

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO

**RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS HERBÁCEAS Y ARBUSTIVAS
Y SU RELACIÓN CON EL RÉGIMEN DE PASTOREO Y LA FERTILIDAD EDÁFICA
EN MUY MUY, NICARAGUA**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar por el grado de:

Magíster Scientiae

Por

Sonia Daryuby Ospina Hernández

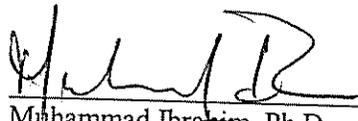
Turrialba, Costa Rica

2005

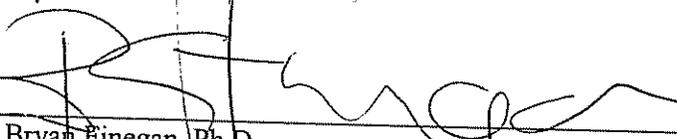
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Muhammad Ibrahim, Ph.D.
Consejero Principal



Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

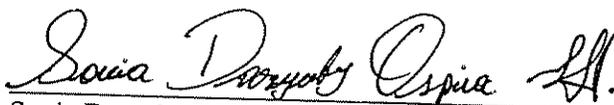


Cristóbal Villanueva, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Graciela Rusch, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
**Director Programa de Educación y
Decano de la Escuela de Posgrado**



Sonia Daryuby Ospina Hernández
Candidata

Este trabajo lo dedico a mi familia, mi novio, a la gente sencilla, los amigos del camino y a Dios.

mi familia, Saúl, Marlene, Hermilson y Rosita
ejemplo de tesón y colombianidad;

mi novio, Rubén
por su amor, e invaluable apoyo y paciencia durante los últimos años;

la gente sencilla,
campesinos y productores de Colombia y Nicaragua, gracias por su confianza y amistad,
las familias de aquí y de allá, gratos días siendo una hija adoptiva;

los amigos del camino,
Alejandra, Carol, Paula, José, Julián, ‘Juancito María’, Malú, Rudi, Cristina, Benito, Santiago,
Juancito, Humberto, Edy, Jairo, Natalia, Pierre, Byron, Joseph;

A Dios,
Más que una dedicatoria emotiva por este trabajo, te agradezco por no permitir que incurra en la
soberbia de los que desprecian el conocimiento adquirido con el estudio.

Agradecimientos

Quiero agradecer a Muhammad Ibrahim mi director de tesis, por el apoyo y la confianza brindada en los últimos años y por sus valiosas orientaciones. De igual forma, a Enrique Murgueitio quién como jefe y profesional me ha dado diversas oportunidades de capacitación, y de realizar la Maestría.

Agradezco profundamente a Graciela Rusch y Bryan Finegan miembros de mi comité asesor, quienes a fuerza de tiempo y discusiones orientaron este trabajo y la interpretación de sus resultados; además de la amplia motivación que me brindaron sobre este tema de investigación. Estoy igualmente en deuda con Fernando Casanoves y Cristóbal Villanueva miembros del comité asesor que en su momento realizaron aportes y dedicaron tiempo a la revisión del documento.

A Andrés Nieuwenhuys que sin ser miembro de mi comité de tesis, tuvo disposición continua para discutir sobre el tema y por sus valiosos consejos, revisiones críticas del documento y amistad. A Crhristina Skarpe por su disposición para resolver inquietudes, a pesar de nuestras limitaciones de comunicación. De igual forma agradezco a Nelly Vásquez y Philippe Vaast, quienes me ayudaron a resolver varias inquietudes. Junto a ellos también agradezco a todos los que durante mis estudios de Maestría ayudaron a mi formación académica.

Quiero agradecer a Danilo Pezo, coordinador del proyecto *Alternativas de Uso Sostenible de la Tierra en Centroamérica* (CATIE-NORAD) por sus consejos y disposición de colaboración. A Amilcar Aguilar y su familia, y al personal técnico y logístico del proyecto CATIE-NORAD en Muy Muy, Nicaragua, por su colaboración. Estoy en deuda con los asistentes de investigación en Nicaragua, en especial con Lesbia Rita Rostrán, por compartir conmigo el trabajo de campo y las dificultades del camino. Debo reconocer la amabilidad de la gente de Muy Muy, en especial de las

familias Valenzuela y Membreño, agradezco su infinita hospitalidad. Junto a ellos también agradezco a Carolina Mendoza, por el inventario forestal, a Marta, por su paciencia con la digitación de datos, a Carlos Ruiz y Ledis Navarrete por sus conocimientos y aportes en la identificación de especies. Un poco tarde agradezco Dalia Sánchez por su inigualable labor con la identificación taxonómica.

En NINA, Trondheim (Noruega), el apoyo de Spen Aarnes y Bodil Wilmann fue indispensable para mi, por lo cual les estoy muy agradecida. A Mariel Aguilar, Marylise, Andersen y sus familias por compartir con nosotros un poquito de sus costumbres y amistad sincera. En el CATIE, un profundo agradecimiento a Hugo Brenes, por facilitar el trabajo con las bases de datos y por su amistad. A Gustavo López por sus apreciables recomendaciones. A todo el personal de la biblioteca Orton por su esmerada atención y servicio

Al proyecto *Improving forage value of degraded pastures in Central America: local knowledge, grazing responses, and species and landscape diversity* (PACA) por la financiación de este estudio; también al proyecto (CATIE-NORAD) del que recibí apoyo financiero y logístico para la realización de este trabajo. De igual manera a la Fundación CIPAV por su valioso apoyo económico para que iniciará la Maestría.

Con el pasar de los meses la realización de esta tesis, dejó de ser requisito académico y se convirtió en ‘obsesión’. Por eso agradezco a mi familia y a Rubén a quienes descuidé por largos meses. Un poco tarde agradezco a Guillermo Detlefsen quien me ha brindado su amistad desinteresada por varios años, y en los últimos meses un lugar agradable para vivir y escribir este documento.

Biografía

La autora nació en Marquetalia (Caldas), Colombia, el 27 de enero de 1978. En 1996 ingresó a la carrera de Zootecnia en la Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira, donde combinó sus actividades académicas con la asistencia y monitoria de las cátedras: Nutrición de rumiantes y Producción de pastos y forrajes. Su tesis *Caracterización de la variación genotípica en la calidad nutricional de procedencias de Trichanthera gigantea (H. & B.) Nees*, fue desarrollada dentro del programa de investigación en sistemas agroforestales del Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria (CIPAV) y obtuvo su título en diciembre del 2000. Entre 2001 y 2002 fue investigadora asociada a CIPAV y dentro del programa de Jóvenes investigadores de COLCIENCIAS, Colombia. Sus actividades de investigación se enfocaron en la conservación de recursos fitogenéticos, uso y valoración de árboles y arbustos como recursos forrajeros para diferentes especies zootécnicas y la caracterización de la variabilidad genética de *Trichanthera gigantea*. En el 2003 ingresó al CATIE y en abril de 2005 recibe título de *Magíster Scientiae* en Agroforestería Tropical.

Tabla de contenido

1	INTRODUCCIÓN.....	1
1.1	OBJETIVOS.....	3
1.1.1	Objetivo general.....	3
1.1.2	Objetivos específicos.....	3
1.2	HIPÓTESIS.....	3
2	REVISION DE LITERATURA	4
2.1	PASTIZALES NATURALES	4
2.2	PASTIZALES ANTROPOGÉNICOS Ó SEMINATURALES	4
2.2.1	El régimen de pastoreo y las prácticas de manejo de los pastizales	5
2.3	RELACIONES ENTRE EL PASTOREO Y LAS PLANTAS	7
2.3.1	Los cambios en la composición botánica de los pastizales.....	8
2.3.2	Los cambios en la composición botánica direccionan cambios en la productividad	9
2.3.3	Generalidades sobre efectos del pastoreo en los procesos del ecosistema	10
2.4	RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS UN ENFOQUE NOVEDOSO EN LA INVESTIGACIÓN.....	12
3	MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1	ÁREA DE ESTUDIO.....	14
3.2	DISEÑO DEL MUESTREO	16
3.2.1	Muestreo de la composición botánica de la vegetación.....	18
3.2.2	Fuentes de variación ambiental	19
3.2.3	Medición de rasgos funcionales de las plantas	20
3.3	ANÁLISIS DE LOS DATOS	22
3.3.1	Descripción general de la vegetación herbácea y arbustiva.....	22
3.3.2	Organización de los datos	23
3.3.3	Variación ambiental y composición botánica de la vegetación de los pastizales estudiados.....	23
3.3.4	Riqueza e índices de diversidad de especies herbáceas y arbustivas en los pastizales.....	25
3.3.5	Rasgos funcionales de la vegetación.....	25
4	RESULTADOS	27
4.1	DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA VEGETACIÓN HERBÁCEA Y ARBUSTIVA DE LOS PASTIZALES ESTUDIADOS	27
4.2	ANÁLISIS DE LA COMPOSICIÓN DE LA VEGETACIÓN DE LOS TRES TIPOS DE PASTIZALES ESTUDIADOS	28
4.2.1	Correlaciones entre la composición botánica y los factores de contraste.....	30
4.2.2	Correlaciones entre la composición botánica, los factores de contraste y las variables ambientales	32
4.3	RIQUEZA E INDICADORES DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES EN LOS PASTIZALES.....	37
4.4	TENDENCIAS EN LA VARIACIÓN GENERAL DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS.....	41
4.5	VARIACIÓN INDIVIDUAL DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS EN RESPUESTA A LOS TRATAMIENTOS Y FACTORES DE VARIACIÓN	44
4.5.1	Variación en los rasgos funcionales y régimen de manejo del pastoreo	46
4.5.2	Variación en los rasgos funcionales y condición de fertilidad edáfica	46
5	DISCUSIÓN.....	47
5.1	LA VEGETACIÓN HERBÁCEA Y ARBUSTIVA DE LOS PASTIZALES DEL ESTUDIO	47
5.2	PRINCIPALES FUENTES DE VARIACIÓN AMBIENTAL ENTRE LOS PASTIZALES ESTUDIADOS.....	49
5.3	FERTILIDAD EDÁFICA, RÉGIMEN DE PASTOREO, ESTACIÓN CLIMÁTICA Y COMPOSICIÓN BOTÁNICA	51
5.3.1	La condición de fertilidad edáfica	51
5.3.2	El régimen de manejo del pastoreo.....	52
5.3.3	La estación climática	53
5.4	FERTILIDAD EDÁFICA, RÉGIMEN DE PASTOREO, ESTACIÓN CLIMÁTICA Y LA DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	54
5.5	TENDENCIAS GENERALES DE LA VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS	56
5.6	LA FERTILIDAD EDÁFICA Y LA DISTRIBUCIÓN INDIVIDUAL DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS	56
5.6.1	Respuestas funcionales de las plantas en suelos fértiles.....	57
5.6.2	Respuestas funcionales de las plantas ante fertilidad edáfica baja	59
5.7	EL RÉGIMEN DE PASTOREO Y LA DISTRIBUCIÓN INDIVIDUAL DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS PLANTAS	61
5.7.1	Resistencia y tolerancia de las plantas a la intensidad del régimen de pastoreo.....	65
6	CONCLUSIONES.....	67
7	RECOMENDACIONES Y APLICACIONES.....	70
8	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71

