

Citar como:

Chacón-Moreno, E., Rada, F., Sarmiento, G. 1995. Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimización en el manejo de *Panicum maximum* (tipo común) sometido a diferentes frecuencias de corte. Turrialba 45(1-2): 19-26.

# Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimación en el manejo de *Panicum maximum* (tipo común) sometido a diferentes frecuencias de corte

E. Chacón-Moreno\*, F. Rada\*, G. Sarmiento\*

## COMPENDIO

Se realizaron mediciones de campo sobre el intercambio de gases, temperatura foliar, radiación fotosintéticamente activa, concentración de nitrógeno foliar y área foliar en hojas juveniles, maduras y senescentes de *P. maximum* Jacq. sometido a tres diferentes frecuencias de corte (0, 30 y 60 días). Se calcularon la tasa de asimilación diaria, la producción diaria por planta y la concentración de nitrógeno foliar para los dos tratamientos de corte y el control. Las hojas maduras obtuvieron mayores tasas fotosintéticas a intensidades de luz superiores a los  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y representan más del 80% del área foliar. Como resultado, el 88% de la asimilación total de  $\text{CO}_2$  se realiza a través de este tipo de hoja. Las hojas de las plantas con menor tiempo transcurrido después del corte presentaron mayores tasas asimilativas que las hojas de plantas con mayor tiempo transcurrido después del corte y que las plantas de control. La temperatura óptima para la fotosíntesis es de alrededor de  $34^\circ$  centígrados. Existe una mayor eficacia en el uso de agua en los primeros días después del corte y la concentración de nitrógeno aumenta considerablemente inmediatamente después del mismo. Se concluye que *P. maximum* responde a los efectos del corte a través de los mecanismos que compensan las pérdidas de biomasa, los que además se encuentran interrelacionados. Finalmente, la frecuencia óptima de corte para la obtención de una mayor producción con alto valor de biomasa foliar es de alrededor de 30 días.

Palabras clave: Gramíneas tropicales, *P. maximum*, intercambio de gases, tratamientos de corte, nitrógeno foliar, crecimiento compensatorio.

## ABSTRACT

Gas exchange, leaf temperature, photosynthetically active radiation, leaf nitrogen concentration and leaf area were measured in the field in young, mature and senescent leaves of *P. maximum* Jacq. at three different cutting frequencies (0, 30 and 60 days). Daily assimilation rates and plant production, and leaf nitrogen concentration for both treatments and control plants were calculated. Mature leaves showed the highest photosynthetic rates at light intensities greater than  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and represented 80% of the leaf area. As a result, 88% of the total  $\text{CO}_2$  assimilated was carried out by these leaves. The leaves of those plants with a shorter period of time after clipping presented higher assimilation rates than those with a greater time period and the control plants. The optimum temperature for photosynthesis was  $34^\circ \text{C}$ . There was a greater water use efficacy the first few days after clipping. The nitrogen concentration greatly increased immediately after clipping. It is concluded that *P. maximum* responds to the cutting effects through mechanisms which compensate biomass loss and which are also interrelated. We suggest that the optimum cutting frequency to obtain a greater production with a high value of leaf biomass is approximately at 30 days regrowth.

Key words: Tropical grasses, *P. maximum*, gas exchange, cutting treatments, leaf nitrogen, compensatory growth.

## INTRODUCCIÓN

Dentro del estudio de la relación entre planta y animal, es interesante la respuesta de las gramíneas al pastoreo o corte. En el artículo anterior, Chacón-

Moreno y Sarmiento (1995) presentaron resultados sobre la producción primaria y dinámica del crecimiento de la biomasa aérea de *P. maximum* Jacq. sometida a tres frecuencias de corte. Se encontraron algunos mecanismos de crecimiento compensatorio similares a los descritos por McNaughton (1979, 1983a, 1983b).

Recibido el 24 de mayo de 1993.

Se agradece a la Dra. Aura Azócar por sus observaciones; al M.Sc. Miguel Montilla por los análisis químicos y al Sr. Luis Nieto por la toma de datos. Asimismo a los directivos del Jardín Botánico de la UNELLEZ, ingenieros Cecilia Gómez y Fredy Pérez, 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.

