlin, Springer-Verlag. v. 12C, p. 657-677.

MCNAUGHTON, S.J. 1983b. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329-336.

RYLE, G.J.A.; POWELl, C. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. Annals of Botany 39:297-310.

SARMIENTO, G. 1983. The savannas of tropical América: Tropical savannas. F. Bourliere (Ed.). Elsevier. p. 245-288.

TROPICAL PASTURES. 1966. W. Davies, G.L. Skimore (Eds.). London, Faber and Faber.