Lista de cuadros

Cuadro 1. Asociación entre algunos rasgos funcionales de las plantas y distintas condiciones ambientales o de disturbio a nivel de ecosistema.	14
Cuadro 2. Datos básicos del manejo del pastoreo en los sitios muestreados en este estudio. Muy Muy, Nicaragua.	19
Cuadro 3. Rasgos funcionales de las plantas herbáceas y arbustivas evaluados en pastizales de Muy Muy, Nicaragua.	20
Cuadro 4. Tipos de órganos de crecimiento clonal, usados como referente para evaluar la vegetación herbácea y arbustiva en pastizales de Muy Muy, Nicaragua.	21
Cuadro 5. Clasificación del carácter nativo o exótico de las especies registradas en los pastizales estudiados en Muy Muy, Nicaragua.	28
Cuadro 6. Variables ambientales o fuentes de variación ambiental presentes en los pastizales estudiados en Muy Muy, Nicaragua. (transformación angular de las variables área anegada y cobertura arbórea).	29
Cuadro 7. Matriz de correlación ponderada entre los cuatro ejes del análisis de correspondencia que explican el ordenamiento de las especies y las variables ambientales en un plano vectorial estandarizado y porcentaje de la variabilidad explicada.	30
Cuadro 8. Matriz de correlación ponderada entre los cuatro ejes del análisis de correspondencia canónica que explican el ordenamiento de las especies y las variables ambientales en un plano vectorial estandarizado y porcentaje de la variabilidad explicada.	33
Cuadro 9. Indicadores de la varianza de las variables ambientales utilizadas para el ordenamiento de la matriz de composición botánica en un análisis de correspondencia canónica.	34
Cuadro 10. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación y las variables ambientales significativas en el ordenamiento de la matriz de composición botánica, con un análisis de correspondencia canónica.	35
Cuadro 11. Indicadores resumen del ordenamiento de la composición botánica con el análisis de correspondencia y el análisis de correspondencia canónica.	37
Cuadro 12. Valor promedio y niveles significancia estadística de las variables de riqueza (familias y especies), índices de diversidad Alfa, Shannon, Simpson y de Equitatividad en 24 pastizales. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua, especies herbáceas y arbustivas.	40
Cuadro 13. Valor promedio y niveles de significancia de las variables de riqueza (familias y especies), índices de diversidad de Alfa, Shannon, Simpson y de Equitatividad en los contrastes de los factores de variación, estación climática, condición de fertilidad y régimen de pastoreo de los tres tipos de pastizales. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua, especies herbáceas y arbustivas.	40
Cuadro 14. Matriz de correlación ponderada entre los tres primeros ejes del análisis de componentes principales y las variables ambientales incluidas en el análisis.	41
Cuadro 15. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación que definieron los tratamientos y las variables ambientales significativas para el ordenamiento de los rasgos funcionales en el análisis de redundancia.	43
Cuadro 16. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación, condición de fertilidad y régimen de manejo del pastoreo, y las variables ambientales significativas para el ordenamiento de las especies, con un análisis de redundancia.	44
Cuadro 17. Análisis de varianza de los rasgos funcionales en función de las diferencias entre los tratamientos, prueba de medias de Tukey y contrastes entre los factores de variación régimen de manejo del pastoreo y condiciones de fertilidad.	45

Lista de figuras

- Figura 1. Mapa de ubicación del municipio de Muy Muy, departamento de Matagalpa, Nicaragua. 15
- Figura 2. Pieza en forma de cruz utilizada para muestrear vegetación herbácea y arbustiva ($DAP \leq 8$ cm) en los pastizales de Muy Muy, Nicaragua. 18
- Figura 3. Ordenamiento resultado del análisis de correspondencia de las especies botánicas registradas en los pastizales estudiados, de acuerdo con su puntaje (≥ 1) en las coordenadas vectoriales de los ejes de ordenamiento 1 y 2 (Triplot elaborado con CANODRAW). Las variables ambientales fueron superpuestas en el gráfico de ordenamiento. 31
- Figura 4. Ordenamiento de las especies con puntajes altos sobre los ejes del ordenamiento y en la explicación de la varianza de los ejes vectoriales 1 y 2 generados con el análisis de correspondencia canónica. 36
- Figura 5. Ordenamiento de las especies con puntajes altos sobre los ejes del ordenamiento y en la explicación de la varianza de los ejes vectoriales 3 y 4 generados con el análisis de correspondencia canónica. 36
- Figura 6. Curva de acumulación de especies-transectas para los tres tipos de pastizales estudiados. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua. 37
- Figura 7. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de las vegas del río durante las estaciones secas y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua. 38
- Figura 8. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de ganado horro en las planicies durante las estaciones seca y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua. 39
- Figura 9. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de ganado en producción en las planicies durante las estaciones seca y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua. 39
- Figura 10. Asociación de los rasgos funcionales de las plantas significativos ($P < 0.05$) en la interpretación de los ejes vectoriales 1 y 2, generados con el análisis de componentes principales. 43

Ospina, S. 2005. Rasgos funcionales de las plantas herbáceas y arbustivas y su relación con el régimen de pastoreo y la fertilidad edáfica en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Palabras claves: Pastizales antropogénicos, composición botánica, resistencia y tolerancia al pastoreo, manejo del pastoreo.

RESUMEN

Entre febrero y agosto de 2004 se estudió la composición, diversidad y los rasgos funcionales de las especies herbáceas y arbustivas en pastizales seminaturales de Muy Muy, Nicaragua. Los objetivos específicos fueron: i) relacionar regímenes de pastoreo, condiciones de fertilidad edáfica y estación climática sobre la composición y diversidad de especies y ii) evaluar la distribución de rasgos funcionales de las plantas asociados con la respuesta a la herbivoría. Se estudiaron tres tipos de pastizales: en baja fertilidad pastoreados por ganado en producción, o por ganado horro y en alta fertilidad pastoreados por ganado en producción. Los contrastes fueron dos condiciones de fertilidad edáfica, dos regímenes de pastoreo y dos estaciones climáticas. En relación con el primer objetivo, se comparó la composición de los pastizales con un análisis de correspondencia y un análisis de correspondencia canónica. Varias variables ambientales de cada pastizal fueron incluidas en los análisis para evaluar su efecto a los factores de contraste y sobre la composición botánica y los rasgos funcionales de las plantas. Para el segundo objetivo se midieron rasgos funcionales de respuesta al pastoreo y de historia de vida de las especies que representaron aproximadamente el 80% de la frecuencias relativas de cada pastizal. Con un análisis de componentes principales, se determinó la variación de los rasgos funcionales y su asociación con variables ambientales y con un análisis de redundancia se determinó la significancia de la variación ambiental. El efecto del régimen de pastoreo y de las condiciones de fertilidad sobre los rasgos funcionales individuales, se comparó con análisis de varianza y contrastes. La fertilidad edáfica fue el factor determinante en la composición y diversidad de especies. El régimen de pastoreo tuvo efecto secundario en la composición y no se comprobó su efecto en la diversidad de especies. La variación en las decisiones de manejo aportaron a la pérdida de significancia del régimen de pastoreo. El anegamiento estuvo asociado a los pastizales de baja fertilidad, afectó la composición y posiblemente la diversidad de especies. La estación climática en pastizales de baja fertilidad alteró la composición y la diversidad de especies. En la variación funcional, la fertilidad edáfica fue el contraste principal. En suelos fértiles las plantas fueron altas, macolladoras, con área foliar específica alta; rasgos que permiten alta competitividad por recursos. En baja fertilidad las plantas fueron bajas, rastreras, con área foliar específica baja y múltiples órganos de crecimiento clonal; atributos para la persistencia en suelos pobres y de resistencia al pastoreo. Con cargas animales bajas y pastoreo estacional intenso, las plantas mostraron estrategias para la persistencia y competencia por recursos del suelo, pero el valor forrajero del pastizal se redujo por la alta abundancia de especies anuales. La tolerancia y la resistencia fueron estrategias de defensa al pastoreo, que introdujeron cambios en la composición de los pastizales, sin embargo, estos cambios también fueron afectados por el manejo de la intensidad de pastoreo, las decisiones de los productores y por la interacción con la estacionalidad climática.

Ospina, S. 2005. Herbaceous and woody plant functional traits and its relation with the grazing regimen and the soil fertility in Muy Muy, Nicaragua. Thesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Keywords: anthropogenic grasslands, botanical composition, grazing resistance and tolerance, grazing management.

SUMMARY

The composition, diversity and plant functional traits of herbaceous and woody species in seminatural grasslands of Muy Muy, Nicaragua were studied between February and August 2004. Specific objectives were: i) to relate grazing regimens, soil fertility conditions and climatic season on the species composition and diversity and ii) to evaluate plant functional traits distribution associated with the herbivory response. Three grassland types were studied: in low fertility grazing by milking cow, or by dry cow and in high fertility grazing by milking cow. Two soil fertility conditions, two grazing regimens and two climatic season were contrasted. En relation to the first objective with a Correspondence Analysis and a Canonical Correspondence Analysis the grassland composition were compared. Several environmental variables of each grassland were included in the analysis to evaluate theirs effect to contrast factor and above the species composition and the plant functional traits. For the second objective, plant functional traits of grazing response and life history of the species that represented 80% percent approximately of the relative frequency of each grassland were measured. Plant functional traits variation in theirs association with environmental variables were determined in a Principal Components Analysis and the significance of environmental variation was determined with a Redundancy Analysis. With variance analysis and contrast were compared the effect of the grazing regimens and the soil fertility conditions above individuals plant functional traits. The soil fertility was the determinant factor in the species composition and diversity. The grazing regimen had secondary effect in the botanical composition and it no was verified effect in the species diversity. The variation in the management decisions contributed to the significance loss of the grazing regimen. The flooding was associated to low soil fertility grassland, it affected the botanical composition and possibility the species diversity. The climatic season in low fertility grasslands shift the species composition and diversity. The soil fertility condition was the main contrast in the functional variation. In fertile soil the plants were tall, tussock, with high specific leaf area; traits than allow high competitive by resources. In low fertility soil the plants were low, decumbent, with low specific leaf area and multiples clonal growth organs; attributes for the persistence in poor soils and of grazing resistance. With low stocking rate and intensive seasonal grazing, the plants showed strategies to the persistence and competence by soil resources, but the forage value of grassland was reduced by the high abundance of annual species. The tolerance and resistance were defense strategies to the grazing that introduced shifts in the grassland composition, although those shifts also were affected by grazing intensity management, the producers decisions and by the interaction with climatic seasonality.

1 INTRODUCCIÓN

Una cuarta parte de la superficie continental del planeta son pastizales y estos pueden subdividirse en naturales, seminaturales y pasturas sembradas.¹ En el Neotrópico, en los últimos cien años han sido sembradas extensas áreas de pasturas que han contribuido al desarrollo económico y que en las últimas décadas han sido investigadas ampliamente (Toledo y Formoso 1993). Para mantener su composición y producción es necesario invertir en insumos y manejos (Gordon y Lascano 1993), debido a que usualmente son susceptibles a la invasión de especies y tienen baja capacidad de recuperarse de situaciones adversas, como el sobrepastoreo (cuando hay estacionalidad climática) (Bishop *et al.* 1993, PACA 2003).

En los pastizales seminaturales del Neotrópico, las características ecológicas y productivas están relacionadas con la presión de pastoreo de los herbívoros, factor crítico para su equilibrio florístico y productivo (Walker 1993). Además de la presión de pastoreo, factor complejo *per.se* (Dove 2004), otros factores antropogénicos relacionados con las decisiones de manejo también tienen funciones determinantes en sus características ecológicas y productivas. El conocimiento sobre la influencia del pastoreo y el manejo, en los procesos ecológicos, y sobre como estos se reflejan en la producción de los pastizales es escaso. Lo que en parte se debe a la poca valoración de estos ecosistemas, usados para la ganadería con una fundamentación teórica improvisada. La falta de un buen conocimiento de estos ecosistemas y su manejo ha contribuido a una marcada reducción de su productividad (Huss 1993).

El pastoreo de herbívoros es un factor que marca diferencias críticas entre los trópicos (Shealth y Clack 1996). En América, la historia de pastoreo de bovinos es reciente, inició sólo a partir del siglo XVI con su introducción por los españoles, el aprovechamiento de las sabanas nativas y la creación de pastizales seminaturales (Macdonald 2001). Las áreas ganaderas se ubicaron primero en el trópico seco, pero en muchas regiones la estacionalidad climática limitó la oferta forrajera a los herbívoros durante el año; lo cual, según Sarmiento (1992) indica que los mecanismos de coevolución herbívoro-vegetación no se desarrollaron. En las áreas subhúmedas la historia de herbivoría de ungulados, es menor a cien años y generalmente el pastoreo es un elemento de disturbio en dichos ecosistemas (Milchunas *et al.* 1988).

¹ Definiciones usadas en este estudio:

Pastizal: área dominada por vegetación herbácea con un componente leñoso menor del 26% de la cobertura (UNESCO 1976; modificado por Driscoll *et al.* 1983 y 1984).

Pastizal natural: si la vegetación se regenera sin cultivo, independiente del tipo de perturbación y restringido a la vegetación clímax no perturbada (UNESCO 1976; modificado por Driscoll *et al.* 1983 y 1984).