En este trabajo se presentan los resultados de intercambio gaseoso y contenido de nitrógeno foliar, así como conclusiones sobre el manejo óptimo de esta especie bajo corte en condiciones ambientales del ecosistema de sabana estacional (Sarmiento mecanismos implicados en el crecimiento compensatorio (McNaughton 1979, 1983a y 1983b; Wallace *et al.* 1984, 1985).

El enfoque es ecológico y se relacionan los resultados prácticos con los procesos fisiológicos y adaptables que expliquen el comportamiento de la planta a la defoliación periódica. Así, se asegura una comprensión profunda de la forrajera considerada, para lograr un mejor manejo en el ecosistema considerado.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en una parcela de campo sembrada con 263 plantas de *P. maximum* con una densidad de 1 m<sup>2</sup>, donde se seleccionaron tres grupos de plantas para seguir tratamientos de corte cada 30 días (grupo B), cada 60 días (grupo C) y en plantas de control no cortadas (grupo A) (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995). Las condiciones climáticas, características del suelo y vegetación, así como las fechas de corte son descritas en Chacón (1989), Chacón-Moreno y Sarmiento (1995), Acevedo y Sarmiento (1990) y Hétiér *et al.* (1989).

Se midieron las tasas de intercambio gaseoso, en diferentes tipos de hojas con buena exposición al sol, de tres plantas por cada grupo o tratamiento en dos ciclos o fechas de medición. Los dos ciclos de mediciones correspondieron con plantas cortadas a los 11, 12, 23 y 27 días, y a los 119 y 160 días después de sembradas en las plantas de control. Las mediciones se realizaron a intervalos de una hora, entre las 9 y 15 horas, a diferentes intensidades naturales de luz.

La asimilación de CO<sub>2</sub>, la conductancia foliar y la transpiración, la temperatura, la humedad relativa y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), se midieron con un sistema portátil y un analizador de gases infrarrojo. Las tasas de intercambio de gases fueron calculadas utilizando las ecuaciones obtenidas de von Caemmerer y Farquhar (1981). Las hojas fueron clasificadas en tres tipos: a) senescentes, b) maduras y c) juveniles. Las características de estas hojas fueron descritas por Chacón (1989).

Utilizando los valores máximos de asimilación, se produjo la curva de respuesta de la asimilación en función de la temperatura foliar.

Con los datos puntuales de intercambio gaseoso, obtenidos para cada tipo de hoja en un ciclo diario, se sacó el promedio de asimilación para un

determinado período de tiempo y se calculó la asimilación diaria a través de la siguiente ecuación:

$$\text{Asimilación diaria} = \sum_i (F_n \times T_n)$$

donde:

F<sub>n</sub> es la tasa fotosintética para un período n de tiempo;

T<sub>n</sub> es la cantidad de tiempo entre cada medición puntual.

El área de las hojas se midió con un planímetro y se tomó en consideración el área foliar y los datos de biomasa aérea reportados por Chacón-Moreno y Sarmiento (1995) para calcular el área foliar de la biomasa cosechada.

Combinando las tasas de asimilación diaria, el área foliar y la contribución de cada tipo de hoja en cada tratamiento, se calculó la tasa de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>, según la siguiente ecuación:

$$A = \sum ADp(i) \times p(i) \times PM_{CO_2}$$

donde:

A es la tasa de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>),

ADp es la tasa asimilatoria por planta para cada tipo de hoja (i) (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>),

p(i) es la contribución porcentual de cada tipo de hoja,

PM CO<sub>2</sub> es el peso molecular del dióxido de carbono.

A partir de las submuestras de la cosecha de biomasa aérea (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995), se determinó la concentración de nitrógeno en las hojas, siguiendo la metodología de micro-Kjeldahl descrita por Muller (1961).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Fig. 1 se observa que los distintos tipos de hojas tienen, en general, mayores tasas fotosintéticas cuanto menor es el tiempo transcurrido después del corte. Estos resultados indican que una primera respuesta a la defoliación es el aumento de las tasas fotosintéticas, para compensar las pérdidas

y reponer rápidamente la biomasa foliar. Resultados similares se observan en otras especies como respuesta a la defoliación (Detling *et al.* 1979; Gifford y Marshall 1973; Caldwell *et al.* 1981). Cada curva es la correlación logarítmica ( $y=a+(b \cdot \ln x)$ ) no menor de 30 puntos. Los coeficientes de correlación ( $r$ ) son los siguientes:

	Tiempo transcurrido después del corte (días)		
	11 y 12	23 y 27	control
Tipo JUV	0.953	0.836	0.768
de MAD	0.959	0.921	0.818
hoja SEN	0.900	0.883	0.741

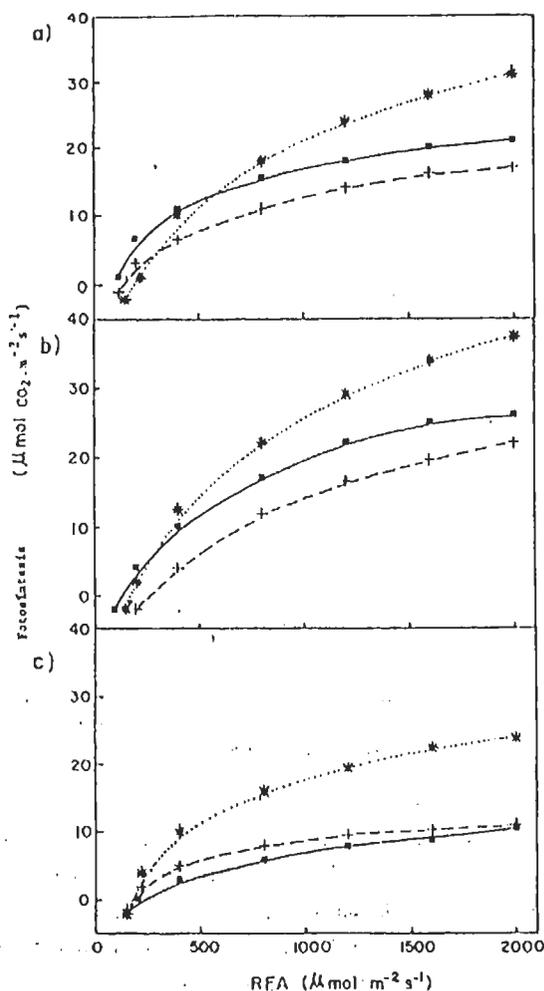


Fig. 1. Variación de la tasa fotosintética de *P. maximum* en función de la radiación para diferentes tipos de hojas en condiciones naturales: a) hojas juveniles, b) hojas maduras, c) hojas senescentes; con diferente tiempo transcurrido después del corte: plantas control (-\*-), 23 y 27 días después del corte (-+-), 11 y 12 días después del corte (-\*-).

Se encontró que las hojas maduras presentan las mayores tasas fotosintéticas a iguales intensidades de RFA, seguidas por las juveniles y, por último, las senescentes. Esto puede ser porque las hojas maduras presentan un completo desarrollo y expansión de la lámina foliar; mientras que las juveniles aún no se han expandido y las hojas senescentes han perdido parte de su capacidad asimilativa.

Estos resultados son similares a los obtenidos por Parsons *et al.* (1983), quienes encontraron que las hojas juveniles y maduras contribuyen con el 77% de la asimilación. También Ludlow y Wilson (1971b) encontraron que, en algunas especies de gramíneas C4, las hojas más jóvenes y viejas presentan menores tasas fotosintéticas que las hojas con edad intermedia.

Las tasas fotosintéticas de las hojas maduras en las plantas de control son un poco más bajas ( $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que las encontradas por Ludlow y Wilson (1971a) en *P. maximum* ( $34.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a  $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de RFA) en condiciones controladas de laboratorio; mientras que estas mediciones corresponden a condiciones de campo.

También se observa que casi ningún tipo de hoja, especialmente las maduras, presenta saturación a intensidades altas de radiación (Fig. 1a, b, c), lo cual puede ser un mecanismo de optimación de luz, ya que la cantidad que llega al tejido remanente es mucho mayor.

En las hojas senescentes (Fig. 1c) se aprecian importantes diferencias entre las tasas fotosintéticas de las hojas 11 y 12 días después del corte y de las hojas de las plantas de control y con 23 y 27 días después del corte, que son similares. Estas mayores tasas en las hojas senescentes con 11 y 12 días después del corte se deben a que éstas aún no han envejecido completamente, o por traslado de sustancias desde los órganos de reserva, aumentando así su tasa fotosintética, como sugiere McNaughton (1983a).