Pastizal seminatural: cuando el pastizal emerge luego de la deforestación o si intervienen procesos sucesionales después de la siembra de una gramínea deseada (Winter 1993). Si la vegetación potencial es bosque (como en América tropical), los pastizales seminaturales se establecen con la tala y se mantienen con el manejo del corte y el pastoreo; o se derivan de la sucesión de pasturas (UNEP 1999).

Pastura: En este estudio se propone el uso del término 'pastura' para un sistema (monoespecífico o con pocas especies) sembrado/plantado y 'pastizal' para la vegetación herbácea derivada de la tala o luego de tiempo de haber sido sembrada.

De estudios sobre la relación herbívoro-planta en pastizales de otros continentes, se conoce que el pastoreo induce cambios en la composición y la diversidad a través de la remoción selectiva de biomasa y por su efecto en el establecimiento de la vegetación (Belsky 1986, Milchunas y Lauenroth 1993, Coley y Barone 1996). Las respuestas del pastizal al pastoreo pueden ser un incremento en las especies no palatables, de crecimiento lento, con bajos nutrientes y alto contenido de defensas (Feeny 1976), rasgos que confieren resistencia a la defoliación. Sin embargo, también se han encontrado respuestas opuestas, como un incremento en el crecimiento, estímulo del rebrote y/o propagación, alto contenido de nutrientes y bajo nivel de defensas (Coley *et al.* 1985), rasgos relacionados con la tolerancia a la defoliación.

En estudios realizados en pastizales naturales con larga historia de pastoreo existen varias hipótesis sobre los tipos de respuesta de las plantas y muchos coinciden en que la disponibilidad de recursos (nutrientes y agua) y la intensidad de la herbivoría son factores determinantes (Coley *et al.* 1985, Herms y Mattson 1992, Grubb 1992). Ambos factores son de interés en los sistemas ganaderos del Neotrópico, además de otros aspectos relacionados con el régimen de pastoreo. Estos factores moldean la composición y producción del pastizal. El conocimiento de la relación entre el régimen de pastoreo, las condiciones de fertilidad y las estrategias de respuesta de las plantas al pastoreo permitirán predecir cambios en la vegetación y el valor forrajero de los pastizales (Cruz y Boval 2000). La mayoría de los estudios que relacionan los rasgos funcionales de las plantas, (de aquí en adelante PFT, por sus siglas en inglés) con el pastoreo han sido realizados en zonas templadas a subtropicales. Estos estudios son escasos en el Neotrópico donde aún es necesario investigar el poder predictivo de los PFT con respecto a las respuestas de las plantas al pastoreo a escala global (Rusch *et al.* 2003).

El enfoque de este trabajo es la evaluación de la distribución de la vegetación y de sus rasgos funcionales en relación con la respuesta a distintos regímenes de manejo del pastoreo y condiciones de fertilidad, durante dos estaciones climáticas en el municipio de Muy Muy, Nicaragua. Se propone estudiar rasgos funcionales de las plantas que están relacionados con la capacidad de persistencia y de colonización de las plantas bajo pastoreo, tales como la altura, la forma de crecimiento, la disposición foliar, la presencia de defensas físicas y compuestos del metabolismo secundario, así como de órganos de crecimiento clonal. La distribución de rasgos funcionales en los pastizales permitirá evaluar cuáles son las estrategias comunes de respuesta de las plantas al pastoreo en la zona estudiada y cómo estas varían bajo distintos regímenes de manejo del pastoreo, condiciones de fertilidad edáfica y estación climática. Se espera que un mejor conocimiento de las respuestas de la vegetación del pastizal frente al régimen de manejo del pastoreo permita proponer prácticas que contribuyan al manejo de los pastizales en la zona de estudio. Además varios de los rasgos funcionales que se propone estudiar presentan correlaciones altas con las tasas de crecimiento relativo, lo cual es un proceso relacionado con la productividad primaria.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo general

Analizar la composición botánica y diversidad de la vegetación herbácea y arbustiva y de sus rasgos funcionales en relación con la respuesta a distintos regímenes de manejo del pastoreo y condiciones de fertilidad edáfica en pastizales seminaturales de Muy-Muy, Nicaragua.

1.1.2 Objetivos específicos

Evaluar las relaciones entre regímenes de manejo del pastoreo, condiciones de fertilidad edáfica y estación climática sobre la composición botánica y la diversidad de la comunidad herbácea y arbustiva.

Establecer la distribución de rasgos funcionales de las plantas asociados con su persistencia y capacidad de colonización en relación con distintas condiciones de fertilidad edáfica y regímenes de pastoreo.

Relacionar la distribución de los rasgos funcionales de las plantas con sus estrategias de tolerancia y resistencia a los regímenes de manejo del pastoreo en el contexto geográfico estudiado.

1.2 Hipótesis

La composición botánica herbácea y arbustiva de los pastizales es afectada por los cambios en las condiciones de fertilidad edáfica, la estacionalidad climática y el régimen de pastoreo.

La diversidad de especies herbáceas y arbustivas de los pastizales son modificadas por las condiciones de fertilidad edáfica, el régimen de pastoreo y la estacionalidad climática: en suelos de baja fertilidad la diversidad es mayor que en suelos fértiles. También un régimen intenso de pastoreo favorece mayor diversidad en contraste con regímenes de intensidad moderados. El cambio de estación seca a lluviosa incrementa la diversidad de especies en los pastizales.

Las respuestas de las plantas al pastoreo son función de la fertilidad edáfica: en suelos de baja fertilidad, predominan rasgos morfológicos de defensa a la herbivoría; mientras que en suelos fértiles, son frecuentes rasgos relacionados con la rápida sustitución de tejidos y tasas altas de crecimiento.

Las respuestas de las plantas al pastoreo dependen de la intensidad del régimen: a intensidades altas la presencia de rasgos relacionados con la resistencia al pastoreo como defensas morfológicas y químicas es alta. A intensidades moderadas, el pastoreo favorece rasgos como alta capacidad de rebrote, forma de crecimiento rastrero, entre otros asociados a la tolerancia.

2 REVISION DE LITERATURA

2.1 Pastizales naturales

Los pastizales son áreas en las que predominan las gramíneas (miembros de la familia Poaceae con exclusión del bambú) o plantas de tipo gramíneo, con un componente leñoso menor al 26% de la cobertura. Los pastizales naturales son propios de zonas con tres características principales: sequías estacionales, incendios y pastoreo de herbívoros grandes. (UNESCO 1976, modificado por Driscoll *et al.* 1983 y 1984). Según Sala *et al.* (1996), el fuego ha sido un factor determinante para la formación de pastizales en regiones húmedas, mientras que la sequía lo ha sido para los pastizales de regiones secas. Las sabanas, son un tipo de pastizal natural tropical, caracterizadas por una cubierta herbácea continua, usualmente abundante en gramíneas o juncias y una cubierta discontinua de leñosas (Frost *et al.* 1986). La definición incluye sabanas con diferencias estructurales y funcionales por condiciones edáficas, de precipitación, fuego y pastoreo. Los pastizales ‘fríos’, determinados por las condiciones de altitud, frío y humedad, son la vegetación natural en montañas altas y paramos del trópico (Zucol 2000).

El pastizal es una de las diversas fases de la sucesión vegetal. La sucesión puede detenerse cuando factores ambientales o eventos particulares retardan el desarrollo de sus etapas posteriores. La vegetación natural de una amplia superficie continental es un pastizal abierto, sin árboles pero en zonas de alta precipitación generalmente el bosque es el clímax. Por ello en dichos lugares los pastizales son creados y mantenidos por el hombre (Skerman y Riveros 1992). La presencia de pastizales naturales, en lugar de formaciones leñosas puede deberse a condiciones edáficas, climáticas o de disturbancia (Nix 1983, Montgomery y Askew 1983). Los factores que determinan y mantienen dichos pastizales varían de un lugar a otro.

2.2 Pastizales antropogénicos ó seminaturales

Cuando el origen de los pastizales no es natural se han usado términos como sabanas secundarias, sabanas periforestales (Backeus 1992) y pastizales serales (White 1974), los cuales son aplicados si el pastizal ha sido influido o creado por el hombre, y mantenido por su disturbancia. Se considera que cuando la disturbancia antrópica cese, esos ecosistemas retornarán a una formación leñosa (Backeus 1992). Por el potencial forestal de la región en la que se desarrolló este estudio, los pastizales presentes pueden calificarse como antropogénicos. Otras definiciones que conservan una relación antrópica las presentaron Winter (1993) y la UNEP (1999), al definir pastizales seminaturales como la vegetación que emerge luego de la deforestación o la que se deriva de la sucesión vegetal, después de la siembra de una pastura.

Los pastizales antropogénicos son una de las modificaciones humanas más poco estudiadas. Lo particular de su origen ha generado polémica debido al poco valor productivo y ambiental que se les ha

dado, al punto de considerar que deben ser reemplazados (Dove 2004). Sin embargo la mitad de la población de las zonas tropicales habita en esos ecosistemas (Werner *et al.* 1990, Solbrig 1996) y los usa como áreas de pastoreo (Riveros 1993). En el trópico y subtrópico americano, por tradición, la ganadería ha priorizado el componente animal, mientras que los pastizales han sido poco valorados y manejados de forma extensiva (Toledo y Formoso 1993).

Según los productores las pasturas sembradas (monoespecíficas o con pocas especies) son la primera opción para mejorar sus áreas de pastoreo (Toledo y Formoso 1993 y Gordon y Lascano 1993). Sin embargo, por la expectativa productiva y las decisiones apresuradas, las pasturas se han enfrentado con baches tecnológicos en las fincas ganaderas, generando fracasos. Al parecer esto es consecuencia del escaso conocimiento de gramíneas mejoradas, sus exigencias biofísicas, de manejo, de sus limitaciones por su baja capacidad de recuperarse de extremos y climáticos y su susceptibilidad a la invasión de especies exóticas (Bishop *et al.* 1993). La baja sostenibilidad de las pasturas sembradas es frecuente en las regiones tropicales húmedas (Taiton 1993).

Los pastizales (naturales o seminaturales) son una fuente de forraje que bien manejada cumple una función productiva importante en los sistemas ganaderos de bajos insumos y adicional a las pasturas sembradas y a las opciones silvopastoriles (Proyecto PACA). También brindan una oferta forrajera variada (Provenza 1996) y por su diversidad funcional y de especies pueden amortiguar la producción ante eventos extremos (Tilman *et al.* 1996) o errores de manejo (Altieri 1999) y reducir la invasión de especies exóticas (Tracy y Sanderson 2004). Estos atributos están asociados con su alta tolerancia y plasticidad ante condiciones de estrés o disturbio.

Parte de los atributos referidos para los pastizales proceden de investigaciones en otros continentes, principalmente en pastizales naturales. Dove (2004) atribuyó el desconocimiento de los pastizales seminaturales, al énfasis dado a los pastizales naturales de los que se tienen amplios conocimientos sobre la relación vegetación-herbívoro-factores abióticos y sus funciones en el ecosistema. En el contexto de los pastizales seminaturales, donde la intensificación y las decisiones de los productores son dinámicas intrínsecas y complejas, es necesario investigar las relaciones planta-animal en dependencia de factores abióticos y de las prácticas de manejo.

2.2.1 El régimen de pastoreo y las prácticas de manejo de los pastizales

El pastoreo o la herbivoría es el proceso por el cual los animales consumen las plantas para adquirir energía y nutrientes; la regulación de ese consumo por el hombre es el manejo del pastoreo (Briske y Heitschmidt 1991). La hipótesis que el pastoreo optimiza la producción primaria, comparado con un sistema no pastoreado (MacNaughton 1979, 1985), se ha investigado en sistemas poco a nada

manejados. Como en los sistemas más intervenidos la intensidad del pastoreo con frecuencia excede la capacidad de carga del pastizal, la hipótesis de optimización algunas veces no es aplicable (Heitschmidt 1990).