No se observan diferencias entre las hojas de las plantas de control y las que tienen entre 23 y 27 días después del corte, incluso la tasa en las plantas de control es un poco mayor en las hojas juveniles y adultas, lo que indica que luego de 25 días después del corte cesa el efecto sobre la tasa fotosintética.

El rango de temperatura foliar para la fotosíntesis es muy estrecho (Fig. 2a), entre 32° C y 37° C, para la máxima obtención del 80% de asimilación posible, es decir un rango de solo 5° centígrados. También se encontró que no hay modificación en temperatura óptima con las diferentes frecuencias de corte; esto indica

que los cambios en la tasa asimilatoria no son el producto de cambios en la temperatura, sino de otros procesos desencadenados en la planta como respuesta a la defoliación.

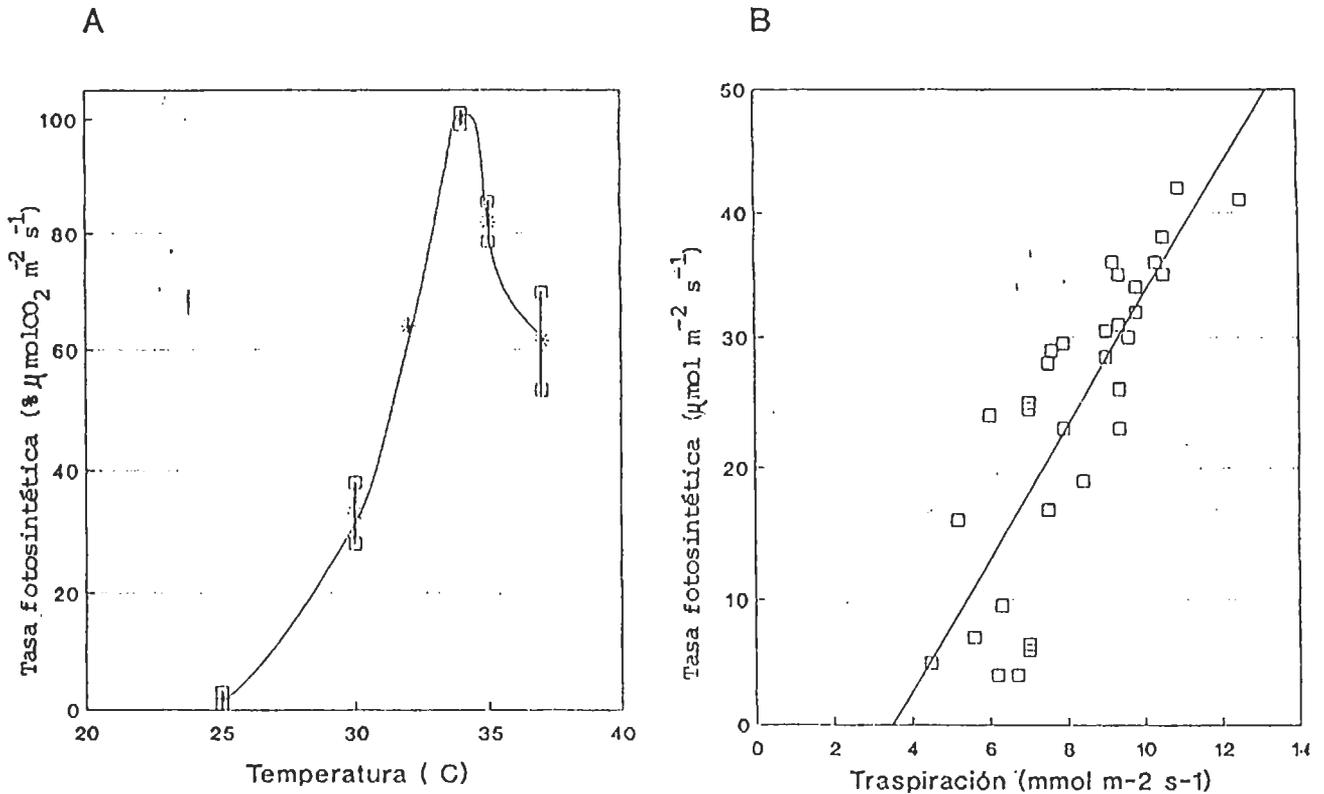


Fig. 2. a) Respuesta de la tasa fotosintética (%) a los cambios en la temperatura foliar en condiciones de campo. Las barras corresponden al error estándar; b) relación entre la tasa fotosintética ( $\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$ ) y la tasa transpiratoria ( $\text{mmol/m}^2 \cdot \text{s}$ ). La línea corresponde a una regresión lineal ( $y = a + b \cdot x$ ) donde  $a = -18$  y  $b = 5$ , con un coeficiente de correlación  $r = 0.806$ .

La relación entre fotosíntesis y transpiración es lineal y positiva (Fig. 2b), encontrándose mayores tasas fotosintéticas a las tasas transpiratorias entre 10 y 12  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esta observación sugiere que los costos para obtener altas tasas asimilativas constituyen una gran pérdida de agua por transpiración.

El área foliar se incrementa casi linealmente en los primeros 40 días subsiguientes al corte, disminuyendo luego en forma igualmente pronunciada (Fig. 3).

Al relacionar los resultados de la tasa fotosintética, la transpiración y el área foliar, para los primeros días después del corte, se alcanzan las mayores tasas de fotosíntesis cuando la superficie foliar es menor, y se evitan grandes pérdidas de agua. Luego, al aumentar la superficie foliar, la tasa fotosintética disminuye al igual que la tasa transpiratoria y las pérdidas de agua no son elevadas. Este hecho constituye un mecanismo de compensación a la pérdida de agua (McNaughton 1983a,b; McNaughton *et al.* 1983).

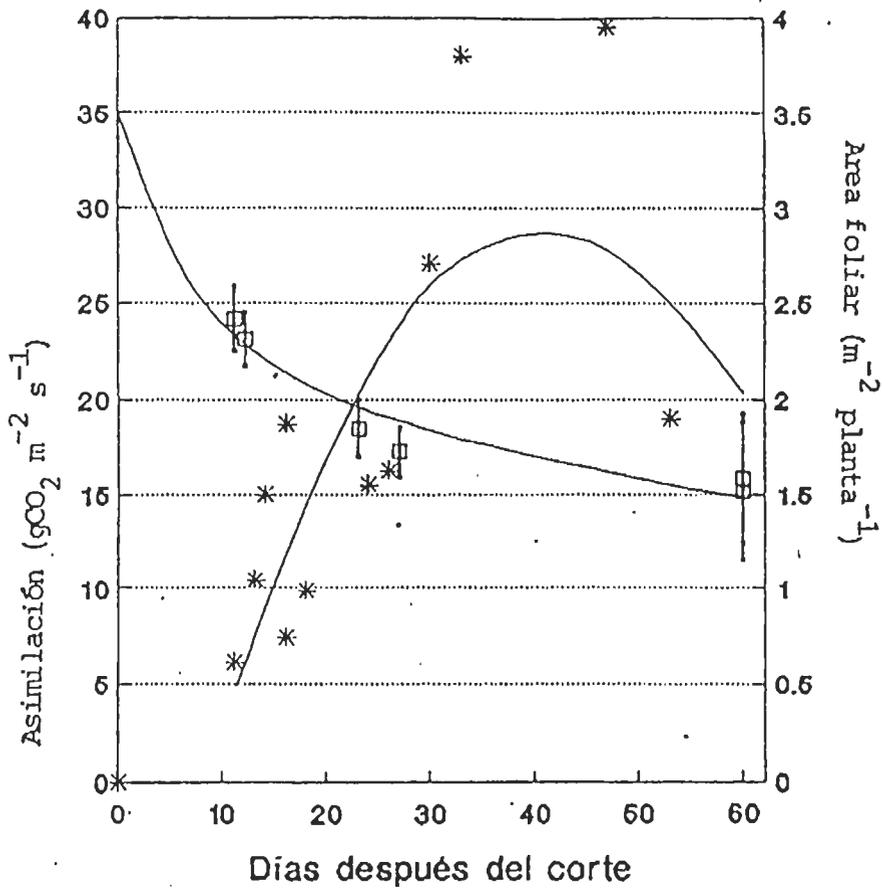


Fig. 3. Variación del área foliar por planta de *P. maximum* en los 60 días siguientes al corte (\*-\*). La curva está ajustada a una regresión cuadrática ( $y = ax^2 + bx + c$ ) con los siguientes valores:  $a = -2.78 \times 10^{-3}$ ;  $b = 0.23$ ;  $c = -1.64$ ;  $r^2 = 0.64$ , y error = 0.73. También se presenta la tasa de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> durante los 60 días siguientes al corte. La curva corresponde a una regresión logarítmica ( $y = a + (b \ln x)$ ) ajustada a los puntos señalados (cuadrado vacío), cuyos valores son:  $a = 34.95$ ;  $b = -4.91$ , y  $r^2 = 0.92$ . Las barras señalan el error estándar.

El resultado de este mecanismo es mayor "eficacia en el uso de agua", así, por ejemplo, las plantas 12 días después del corte presentan una eficacia de 3.64 y una eficiencia en el uso de agua de 2.91; comparada con las plantas en condiciones normales (sin corte) que tienen una eficacia de 1.43 y una eficiencia de 2.85. Se denomina "eficacia en el uso de agua" (EFI) a la relación entre la asimilación (A) y la cantidad total de agua transpirada por la planta, la cual depende de la tasa transpiratoria (E) y del área foliar (a):  $EFI = A / E \cdot a$ ; mientras que la eficiencia en el uso de agua se define

como la relación entre la tasa fotosintética (A) y la tasa transpiratoria (E), sin considerar el área foliar total y la cantidad total de agua transpirada.

Las hojas maduras tienen las mayores tasas diarias de asimilación, seguidas de las juveniles y, por último, de las senescentes (Cuadro 1). Las hojas maduras contribuyen con 80% a 90% del área foliar total, y, en promedio, con el 88% de la asimilación diaria total de la planta (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Tasas fotosintéticas diarias, área foliar y total de CO<sub>2</sub> asimilado en hojas senescentes, maduras y juveniles en plantas a los 11, 12, 23 y 27 días después del corte, y en plantas de control a los 119 y 160 días después de la siembra (se indica la fecha de medición).