El régimen de pastoreo es un conjunto de acciones para optimizar la producción y la persistencia de la vegetación, por ejemplo el tiempo de descanso y de ocupación sin sobrepastoreo y la oportunidad del animal para seleccionar su dieta (Martínez 1995). La intensidad de pastoreo es el nivel de estrés a que el pastizal está sometido por la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces. Lo fundamental de la intensidad de pastoreo es la presión de pastoreo, que relaciona la tasa de demanda sobre la oferta de forraje (Ortega 1995). Según Heitschmidt y Taylor (1991), en el manejo ganadero la presión de pastoreo debe incorporar la selectividad animal, debido a que esta promueve interacciones competitivas entre las plantas por su efecto sobre los niveles diferenciales de defoliación, y de esa manera beneficia la tolerancia al pastoreo (Briske y Richards 1994).

La intensidad del pastoreo puede controlarse alterando la demanda o la oferta de forraje (Heitschmidt 1993). Pero los indicadores de la intensidad de pastoreo más usados han sido la carga animal o las tasas de pastoreo, las cuales informan sobre la demanda forrajera pero no sobre la intensidad del régimen, porque no valoran la oferta de forraje y en consecuencia el pastoreo puede afectar la persistencia del pastizal (Heitschmidt y Taylor 1991). En el trópico estacional, conocer la carga animal puede ser útil para regular la intensidad de pastoreo cuando también se conoce el periodo de recuperación del pastizal (Ortega 1995), pero se reconoce que el poco conocimiento de la oferta de forraje y de sus fluctuaciones es una limitación (Martínez 1995).

Las prácticas de manejo son herramientas esenciales del productor para responder a los cambios ambientales y a las particularidades de sus fincas, por ello tienen implicaciones en el manejo del pastoreo (Provenza y Balph 1987). Algunas prácticas de manejo dependen más del contexto económico y político que del propio sistema (Szott *et al.* 2000). Por ejemplo, en Centroamérica, el mantenimiento de pastizales (costo de prácticas culturales y/o agroquímicos), representa un porcentaje alto de los costos de producción y algunos productores no disponen del capital necesario (Simpson 1994). Otra práctica relacionada con el contexto político es el fuego, factor formador y de control del avance sucesional en pastizales Neotropicales (Sarmiento 1992), en los últimos años, su incidencia ha sido menor en las actividades ganaderas, lo que se ha asociado con la alta participación de productores en proyectos de desarrollo y conservación de los recursos naturales (FAO 2003). Además, las características climáticas de la región también han favorecido la alta abundancia de plantas no forrajeras e invasoras. Según INTA (1998), para el caso de Nicaragua, esta problemática está asociada al abandono de muchas fincas durante los 80's ocasionados por la guerra.

En pastizales seminaturales de los trópicos húmedos algunas especies no son afectadas directamente por el pastoreo y por ello pueden reducir la productividad del pastizal. Las prácticas de manejo, entonces deben complementar la función de los herbívoros sobre la composición botánica (Coughenor 1985). Un ejemplo de cómo las prácticas de manejo y el pastoreo se complementan son las alternativas que usan los productores para afrontar la estacionalidad de la producción. Por un lado, bajan la intensidad de pastoreo al reducir la demanda de forraje y por otro lado, amortiguan la capacidad de carga del sistema en los periodos críticos con el incremento de la oferta de forraje, al diferir algunas practicas de manejo o utilizar el potencial de producción de biomasa de otras áreas de la finca, como bancos de reserva, herbáceos y leñosos (Danckwerts *et al.* 1993).

En el manejo de sistemas pastoreados un aspecto primordial es mantener la constancia de la composición botánica y asegurar así la producción forrajera en el tiempo (Maraschin y Jacques 1993). En el enfoque ecológico las plantas del pastizal se estudian por sus relaciones en número, tipo y distribución, entre otras. Aunque ambos enfoques abordan varios aspectos de las plantas, pocas veces sus investigaciones coinciden con contribuciones al manejo de los pastizales (Mcivor 1993). En la siguiente sección (enfoque ecológico) se presentan los efectos biológicos del pastoreo sobre las plantas. Con ello se complementa el marco teórico presentado sobre la función del manejo y la intensidad del régimen de pastoreo sobre la vegetación del pastizal.

2.3 Relaciones entre el pastoreo y las plantas

De los efectos de los herbívoros sobre las plantas y de las plantas sobre los herbívoros se deducen relaciones de dependencia en un sistema pastoreado. En la dirección planta a herbívoro debe reconocerse las limitaciones del flujo de energía que regulan esa relación. Las principales limitaciones de la productividad primaria son la captura poco eficiente de energía solar y los factores abióticos que reducen la utilización de la energía solar (Begón *et al.* 1990). A su vez, la producción secundaria (crecimiento animal/área/tiempo), es limitada por la proporción de plantas que son consumidas por los herbívoros y por la baja eficiencia de conversión de la energía ingerida en crecimiento animal, lo que se asocia con el bajo valor nutritivo de la producción primaria (Van Soest 1982, Hart y Norton 1988).

En la dirección herbívoro a planta varios estudios han demostrado los efectos positivos del pastoreo sobre la productividad, tanto primaria (McNaughton 1979, 1984, 1997, Chapin *et al.* 1993, Adler y Lauenroth 2001), al mejorar los sucesos de reproducción y crecimiento (Archer y Smeins 1991), como secundaria (McNaughton 1979, 1984, 1997). Los efectos inducidos por la defoliación selectiva, pisoteo y pastoreo en general afectan la composición botánica del pastizal (Belsky 1986, Milchunas y Lauenroth 1993), llevando a cambios en la productividad primaria y secundaria y en esa forma orientando cambios en las funciones de los ecosistemas (Belsky 1986, Archer y Smeins 1991), por

ejemplo en la diversidad (Money 2000, Loreau *et al.* 2001). Sin embargo, hasta el momento, los hallazgos sobre estos temas no son inequívocos (Crawley 1983) y este marco teórico sigue siendo estudiado.

2.3.1 Los cambios en la composición botánica de los pastizales

En esta sección se presentan algunos factores que pueden cambiar la composición botánica, priorizando sobre los asociados a la defoliación selectiva y a la falta de adaptación al pastoreo en general. Los cambios florísticos inducidos por el pastoreo se han documentado para diversos tipos de pastizales (Noy-Meir *et al.* 1989, Diaz *et al.* 1992, Dott *et al.* 2003, Cingolani *et al.* 2005). Los cambios composicionales más comunes se presentan por la modificación de la competencia entre las plantas por la remoción de cantidades variables de área foliar y por diferentes tasas de crecimiento después de la defoliación. Además, la composición botánica puede alterarse cuando una intensidad particular, frecuencia, o estacionalidad del pastoreo cambia las ventajas de un grupo de especies frente a otro (Briske 1991).

Un enfoque para relacionar los cambios en la composición del pastizal es el reemplazo de especies sucesionales altas por otras de menor altura. El pastoreo reduce la competencia de las plantas altas e incrementa la abundancia de especies en estados sucesionales tempranos (subordinadas), e incluso el potencial para la invasión de especies (Belsky 1986). En un enfoque similar las plantas se clasifican por aumentar disminuir o invadir frente al pastoreo. El aumento o disminución de una especie depende de su tolerancia a la defoliación y de la tasa de consumo de cada especie frente a otras. Una baja cobertura vegetal, da espacio a las especies poco abundantes o a especies nuevas ‘invasoras’, anuales o perennes herbáceas o leñosas usualmente no deseadas en la producción animal porque desplazan las especies más palatables, son de bajo valor nutritivo o su producción es estacional (Dyksterhuis 1949, citado por Briske 1991).

Los enfoques anteriores son una síntesis de los efectos del pastoreo en las relaciones de competencia entre las plantas de un pastizal, los cuales son ampliamente reconocidos (Briske 1991; Archer y Smeins 1991). Además dichos enfoques se relacionan con las respuestas de resistencia y tolerancia de las plantas como las estrategias que les permite persistir frente al pastoreo (Díaz *et al.* 2002). Las plantas que soportan una alta tasa de herbivoría y aun persisten o incrementan bajo el pastoreo son tolerantes al pastoreo (Mauricio *et al.* 1997 y Strauss y Agrawal 2000), dicha estrategia es distinta de la resistencia al pastoreo, la cual está asociada a la presencia de rasgos morfológicos o químicos que previenen o limitan el consumo (Feeny 1976, Coley *et al.* 1985, Rosenthal y Kotanen 1994).

Los principales mecanismos fisiológicos relacionados con la tolerancia a la herbivoría incluyen incremento de la tasa fotosintética después de la remoción de tejidos, reubicación temporal de fotosintatos entre rebrotes y raíces, y uso de de carbohidratos de reserva (Briske y Richards 1994). Estos mecanismos han sido estudiados en especies presentes en pastizales que tienen diferentes grados de tolerancia a la herbivoría. Richards (1984) comparó la respuesta de *Agropyron cristatum* y *A. spicatum* al pastoreo y atribuyó a *A. cristatum* mayor tolerancia a la defoliación por reubicación temporal de fotosintatos del crecimiento de la raíz al crecimiento de los rebrotes. *Agropyron cristatum* tuvo 50% menor crecimiento de la raíz durante el período de recuperación del pastoreo comparado con *A. spicatum*.

Otro factor importante en las relaciones de competencia de las plantas es el manejo de la selectividad animal. La defoliación dirigida a las plantas más palatables (preferidas por los animales) genera una respuesta en el pastizal que dará lugar a plantas con estrategias de resistencia o tolerancia al pastoreo (Anderson y Schacht 2001). La selectividad permite optimizar la calidad de la dieta (Quirk 2000) y orientar el manejo de la frecuencia, la intensidad y la estacionalidad del pastoreo (Stuth 1991). La selectividad difiere entre las estaciones climáticas, las especies animales, la raza y la edad (Quirk y Stuth 1995). En pastizales naturales o seminaturales de alta riqueza florística la selectividad animal direcciona la composición botánica tanto a nivel funcional, como de parches o micrositios (Senft *et al.* 1987).

La estacionalidad del pastoreo, en relación con el desarrollo fenológico tiene un rol importante en la competencia entre las plantas. Especies pastoreadas continuamente están en desventaja, en comparación con las especies presentes sólo durante cortos periodos. Los cambios en la composición con incremento de especies anuales o perennes de ciclo corto, bajan la eficiencia fotosintética por el poco tiempo durante el cual las plantas y sus tejidos de asimilación están presentes (Briske 1991). Además, dichas especies por su carácter invasor bajan la productividad por su efecto negativo en las propiedades hidrológicas y la erosión del suelo (Thurow 1991).

2.3.2 Los cambios en la composición botánica direccionan cambios en la productividad

Los cambios en la composición botánica que están asociados a una respuesta de tolerancia o que son estimulados por el pastoreo son positivos para la productividad primaria y secundaria. Dichos cambios alteran la cantidad y/o calidad de la producción vegetal, por la modificación de la cantidad y los patrones de flujo de energía a través del ecosistema (McNaughton 1979, 1984, 1997, Belsky 1986, Hart y Norton 1988, Archer y Smeins 1991, Briske 1991).

La tolerancia a la herbivoría implica factores intrínsecos y extrínsecos. Entre los factores intrínsecos la tasa de crecimiento es el más importante (Herms y Mattson 1992, Westoby 1998). Entre los factores extrínsecos la influencia de la disponibilidad de recursos para desarrollar y mantener el rebrote es altamente favorable (Herms y Mattson 1992, Chapin *et al.* 1993). Para mantener tasas de crecimiento altas, las plantas necesitan sostener tasas altas de captura de recursos del ambiente, lo cual es conseguido con alta capacidad para la fotosíntesis y la absorción de nutrientes por gramo de tejido, para ello también es necesario altas concentraciones de nitrógeno en las hojas (Chapin *et al.* 1993). Estas características usualmente incrementan la calidad de las plantas y su selectividad por los herbívoros (Westoby 1998). Lo anterior representa un proceso de retroalimentación positiva entre el pastoreo y la calidad de las plantas (McNaughton 1979, 1984, 1997 y Adler y Lauenroth 2001).

Sin embargo algunos hallazgos hasta el momento son contradictorios. Anderson y Briske (1995) asociaron las especies preferidas por los herbívoros con menor biomasa en comparación con las especies rechazadas. Por su parte Bullock *et al.* (2001) encontraron que las especies preferidas presentaron mayor biomasa que las no preferidas. Entender el papel de la tolerancia a la herbivoría sobre la productividad del pastizal es un tema complejo, que necesita ser más investigado en el contexto de los pastizales manejados y de la selectividad animal.

Para aplicar los conceptos sobre las respuestas de las plantas a la herbivoría en el ámbito de las pastizales antropogénicos es primordial conocer cuáles son los factores abióticos o ambientales y las prácticas de manejo del sistema que estimulan las respuestas de resistencia y tolerancia de las plantas al pastoreo. Varias investigaciones coinciden en que la disponibilidad de recursos de lugar (principalmente nutrientes del suelo y agua) y la intensidad de la herbivoría son los factores más determinantes (Coley *et al.* 1985, Herms y Mattson 1992, Berendse y Elberse 1990, Grubb 1992). El conocimiento de la relación entre la intensidad de pastoreo, la disponibilidad de recursos y las estrategias de respuesta de las plantas al pastoreo permiten predecir cambios en la vegetación y el valor forrajero de los pastizales (Cruz y Boval 2000).

2.3.3 Generalidades sobre efectos del pastoreo en los procesos del ecosistema

El pastoreo tiene efectos directos sobre las plantas, e indirectos sobre los procesos del ecosistema (Archer y Smeins 1991). Los efectos directos están asociados con alteraciones en la fisiología y morfología de las plantas (respuestas de resistencia y tolerancia) (Briske 1991, Briske y Richards 1994). Los efectos indirectos se relacionan con la alteración del microclima, las propiedades del suelo y la competencia entre las plantas (Hobbs y Gimingham 1984, Walker 1985, Thurow 1991 y McNaughton 1997). En la escala temporal, el pastoreo modifica la dinámica poblacional de la vegetación (Belsky 1986, Coley y Barone 1996), de esa forma altera la estructura y las funciones de los

pastizales. Entre los efectos del pastoreo a nivel de los ecosistemas Archer y Smeins (1991) citaron: i) alteración del flujo de energía a la cadena de descomposición, ii) modificación del microclima, iii), alteración de caracteres edáficos, físicos e hidrológicos del suelo y iv) variación en las relaciones de competencia entre las plantas.

En plantas terrestres, una parte considerable del marco teórico sobre la dinámica poblacional de la vegetación se ha centrado en el rol de la competencia entre las plantas (Keddy *et al.* 2002). Por sus requerimientos particulares las especies pueden ocupar distintos nichos en un pastizal; el pastoreo aporta a esa diferenciación de nicho, por el consumo diferencial de plantas con diferentes niveles de susceptibilidad a la defoliación y el pisoteo. Por ello interfiere con la abundancia de las especies y su diversidad. Ciertas intensidades de pastoreo incrementan la diversidad de las especies, por la reducción de la capacidad competitiva de las dominantes para excluir otras especies; además el pastoreo favorece la creación de nichos que pueden ocupar nuevas especies (Archer y Smeins 1991). El efecto del pastoreo sobre la diversidad también depende de la historia evolutiva del sitio y del régimen climático (Milchunas y Lauenroth 1993).

El crecimiento de cada especie en una comunidad es limitado por una combinación de diferentes factores ambientales. Las fluctuaciones climáticas causan la aparición de especies que individualmente varían su producción de año a año. Sin embargo la producción de la comunidad completa puede ser menos variable porque años favorables para el crecimiento de unas especies causan un descenso compensatorio en el crecimiento de otras (Collins 1987, Leps *et al.* 2001). Por lo tanto los cambios en la tasa de crecimiento relativa y las abundancias de las especies que coexisten en el pastizal tienden a estabilizar la producción primaria (Walker 1993).

Pastizales de regiones áridas y semiáridas de África y Australia por presiones altas de pastoreo aumentaron las frecuencias relativas de especies anuales y de algunas perennes impalatables, a veces exóticas. Algunas de esas especies perennes fueron dominantes durante los cuatro años del estudio (Walker 1993). Similares alteraciones composicionales ante presiones de pastoreo altas se han documentado en diferentes tipos de pastizales y condiciones climáticas (Sala *et al.* 1986, Bishop *et al.* 1993, Danckwerts *et al.* 1993). Estos antecedentes muestran que hace falta un buen conocimiento de cómo regular el pastoreo en los pastizales seminaturales manejados, de tal manera que la recuperación de la vegetación defoliada sea rápida y se limiten así las oportunidades de emergencia y establecimiento a especies usualmente no consumidas y a especies invasoras en general (Ash *et al.* 1997).

En pastizales del trópico subhúmedo es mayor el potencial invasor de algunas especies cuando se presenta sobrepastoreo; debido a que ante situaciones de déficit hídrico, las tasas de rebrote y

recuperación de estructuras fotosintéticas de las especies más preferidas son menores que las de las especies invasoras ante el déficit hídrico (Milchunas *et al.* 1988, Sarmiento, 1992, Taiton 1993). Algunas investigaciones sugieren que la corta historia evolutiva del pastoreo en el trópico y subtrópico americano es otra causa del potencial invasor de algunas especies (Milchunas *et al.* 1988, Sarmiento 1992, McNaughton 1992). En pastizales de zonas de clima subhúmedo con un período seco definido, en donde no se ajustan las presiones de pastoreo al déficit forrajero, la casi eliminación de la vegetación durante el final de la época seca conlleva a un alto riesgo de invasión de especies durante las primeras lluvias. En cambio en climas húmedos el mayor riesgo para la invasión está representado en la alta diversidad de especies con potencial invasor y su disponibilidad de semillas (Staver 2001).

Las hierbas anuales son las principales especies invasoras que emergen con las primeras lluvias, algunas son consumidas y no son un problema productivo, más bien, diversifican la dieta animal (Provenza 1996). Sin embargo, especies anuales no palatables sí son un problema cuando se carece de manejo para reducir las y evitar que depositen sus reservas (generalmente semillas) en el suelo. Pero, aún en sistemas pastoreados, manejados para que la composición persista en el tiempo, es común que ciertas especies poco palatables aparezcan. En esos casos, para mantener el valor forrajero del pastizal es necesario que la abundancia relativa de dichas especies no altere drásticamente la producción forrajera de las especies dominantes (Kelly y Popay 1985).

En sistemas pastoreados las plantas que son poco palatables o menos seleccionadas y cuyas proporciones alertan por la pérdida de la productividad forrajera son controladas con métodos físicos, químicos o mixtos (Vitelli 2000). Pero algunas de estas especies invasoras, aún las no palatables, pueden proveer beneficios tales como fijación de nitrógeno y la sombra, entre otros (Grice 1998). Grice y Campbell (2000) sugirieron considerar los criterios de abundancia y distribución de dichas especies antes de realizar prácticas drásticas y costosas para su control.

2.4 Rasgos funcionales de las plantas un enfoque novedoso en la investigación

Una forma de entender las relaciones de las plantas y la variabilidad ambiental y de manejo en un sistema pastoreado es el conocimiento de sus estrategias de respuesta al pastoreo (Diaz *et al.* 2002). La respuesta de una planta al pastoreo se ha definido sobre sus atributos morfológicos y fisiológicos, asociados con la resistencia o la tolerancia al pastoreo (Briske 1996, Hendon y Briske 1997). Ese tipo de atributo de la planta se ha denominado rasgo funcional de respuesta al pastoreo (Díaz *et al.* 2002). Los PFT son cualquier atributo con influencia significativa en el establecimiento, supervivencia y capacidad de las plantas de adquirir y usar los recursos (Reich *et al.* 2003). Permiten encontrar diferencias en la función de las plantas y predecir sus respuestas a diferentes disturbios y gradientes ambientales (Keddy 1992, Lavorel *et al.* 1997, Westoby 1998, Weiher *et al.* 1999).

Varios autores proponen el uso de los PFT como una herramienta para llenar el vacío del conocimiento entre los estudios a nivel de especies y los problemas a escala de paisaje (Keddy, 1992, Lavorel *et al.* 1997, Westoby 1998, Weiher *et al.* 1999). Los PFT son útiles en la planificación y el manejo de ecosistemas a escala regional porque permiten predecir las respuestas de las plantas al impacto de diferentes disturbios. El énfasis de las investigaciones actuales con los PFT es sus análisis detallados y su relación con la respuesta a factores ambientales como agua, nutrientes, sombra, entre otros (Cornelissen *et al.* 2003).

Con el auge de los PFT se avanzó a una clasificación funcional de las plantas, con base en sus rasgos funcionales, denominada tipos funcionales. Los tipos funcionales son los grupos de especies de plantas que tienen funciones similares a nivel de organismo, respuestas similares al ambiente, así como efectos similares en el ecosistema que habitan (Gitay *et al.* 1999). Estos son usados en estudios experimentales para predecir los efectos del cambio antropogénico en el clima, en el uso del suelo, entre otros. El reconocimiento de las estrategias de respuesta de los diferentes organismos productores de un ecosistema permite predecir efectos sobre las propiedades del mismo (Chapin 1980, Grime *et al.* 1997, Reich *et al.* 1997). De esta manera las revisiones conceptuales sobre grupos de rasgos funcionales se conectaron con las teorías ecológicas de cambio global y los modelos de predicción de las funciones de los ecosistemas (Ackerly 2003).

El Cuadro 1, resume las respuestas de las plantas y de algunos de sus rasgos funcionales más comunes frente a la disponibilidad de recursos del suelo, los regímenes de disturbio, las relaciones de competencia y los mecanismos de respuesta a la herbivoría. Los PFT listados son una síntesis de ‘rasgos sustitutos’ (‘soft traits’), dado que no representan estrictamente una función de la planta, sino que son características de relativa facilidad de medición u observación y que están estrechamente relacionadas con algún aspecto funcional, fisiológico o ecológico.

Algunos usos de los PFT son el monitoreo de la estructura y función de los ecosistemas, la evaluación de impactos ecológicos y la determinación de recomendaciones de manejo. Por ejemplo el uso de pasturas perennes en la pampa Argentina, ha sido recomendado debido a que los estudios de sus rasgos funcionales han mostrado que la vegetación de esos sistemas tolera bien el pastoreo y contribuye tanto al mantenimiento de las características físicas y funcionales del suelo, como a la retención de agua. Aplicaciones como éstas son relevantes para organismos y entes dedicados a la gestión y el manejo del uso de la tierra a nivel regional, así como para planificar prácticas a nivel local. Los PFTs como indicadores del cambio de la vegetación frente a aspectos de manejo y ambientales, pueden ser usados por planificadores de uso del suelo que no poseen conocimientos taxonómicos profundos de la flora de una región (Díaz *et al.* 2002).

Cuadro 1. Asociación entre algunos rasgos funcionales de las plantas y distintas condiciones ambientales o de disturbio a nivel de ecosistema.

Rasgos funcionales de las plantas	Respuestas a los recursos del suelo ¹	Respuestas al régimen de disturbio ²	Habilidad competitiva ³	Mecanismos de defensa o protección ⁴
En la planta completa:				
Forma de crecimiento	x	x	x	x
Forma de vida	x	x	x	
Altura de la planta	x	x	x	x
Clonalidad	x		x	
Espinosidad			x	x
En la hoja:				
Área específica	x		x	x
Tamaño de la hoja	x		x	x
Contenido de materia	x	x		x
Concentración de N y P	x		x	x
Longevidad	x	x	x	x
Fenología		x	x	
En el tallo:				
Densidad específica		x		x
En la raíz (bajo el suelo):				
Longitud específica	x		x	x
Profundidad de raíces	x	x	x	

Fuente: adaptado de Cornelissen *et al.* (2003).

¹ Respuesta a los recursos del suelo: Incluye agua y disponibilidad de nutrientes.

² Respuesta al régimen de disturbio: Perturbaciones que destruyen la mayoría de la biomasa de las plantas.

³ Habilidad competitiva: Capacidad de utilizar los recursos a tasas mayores que otras especies presentes.