Fecha medición	Tipo de hoja	Tratamiento	Tasa diaria (molCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> )	Error típico (m <sup>2</sup> )	Área foliar (%)	Total asimilado (mol)	(%)
24/09/1987	senescente	A 119 días después de la siembra	0.15 ± 0.036	0.08	6.1	0.01	2.7
	madura		0.38 ± 0.080	1.17	90.1	0.44	94.1
	juvenil		0.31 ± 0.068	0.05	3.8	0.02	3.2
TOTAL				1.30		0.47	
24/09/1987	senescente	B con 12 días después del corte	0.32 ± 0.054	0.02	1.9	0.01	1.8
	madura		0.55 ± 0.028	0.91	87.5	0.50	90.9
	juvenil		0.39 ± 0.062	0.11	10.6	0.04	7.2
TOTAL				1.04		0.55	
24/09/1987	senescente	C con 23 días después del corte	0.15 ± 0.023	0.08	5.1	0.01	1.8
	madura		0.44 ± 0.031	1.36	87.2	0.60	92.2
	juvenil		0.33 ± 0.060	0.12	7.7	0.04	6.0
TOTAL				1.56		0.65	
04/11/1987	senescente	A 160 días después de la siembra	0.12 ± 0.029	0.48	20.9	0.06	6.7
	madura		0.48 ± 0.101	1.52	66.4	0.73	82.0
	juvenil		0.34 ± 0.075	0.29	12.7	0.10	11.2
TOTAL				2.29		0.89	
04/11/1987	senescente	B con 27 días después del corte	0.14 ± 0.021	0.25	9.2	0.03	2.8
	madura		0.42 ± 0.029	2.35	86.8	0.99	94.3
	juvenil		0.32 ± 0.058	0.11	4.0	0.03	2.8
TOTAL				2.71		1.05	
04/11/87	madura	C con 11 días después del corte	0.59 ± 0.030	1.17	77.7	0.69	83.3
	juvenil		0.41 ± 0.066	0.34	22.3	0.14	16.7
TOTAL				0.51		0.83	

En la Fig. 3, la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> disminuye a medida que transcurre el tiempo después del corte, desde valores de 30 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> en los primeros tres días hasta 15 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> al cabo de 60 días.