⁴ Mecanismos de defensa o protección: Adaptaciones y estructuras morfológicas de defensa ante los disturbios.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

La investigación se realizó en el municipio de Muy Muy, al sur del departamento de Matagalpa, Nicaragua (12° 50' a 12° 40' latitud Norte; 85° 45' a 85° 30' longitud Oeste); 220 a 780 m.s.n.m; ésta es una de las zonas piloto del proyecto *Desarrollo participativo de alternativas de uso sostenible de la tierra para pasturas degradadas en Centroamérica* CATIE-NORAD (Figura 1). La temperatura y la precipitación anual promedio (en el período 1988 a 2002) fueron 25 °C y 1.576 mm respectivamente. Entre los años 1970 y 2000 la estación lluviosa se concentró entre mayo y octubre con el 83% de la precipitación anual total, cuyas variaciones fueron desde 1300 hasta 2300 mm. De acuerdo con la clasificación ecológica de zonas de vida de Holdridge, la región es Bosque subhúmedo Tropical de transición entre la zona seca y la zona húmeda (Holdridge 2000).

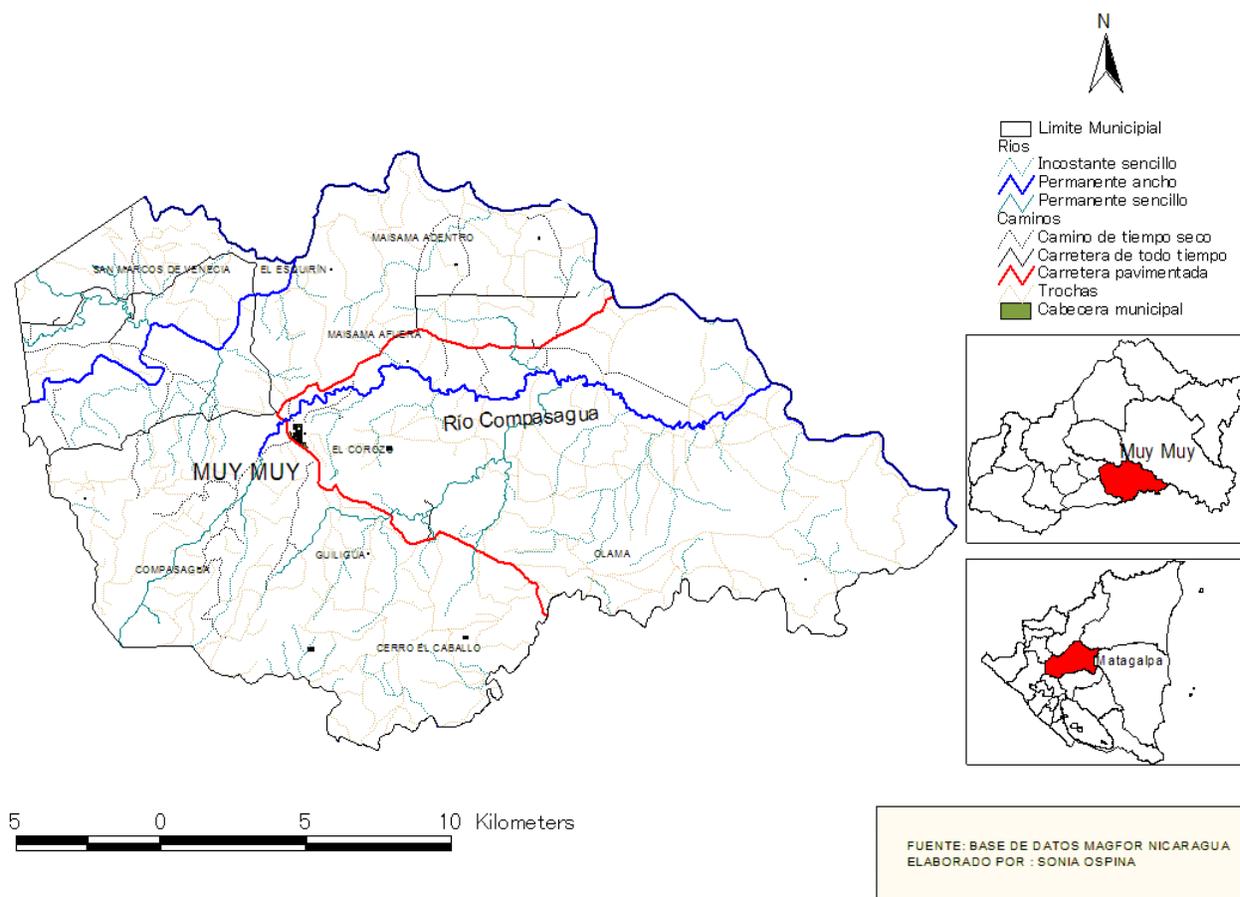


Figura 1. Mapa de ubicación del municipio de Muy Muy, departamento de Matagalpa, Nicaragua.

Muy Muy presenta 5% de cobertura boscosa; en contraste, el 53% del área son pasturas o pastizales seminaturales, pastoreados principalmente por ganado de doble propósito de índices zootécnicos bajos. El 52% de los hatos tienen 6 a 10 potreros y 38% de éstos son de 3 a 6 hectáreas. La carga animal promedio para el municipio fue estimada en 1.08 UAha⁻¹. Aunque el tamaño pequeño de los potreros responde a un proceso de intensificación del uso, que incluye entre otras prácticas el manejo de períodos de descanso. En la época seca la escasez de agua para abrevar el ganado limita las rotaciones, y además pocos productores ajustan la carga animal al déficit forrajero (CATIE-NORAD 2002).

Las estimación de la tasa anual de renovación de pastizales seminaturales o pasturas sembradas es 4.8% menor que la tasa anual de degradación, cuando ésta se estima con base en la reducción o pérdida de productividad. Por lo tanto, los métodos de renovación son insuficientes para compensar la pérdida del valor forrajero que se presenta con los sistemas de manejo actuales (CATIE-NORAD 2002). El presente estudio se concentró en la franja altitudinal 200-400 m.s.n.m del municipio, que es el área de

mayor concentración de la ganadería local, representada en su mayor parte por planicies de pendientes intermedias y en menor proporción por planicies de inundación o vegas del Río Grande de Matagalpa.

Las planicies intermedias están cubiertas por tobas estratificadas del Terciario, en su mayoría impermeables, lo que explica los problemas de baja infiltración en la estación lluviosa. Los suelos que se han formado a partir de estos materiales, en áreas poco inclinadas son moderadamente profundos, franco arcillosos a arcillosos, de colores oscuros en el horizonte superficial y grisáceo-oscuro en los horizontes inferiores, frecuentemente son mal estructurados y tienen un drenaje impedido. En la estación seca, estos suelos se agrietan, lo que indica la presencia de vertisoles. En las áreas de más pendientes se encuentran suelos poco profundos, franco arcillosos con colores dominantes pardos, asociados con un mejor drenaje. En todos los suelos el pH es ligeramente ácido a neutro (6 a 7), con alta saturación de cationes y bajo contenido de fósforo (Anexo 1) (CATIE-NORAD 2002).

Las planicies de inundación del Río Grande de Matagalpa, presentan vegas hasta de 700 metros de ancho donde han sido depositados sedimentos de textura variable. Los depósitos más recientes se deben al paso del huracán Mitch en noviembre de 1998. Los suelos son generalmente Inceptisoles, aunque en los lugares donde fueron depositados pocos sedimentos también se pueden encontrar Mollisoles. La fertilidad de las vegas ha sido valorada como media a alta, y es de esperar que después de las inundaciones y los depósitos producidos como consecuencia del huracán, la fertilidad del suelo sea todavía más alta. Los análisis químicos demostraron que en estos suelos los contenidos de fósforo y potasio son mayores que en el resto del municipio. Esta alta fertilidad, junto con el buen desarrollo estructural, la alta porosidad y la textura media a moderadamente fina hacen de estos suelos los más fértiles de Muy Muy (Anexo 1) (CATIE-NORAD 2002).

3.2 Diseño del muestreo

Para evaluar el efecto del régimen de manejo del pastoreo y de las condiciones de fertilidad del sitio sobre la composición de la vegetación herbácea y arbustiva de pastizales seminaturales en el área de estudio, se compararon pastizales de dos condiciones edáficas de fertilidad que se conocían previamente eran contrastantes: planicies intermedias (baja fertilidad) y vegas del río (alta fertilidad) y dos formas de manejo del pastoreo: ganado en producción lechera y ganado horro. Estas divisiones en el manejo del ganado son los dos principales grupos de pastoreo en que los productores de la zona manejan su hato.

El ganado en producción (vacas lactantes con ternero) se maneja en potreros de fácil acceso, cercanos a las instalaciones de la finca o cerca de lugares de tránsito frecuente de los productores, quienes indicaron esta estrategia les permite observar la recuperación de la vegetación del potrero, el estado de

las cercas o postes, entre otros. El ganado horro, abarca el resto de los animales, incluyendo vacas secas y vaquillas, y se manejan en los potreros más grandes, distantes de las instalaciones, donde los productores consideran la producción de biomasa forrajera es menor que en otros de sus potreros. Aparte del ganado horro, los productores mantienen un número variable de equinos cuyo manejo es variable.

Un factor contrastante entre las planicies intermedias y las vegas del río es la producción de biomasa en pie por unidad de área. Durante parte de la estación seca (marzo-mayo) del año 2004, en las vegas del río la producción promedio fue de 5144 kg de materia seca/ha, mientras que en las planicies intermedias el promedio fue de 2306 kg de materia seca/ha (CATIE-NORAD 2004, datos sin publicar).

Las combinaciones de la condición de fertilidad y del manejo resultaron en tres tipos de pastizales: i) con ganado en producción en planicies intermedias, ii) con ganado en producción en las vegas del río y iii) con ganado horro en planicies intermedias. De acuerdo con información preliminar obtenida de los productores, los pastizales con ganado en producción en planicies intermedias (en adelante tratamiento leche) presentaron una carga instantánea de 0.7-0.9 UAha⁻¹, rango estimado por lo menos para los últimos 2 años. Éstos potreros cubren en total 60 hectáreas (potreros de 2-14 ha). En los pastizales con ganado en producción en vegas del río (en adelante tratamiento vega) la carga instantánea estimada para los últimos 3 años fue de 1.2-1.7 UAha⁻¹, estos potreros suman un total 31 hectáreas (potreros de 2-7 ha); mientras que en los pastizales con ganado horro en planicies intermedias (en adelante tratamiento horro) la carga fue estimada en 0.5-0.8 UAha⁻¹, para los últimos 2 años y abarcan 99 hectáreas (potreros de 3-26 ha).

Para seleccionar los sitios de muestreo (repeticiones) de los pastizales de las planicies intermedias se sistematizó en una matriz de apoyo a la toma de decisiones, información sobre el manejo del pastoreo, además de criterios subjetivos sobre la aptitud de colaboración de los productores y aspectos logísticos de las facilidades de acceso. Fueron preseleccionados 33 potreros, pero ese número se redujo a 24 con la verificación de información a través de visitas de campo (Cuadro 2). La selección de los pastizales en la vega del río fue limitada por el área mínima que representan esos sitios y los pocos pastizales presentes. Por ello la selección de esos sitios de muestreo, puede considerarse deliberada, además no se tomó en cuenta la matriz de apoyo para la toma de decisiones. Finalmente los potreros seleccionados (8 de cada tipo de pastizal) recibieron un seguimiento mensual sobre la consistencia del régimen de manejo, como un indicador de la calidad de la información brindada por los productores para la selección de los pastizales.

3.2.1 Muestreo de la composición botánica de la vegetación

El método de muestreo de la composición de la vegetación se basó en transectas lineales de 50 m distribuidas de forma aleatoria en el potrero y orientadas con dirección al norte. Las coordenadas de inicio de cada transecta se generaron a partir de las coordenadas geográficas de los límites de cada potrero, utilizando la función ‘aleatorio entre’ de Excel. Los valores de las coordenadas generados se grabaron en un Sistema de Posición Geográfica (GPS, por sus siglas en inglés) y a través de la función ‘Go to’ se buscaba su ubicación en el área del potrero. Finalmente en el punto de inicio de cada transecta, utilizando una brújula de precisión se definía la dirección. Cuando el norte excedió los límites del potrero, se usaron las direcciones sur, este u oeste como opciones alternativas.