Esta alta tasa de asimilación diaria en los primeros días después del corte permite acumular, en poco tiempo, una gran cantidad de asimilados para la producción de nuevas hojas.

El aumento del área foliar 40 días siguientes al corte (Fig. 2) se debe a dos factores: aumento en la

tasa asimilatoria, y redistribución y acumulación de los nuevos asimilados. La disminución rápida en el área foliar luego de 40 días del corte indica un cambio en la distribución de asimilados hacia la producción de inflorescencias y órganos de sostén, acelerado por el corte (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995).

A partir de los resultados obtenidos para el área foliar y la tasa de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (Fig. 3), se sugiere que la frecuencia óptima de corte estaría alrededor de 40 días. Sin embargo a partir de este momento el carbono asimilado es asignado a

acelerado por el corte (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995).

A partir de los resultados obtenidos para el área foliar y la tasa de asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  (Fig. 3), se sugiere que la frecuencia óptima de corte estaría alrededor de 40 días. Sin embargo a partir de este momento el carbono asimilado es asignado a estructuras de sostén y de reproducción (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995), en consecuencia la frecuencia para producir un rendimiento óptimo de forraje sería entre 30 y 35 días, cuando la tasa asimilatoria es más alta con respecto a la encontrada en las plantas de control, y que el área foliar está cercana al máximo.

Se observa al inicio de la experiencia y después de cada corte una alta concentración de nitrógeno ([N]) en todos los grupos de plantas (Fig. 4). Además la concentración de nitrógeno es un poco mayor en las hojas maduras, seguido de las juveniles, y de las senescentes con menor concentración.

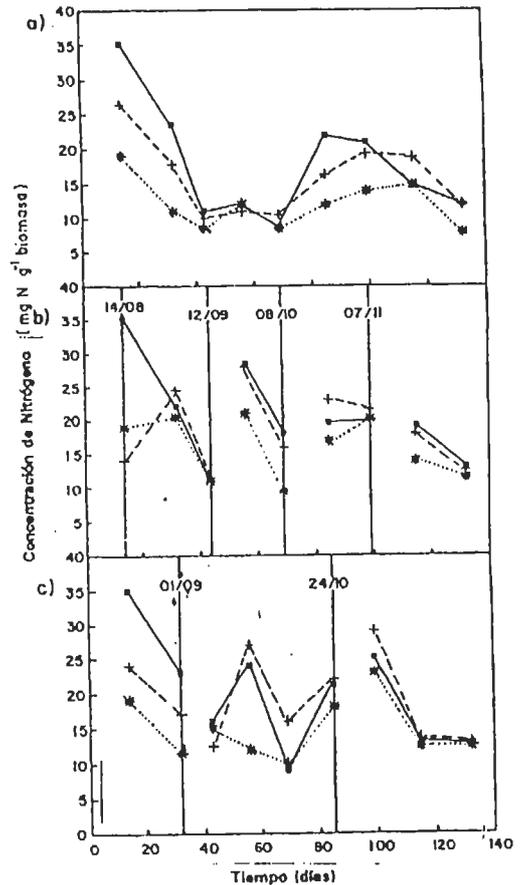


Fig. 4. Cambios en la concentración de nitrógeno foliar de *P. maximum* durante 140 días de experimento en el grupo de control (a); tratamiento de corte cada 30 días (b); y tratamiento de corte cada 60 días (c). Las diferentes curvas corresponden con los tipos de hoja: juveniles (-\*-), maduras (-+-) y senescentes (-\*-). Las líneas verticales señalan el momento de corte.

La elevada [N] foliar al inicio del crecimiento en las plantas de control (14/08/1987) se debe a la baja cantidad de biomasa y a la alta disponibilidad de nitrógeno en el suelo, ya que poco tiempo antes se fertilizó (27/07/1987).

La mayor [N] foliar en los primeros días siguientes al corte para ambos grupos se debe a un menor efecto de dilución del nitrógeno ante la menor área foliar en esos días. Esta mayor [N] promueve un aumento en las tasas fotosintéticas (Field y Mooney 1986), como una respuesta de compensación a la eliminación de la biomasa foliar por el corte.

## CONCLUSIONES

En la respuesta de *P. maximum* al corte están implicados varios mecanismos o procesos que permiten a la planta compensar rápidamente los efectos de la pérdida de biomasa asimilatoria. Los principales mecanismos observados son: a) aumento en la tasa fotosintética y en la de asimilación diaria de  $\text{CO}_2$ ; inmediatamente después del corte; b) mayor producción de hojas maduras, que tienen mayor tasa fotosintética; c) mayor eficacia fotosintética en los primeros días después del corte, lo cual permite que las pérdidas de agua por las altas tasas transpiratorias sean bajas y la fotosíntesis alta; d) rápido crecimiento del área foliar y distribución preferencial de los nuevos asimilados en tejidos asimilativos; e) traslado de sustancias de reserva desde los órganos subterráneos (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995); f) mayor concentración de nitrógeno en las hojas, favoreciendo los procesos fotosintéticos y de crecimiento.

## 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.
- CAEMMERER, S. VON; FARQUHAR, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.
- CALDWELL, M.M.; RICHARDS, J.H.; JOHNSON, D.A.; NOWAK, R.S.; DZUREC, R.S. 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid agropyron bunchgrasses. *Oecologia (Alemania)* 50:14-24.
- 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, Méx., Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. p. 157.
- CHACON-MORENO, E.; SARMIENTO, G. 1995. Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea tropical, *Panicum maximum* (Tipo Común) sometida a diferentes frecuencias de corte. Turrialba (C.R.). En prensa.
- DETLING, J.; DYER, M.; WIM, D. 1979. Net photosynthesis, root respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41:127-134.
- FIELD, C.; MOONEY, H.A. 1986. The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants: On the economy of plant form and function. T.J. Givnish (Ed). Cambridge University Press. p 25-55.
- GIFFORD, R.; MARSHALL, C. 1973. Photosynthesis and assimilated distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Australian Journal of Biological Sciences* 36: 517-526.
- HETIER, J.; SARMIENTO, G.; ALDANA, T.; ZUVIA, M.; ACEVEDO, D.; THIERY, J. 1989. The fate of nitrogen under maize and pasture cultivated on an alfisol in the western Llanos savannas, Venezuela. *Plant and Soil (Holanda)* 114:295-302.
- LUDLOW, M.; WILSON, G. 1971a. Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance history. *Australian Journal of Biological Sciences* 24:1065-1075.
- LUDLOW, M.; WILSON, G. 1971b. Photosynthesis of tropical pasture plants. III. Leaf age. *Australian Journal of Biological Sciences* 24:1077- 1087.
- 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.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, II. Ziegler (Eds). Berlin, Springer-Verlag. v. 12C, p. 657-677.
- MCNAUGHTON, S.J. 1983b. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos. Acta Oecologica Scandinavica (Dinamarca)* 40:329-336.
- MCNAUGHTON, S.J.; WALLACE, L.L.; COUGHENOUR, M.B. 1983. Plant adaptation in an ecosystem context: Effects of defoliation, nitrogen and water on growth of an African C<sub>4</sub> sedge. *Ecology (EE.UU.)* 64:307-318.
- MULLER, L. 1961. Un aparato microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. Turrialba (C.R.) 11:17-25.
- PARSONS, A.J.; LEAFE, E.L.; COLLET, B.; STILES, W. 1983. The physiology of grass production under grazing: Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology (Inglaterra)* 20:117-126.
- SARMIENTO, G. 1983. The savannas of tropical América: Tropical Savannas. F. Bourlière (Ed). Elsevier Amsterdam. p. 245-288.
- WALLACE, L.L.; MC NAUGHTON, S.J.; COUGHENOUR M.B. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization watering and clipping regimes. *Botanical Gazette (EE.UU.)* 145: 151-156.
- WALLACE, L.L.; MC NAUGHTON, S.J.; COUGHENOUR, M.B. 1985. Effects of clipping and four levels of nitrogen on the gas exchange, growth and production of two east African graminoids. *American Journal of Botany* 72:222-230.