Los puntos de observación a lo largo de la transecta se determinaron con una pieza de madera (1 m de longitud) con otra pieza de igual longitud superpuesta de forma perpendicular, formando una cruz (Figura 2). La cruz se ubicó a intervalos de 1.5 m sobre una cinta métrica que definía la longitud de la transecta. Las especies herbáceas o arbustivas registradas fueron aquellas que interceptaron con cualquiera de sus segmentos aéreos (hoja, rama, tallo) la proyección vertical del punto central de cualquiera de los cuatro extremos de la cruz. Ante la ausencia de vegetación en cualquier punto, se registró el individuo más próximo. De esa forma se obtuvieron cuatro registros/m en cada transecta. En potreros con áreas menores de 7 ha se realizaron 10 transectas (cinco en época seca y cinco en época de lluvias); cuando las áreas fueron mayores, se realizaron 20 transectas (10 en época seca y 10 en época de lluvias). Los muestreos se realizaron antes de la entrada de los animales al potrero o durante el inicio del ciclo de pastoreo, entre los meses de marzo y agosto de 2004.



Figura 2. Pieza en forma de cruz utilizada para muestrear vegetación herbácea y arbustiva ($DAP \leq 8$ cm) en los pastizales de Muy Muy, Nicaragua.

Cuadro 2. Datos básicos del manejo del pastoreo en los sitios muestreados en este estudio. Muy Muy, Nicaragua.

Tipos de pastizal o tratamientos	ID	Área (ha)	Número de animales por grupo de pastoreo	Días de ocupación en época seca	Días de descanso en época seca	Días de ocupación en época de lluvias	Días de descanso en época de lluvias	Número de Chapias al año
Horro	1	5.1	89	6	15	10	30	2
	2	3.1	173	1	22	2	22	2
	3	11.4	57	12	8	8	8	2
	4	15.0	48	15	12	16	18	2
	5	7.4	73	8	10	15	20	3
	6	8.3	48	10	12	12	12	2
	7	21.6	71	180	0	180	0	2
	8	26.8	125	15	30	38	3	2
Leche	1	8.6	22	15	15	8	22	2
	2	7.9	23	8	20	8	24	2
	3	14.1	20	7	15	8	8	2
	4	6.2	24	8	15	10	15	2
	5	13.0	15	15	60	30	90	2
	6	4.6	30	8	8	10	15	2
	7	2.0	23	60	60	12	60	2
	8	3.7	76	1	22	2	22	3
Vega	1	2.0	23	8	21	15	40	2
	2	2.6	11	8	15	8	15	6
	3	2.3	24	3	15	10	8	2
	4	3.5	23	10	15	18	10	3
	5	3.5	23	10	15	18	10	3
	6	4.6	25	3	20	8	12	3
	7	4.2	76	1	22	2	22	3
	8	7.9	25	15	15	16	15	3

3.2.2 Fuentes de variación ambiental

Siete variables de tipo ambiental o de manejo del pastoreo fueron consideradas fuentes de variación determinantes de la composición florística de los potreros: área, número de chapias al año, cobertura arbórea, carga animal, días de ocupación anual, presencia de aguadero y área anegada durante la estación lluviosa. Los datos se obtuvieron por medio de mediciones a campo o a través de encuestas. El área del potrero fue medida a campo con un GPS, realizando el recorrido completo por los límites de cada potrero. El porcentaje de encharcamiento en la época lluviosa se estimó como la sumatoria de las áreas de las zonas del potrero donde la vegetación se mantuvo saturada con agua durante dos semanas en el segundo mes de la estación lluviosa. El número de chapias promedio anual, la presencia de aguadero, la carga animal por unidad de área y los días de ocupación anual se obtuvieron con una encuesta a los productores y administradores de las fincas. El porcentaje de cobertura arbórea del potrero se obtuvo del inventario total del componente leñoso presente en los potreros estudiados (Ospina y Velásquez 2004, datos sin publicar).

3.2.3 Medición de rasgos funcionales de las plantas

Las características morfológicas y de historia de vida (life history) de las especies se midieron u observaron en las especies que representaron en total aproximadamente 80% de la cobertura específica relativa en cada tipo de pastizal. Según Cornelissen *et al.* (2003) dicha proporción da una buena representación del ecosistema o comunidad de plantas y provee información suficiente para llevar los valores de los PFT a nivel de la comunidad estudiada. Las mediciones fueron hechas en rametos, lo que en plantas clonales usualmente consiste de un rebrote, una raíz y un rizoma o estolón asociado (Wikberg y Svensson 2003), o en individuos de cada especie, espaciados entre ellos (>50 m) y seleccionados en forma aleatoria en plantas sanas, adultas, no defoliadas y expuestas a la luz solar.

El método de muestreo y las categorías de asignación de los rasgos funcionales se basaron en los protocolos presentados por Raunkiaer (1934), Sculthorpe (1967), Kleyer (1995) y Cornelissen *et al.* (2003). Para las determinaciones de los órganos de crecimiento clonal se siguió el protocolo de Klimes y Klimesova (2004). Los Cuadros 3 y 4 presentan las categorías, las unidades de medición y las fuentes de consulta de cada uno de los rasgos funcionales medidos en este estudio.

Cuadro 3. Rasgos funcionales de las plantas herbáceas y arbustivas evaluados en pastizales de Muy Muy, Nicaragua.

Planta Completa	Hoja	Tallo
Forma de crecimiento: (1) Rastrera (césped) Almohadón (cojín) < 0.5 m Mata gramínea Hierba alta (hoja abajo y arriba) Hierba alta erecta (hoja al centro) Arbusto enano < 0.8 m Arbusto Árbol Suculenta	Tipo de pubescencia: <ul style="list-style-type: none"> ▪ Densa ▪ Rala ▪ Glabra ▪ Aguijoneada ▪ Larga ▪ Corta 	Diámetro del tallo: (mm) Número de espinas: conteo Longitud de la espina: (mm) Tipo de espinas <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dura recta ▪ Dura gancho ▪ Blanda recta ▪ Blanda gancho
Distribución de la hoja en el tallo: (2) Rosetas sobre el suelo Semiroseta Hojas distribuidas en el tallo Tallo poco foliado Hojas concentradas como una roseta en la parte superior Sin hojas en el tallo	Número de espinas: conteo Longitud de la espina: (mm) Tipo de espina <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dura recta ▪ Dura gancho ▪ Blanda recta ▪ Blanda gancho 	Rama-Flor y Fruto Número de espinas: conteo Longitud de la espina: (mm) Tipo de espinas <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dura recta ▪ Dura gancho ▪ Blanda recta ▪ Blanda gancho
Forma de crecimiento del tallo: (3) Liana Tallo erecto Tallo ascendente a postrado Tallo postrado	Tipo de borde: <ul style="list-style-type: none"> ▪ Cortante ▪ Liso 	
Forma de vida: (4) Fanerofita Camefita Hemcriptofita Geofita Terofita	Químico cualitativo: <ul style="list-style-type: none"> • Presencia de látex • Sabor amargo • Sabor aromático • Sin sabor • Sabor ácido 	
Altura del canopeo: (cm)	Área foliar específica: mm ² / mg	
Altura de la dispersión: (cm)	Tamaño de una hoja: mm ²	
Altura total: (cm)	Peso seco de una hoja: mg	

Fuentes: 1 Cornelissen *et al.* (2003). 2 Kleyer (1995). 3 Kleyer (1995) y Sculthorpe (1967). 4 Raunkiaer (1934)

Cuadro 4. Tipos de órganos de crecimiento clonal, usados como referente para evaluar la vegetación herbácea y arbustiva en pastizales de Muy Muy, Nicaragua.

Crecimiento clonal	Posición de órganos de crecimiento clonal en relación con la superficie del suelo	Origen de los órganos de crecimiento clonal	Tipos de órganos de crecimiento clonal	
Plantas presentes	Sobre la superficie del suelo	Tallo	Tallos horizontales arraigados	
			Yemas desprendibles en el invierno compuestas por un intrincado arreglo de hojas	
			Bulbos y tubérculos sobre los tallos	
			Vástagos vegetativos con inflorescencia	
			Fragmentos	
	Bajo la superficie del suelo	Raíz	Yemas de rebrote sobre el tallo aéreo	
			Tubérculos sobre la raíz	
			Hoja	Yemas sobre hojas
	Bajo la superficie del suelo	Tallo	Tallos	Epígeos Hipógeos
			Tubérculos partidos	
Tubérculos				
Raíz		Bulbos		
		Raíces partidas		
		Yemas adventicias		
Plantas ausentes, yemas de renovación presentes	Arriba y debajo de la superficie del suelo	-	Tubérculos hijos en el extremo distal de un tallo sobre la superficie del suelo	

Fuente: Klimes y Klimesova (2004).

En la planta completa se evaluaron directamente en campo: la forma de crecimiento, la forma de vida, la forma de crecimiento del tallo y la distribución de las hojas en el tallo. La altura del canopeo y altura de la dispersión de los propágulos (semillas o diásporas) se evaluaron considerando el valor promedio en el que se presentaba la mayor concentración de biomasa aérea del individuo y la mayor concentración de unidades de dispersión, respectivamente. La altura total se registró hasta el extremo superior del canopeo, sin estirar las estructuras vegetales y sin considerar ramas sobresalientes. Los rasgos evaluados en la planta completa se muestrearon en 20 individuos de cada especie, con excepción de los órganos de crecimiento clonal que se muestrearon en 10 individuos por especie.

Para los rasgos foliares evaluados se consideraron al menos tres hojas (subréplicas) de al menos siete individuos (réplicas) de cada especie. El porcentaje de materia seca de la hoja fue calculado sobre la base de la materia fresca (1 - materia seca / materia fresca). Para la determinación del tamaño foliar y del área foliar específica se usaron 20 hojas (dos hojas en 10 individuos de cada especie), con pecíolos, raquis y nervaduras y completamente expuestas a la luz solar. El área foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés) se calculó como área foliar en mm² con relación al peso seco en mg⁻¹. Para este análisis las hojas recolectadas en el campo se guardaron en papel húmedo y dentro de bolsas plásticas cerradas y luego en cajas frías (4-5°C), donde se mantuvieron hasta su pesaje y escaneado en un escáner manual. Luego de las mediciones las muestras se secaron a 60 °C por 72 horas o hasta peso

constante; y luego se pesaron en una balanza electrónica (Ocony H.D 0.01 mg). Para el cálculo del área foliar de cada hoja se utilizó el programa de análisis de imágenes Scion Imaging 4.02 (National Institute of Health, USA) http://www.scioncorp.com/frames/fr_scion_products.htm.

Otros rasgos funcionales foliares evaluados en el campo fueron el borde de la hoja, el tipo de pubescencia presente en cualquiera de las estructuras foliares (pecíolos, haz y envés foliar) utilizando una lupa (10X) y el rasgo funcional denominado químico cualitativo cuyo objetivo fue identificar de forma preliminar especies que presentaban hojas con características organolépticas que puedan hacerlas más o menos palatables para los bovinos. Este último rasgo se evaluó por degustación y apreciación directa del sabor y olor de un trozo pequeño de hoja durante 30 segundos. Con las plantas que presentaban látex no se realizó este análisis.

El diámetro del tallo de las especies herbáceas (excepto las poáceas) y arbustivas se evaluó directamente en el campo usando un calibrador-vernier (0.1 mm). La espinosidad se midió en el tallo, ramas, hoja, flor y fruto. El número de espinas en el caso del tallo y las ramas se evaluó en una porción de 10 cm del órgano; mientras que en hoja, flor y fruto el número de espinas se evaluó sobre el órgano completo. La longitud de las espinas se midió con un calibrador-vernier (0.1 mm). El tipo de espina fue un rasgo categórico que se asignó por observación, las categorías usadas se presentan en el Cuadro 3.

3.3 Análisis de los datos

3.3.1 Descripción general de la vegetación herbácea y arbustiva

Se realizó el montaje de las muestras botánicas de las especies herbáceas y arbustivas encontradas en los pastizales. Se enviaron duplicados para su clasificación taxonómica al Herbario Nacional de Nicaragua. Para su conservación y referencia posterior, se entregó un duplicado a la Colección de especies comunes en potreros de Muy Muy, del proyecto *Desarrollo participativo de alternativas de uso sostenible de la tierra para pasturas degradadas en Centroamérica* (CATIE-NORAD). Con la identificación taxonómica de las especies se consultaron sus rangos de distribución geográfica y climática en las bases de datos de las Floras de Nicaragua, del Missouri Botanical Garden y de Costa Rica (INBIO). Además se usaron otros materiales bibliográficos como Croat (1978), Marbberley (1987), Cordero y Boshier (2003) y Skerman y Riveros (1992), para verificar la distribución geográfica de géneros y especies. Con base en la información disponible de la distribución geográfica de las

especies, estas se clasificaron como especies nativas² y especies exóticas³ y se comparó la distribución de sus abundancias relativas en los tres tipos de pastizales estudiados.

3.3.2 Organización de los datos

Se evaluó la normalidad de las variables (prueba de ShapiroWilks, $P \leq 0.05$) y en los casos necesarios se transformaron a una escala logarítmica. Las variables ambientales porcentaje de área anegada durante la estación lluviosa y porcentaje de cobertura arbórea fueron transformadas por la función arco seno de la raíz cuadrada de la proporción. Todos los datos fueron sistematizados en cuatro matrices: datos de composición botánica (957 observaciones de 185 especies), datos ambientales (282 observaciones de siete variables ambientales), datos de riqueza de especies a nivel de transecta (185 especies en 321 transectas) datos de rasgos funcionales (88 variables de rasgos funcionales de 24 potreros y 42 especies).

3.3.3 Variación ambiental y composición botánica de la vegetación de los pastizales estudiados

Se realizó un análisis de varianza y prueba de medias de Tukey con las variables ambientales para caracterizar su variación con respecto a los tres tipos de pastizales estudiados. El nivel de correlación entre las variables ambientales: área del potrero, número de chapias al año, cobertura arbórea, carga animal, días de ocupación anual y área anegada del potrero, se exploró por medio de un análisis de los coeficientes de correlación lineal de *Pearson* para pares de variables, con el programa InfoStat (InfoStat 2004).

La relación de la composición botánica de los pastizales con las variables ambientales que mostraron coeficientes de correlación bajos (≤ 0.3) se exploró por medio de técnicas de ordenamiento. Se elaboraron dos matrices: una matriz de composición botánica con las frecuencias relativas de 185 especies (filas) y 24 potreros en dos estaciones (48 columnas). Una matriz de variables ambientales, con los valores de las variables estandarizados para cada potrero. Los factores de contraste entre los regímenes de pastoreo y las condiciones de fertilidad se caracterizaron como seis variables auxiliares: régimen de pastoreo (ganado en producción, ganado horro), condición de fertilidad (planicies intermedias, vegas del río) y estación climática (estación seca, estación de lluvias).

Para evaluar los efectos del régimen de pastoreo y de la condición de fertilidad sobre la composición de la comunidad herbácea y arbustiva de los pastizales se realizó un análisis de correspondencia (CA,

² Especies nativas: originarias de cualquier región de América Tropical o Subtropical

³ Especies exóticas: plantas herbáceas o leñosas, introducidas al continente Americano (deliberadamente o accidentalmente). En esta categoría se incluyeron las especies naturalizadas o aquellas capaces de mantener sus poblaciones sin intervención humana.

por sus siglas en inglés) utilizando el programa de Ordenación Canónica de Comunidades (CANOCO, por sus siglas en inglés), versión 4.5 (Ter Braak y Šmilauer 2002). El análisis muestra la asociación que puede existir entre la distribución de las especies, los sitios (pastizales) y las variables ambientales, a través de un eje de coordenadas que despliega la ubicación de las especies y de los pastizales en un espacio simplificado. Para este análisis suelen eliminarse las especies raras, al asumir que su presencia se debe al azar además de no contribuir a explicar la relación con los factores ambientales. Por lo anterior, las especies que contaban con un sólo registro en todo el material, fueron eliminadas y la matriz de composición botánica se redujo de 185 a 134 especies. Los diagramas de ordenación de las especies y los potreros se realizaron con el programa CANODRAW 3.0 (Smilaer 1993) y por medio de la función de restricciones de dicho programa se graficaron únicamente las especies que presentaron puntajes altos ≥ 1 (puntaje de cada especie sobre cada combinación lineal que ha definido los ejes del ordenamiento, en este caso del CA).

Se condujo un análisis de correspondencia canónica (CCA, por sus siglas en inglés) para cuantificar la fracción de la varianza que explican las variables ambientales consideradas (Økland 1996). Para determinar en conjunto potenciales especies indicadoras de los pastizales evaluados, por medio de la función de restricciones del programa CANODRAW se graficaron únicamente las especies con puntaje ≥ 1 sobre los ejes del ordenamiento con el CCA y cuyo puntaje expresado como una fracción de la varianza total de las especies fue mayor de 40%.

En primer lugar se realizó el CCA con la matriz de composición botánica y con todas las variables ambientales con el programa CANOCO 4.5 (Ter Braak y Šmilauer 2002). Luego se realizó la evaluación del nivel de significancia estadística de la relación entre la matriz de composición botánica y cada una de las variables ambientales con la prueba de Montecarlo a través de 499 permutaciones de los datos (ter Braak 1986). Este análisis fue usado para excluir las variables ambientales que no contribuyeron significativamente ($P > 0.05$) en la explicación de la varianza. A través del procedimiento de adición de variables paso a paso (*Stepwise Forward Selection of Environmental Variables*) en Canoco 4.5 (Ter Braak y Smilauer 2002) se contrastaron los factores de variación que definieron los tres tipos de pastizales o tratamientos. En los potreros de las planicies intermedias se probó el factor régimen de pastoreo (ganado en producción y ganado horro). La estación climática se probó en los potreros de ambas condiciones de fertilidad (vegas del río y planicies intermedias). Se introdujeron variables ambientales de pertinencia al modelo, una por una, y se probó su nivel de significancia con la prueba de Montecarlo con 499 permutaciones.

Se calculó la tasa de la inercia (sumatoria de los autovalores) del CCA sobre la inercia del CA, indicador llamado correlación cuadrática multivariada (MSC, por sus siglas en inglés), que proporciona

una evaluación de la calidad del modelo (Sabatier *et al.* 1989). El valor de la MSC se comparó con el valor esperado bajo la hipótesis nula de que no existe una relación entre las variables ambientales y la composición florística y fue determinada como la proporción entre el número de variables ambientales incluidas en el CCA, el número total de pastizales estudiados.

3.3.4 Riqueza e índices de diversidad de especies herbáceas y arbustivas en los pastizales

La riqueza de especies se analizó con la curva de acumulación de especies de cada tipo de pastizal, con base en el número de especies por transecta en el programa EstimateS versión 5.0.1 (Colwell 1997), la salida gráfica se realizó con el programa Sigmaplot 2000 versión 6.0. La diversidad de especies se analizó con base en los índices Alfa, Shannon, Simpson (Magurran 1988) y de Equitatividad (Magurran 2003). El Anexo 2 resume las fórmulas matemáticas utilizadas para calcular los índices de diversidad. Con el objetivo de comparar la diversidad en cada uno de los tipos de pastizal estudiados durante las diferentes estaciones climáticas se calculó la abundancia relativa de las especies herbáceas y arbustivas con la elaboración de curvas de rango-abundancia en el programa SigmaPlot 2000 versión 6.0. Con los valores de riqueza e índices de diversidad de especies herbáceas y arbustivas calculados se realizó análisis de varianza y prueba de medias de Tukey en el programa InfoStat (InfoStat 2004) para estimar las diferencias estadísticas entre los tipos de pastizal y los factores de variación (condición de fertilidad, régimen de manejo del pastoreo y estación climática).

3.3.5 Rasgos funcionales de la vegetación

Para los rasgos funcionales numéricos el valor de cada especie se calculó como el promedio de todas las muestras o individuos evaluados. Algunos rasgos funcionales no fueron medidos o determinados en todas las especies, sin embargo para todos los potreros la suma de la frecuencias relativas de las especies con mediciones de rasgos funcionales fue de aproximadamente 80% (rango entre 78 y 82%).

Ecuación 1.

$$\text{Rasgo}_{(i)} \text{ promedio del potrero}_{(a)} = \sum_{i=1}^n \text{rasgo}_{(i)} \text{ de la especie } n * \text{frecuencia de la especie}_{(i)}$$

La matriz de rasgos funcionales estandarizados de cada potrero se derivó del valor del rasgo de una especie ponderado por su frecuencia relativa en un determinado potrero (Ecuación 1).

El rasgo (i) promedio hallado se estandarizó para obtener valores entre 0 y 1. La razón de esta estandarización fue reducir el peso desigual que tendrían en los análisis los rasgos numéricos entre sí y en comparación con los rasgos categóricos (Ecuación 2).

Ecuación 2.

$$\text{Rasgo}_{(i)} \text{ estandarizado} = \text{rasgo promedio del potrero}_{(a)} / \text{rasgo}_{(i)} \text{ promedio máximo.}$$

La matriz de rasgos categóricos estandarizados por potrero se derivó del valor de la clase del rasgo de una determinada especie (presente = 1 ó ausente = 0) ponderado por la proporción de las veces que en que una clase fue observada en relación con las clases alternativas. El rasgo promedio por potrero se obtuvo según la Ecuación 3.

Ecuación 3.

$$\text{Rasgo}_{(i)} \text{ promedio del potrero } (a) = \sum_{i=1}^n \text{rasgo}_{(i)} \text{ cualitativo de la especie } n * \text{frecuencia de la especie}_{(i)}$$

La matriz de los rasgos funcionales numéricos y categóricos estandarizados representó un total de 88 clases de atributos específicos. Algunas de las clases de atributos no fueron encontrados a campo, por ello no se incluyeron en los análisis y la matriz final se tuvo 61 variables (filas) de los rasgos funcionales evaluados en los 24 potreros (columnas), además se utilizó la matriz ambiental usada en el ordenamiento de las especies, pero esta vez excluyendo el factor de variación estación climática.

Las tendencias generales de la variación en las frecuencias de los rasgos funcionales se determinaron con la matriz de 61 variables de rasgos funcionales y con 11 variables de la matriz ambiental en un PCA. Este análisis se basa en la matriz de correlación de las variables, donde los datos son centrados y estandarizados por la desviación estándar, lo que es considerado apropiado para asociar datos (Jongman *et al.* 1987, Ter Braak y Šmilauer 2002). El resultado representa la distribución de los rasgos funcionales y los potreros en un espacio ambiental de ordenamiento.

Para cuantificar la fracción de la varianza que es explicada por las variables ambientales se realizó un RDA, un tipo de análisis de gradiente directo que permite establecer la fracción de la varianza que es explicada por las variables ambientales, en relación con la varianza explicada por los componentes principales extraídos del ordenamiento de los rasgos funcionales con el PCA. Con este análisis y a través de la opción de adición de variables paso a paso en Canoco 4.5 (Ter Braak y Šmilauer 1998), se contrastaron las fuentes de variación dentro de los tratamientos. Dentro de las planicies intermedias se probó el factor régimen de pastoreo (ganado en producción y ganado horro) y se introdujeron variables ambientales de pertinencia al modelo, una por una, probando su nivel de significancia con la prueba de Montecarlo en 499 permutaciones. Las variables que no contribuían significativamente ($P > 0.05$) en la explicación de la varianza de los datos de rasgos funcionales no se incluyeron en este análisis.

Para determinar la variabilidad natural de los rasgos funcionales individuales se calculó el coeficiente de variación. Para evaluar el efecto del régimen de pastoreo y de las condiciones de fertilidad sobre los rasgos funcionales individuales los datos se analizaron usando el modelo lineal general, en el programa InfoStat (Infostat 2004). El factor de variación explorado con el modelo general fue tratamiento. A

través del procedimiento de contrastes de las medias de los factores de variación se probaron las diferencias estadísticas dadas por el efecto del régimen de manejo de pastoreo en las planicies intermedias y por el efecto de las condiciones de fertilidad de los pastizales que son pastoreados bajo un mismo régimen de manejo.

4 RESULTADOS

4.1 Descripción general de la vegetación herbácea y arbustiva de los pastizales estudiados

La vegetación herbácea y arbustiva ($DAP \leq 8$ cm) se caracterizó por medio de 60.667 puntos de observación. Se registraron 185 especies pertenecientes a 47 familias y 119 géneros dentro de los 24 potreros estudiados (189 ha). Del total de especímenes diferenciados, el 95% se identificó a nivel de familia, el 91% a nivel de género y el 82% a nivel de especie (Anexo 3).

Por el número de especies registradas las familias más abundantes fueron poáceas con 20 especies, seguida en orden descendente por fabáceas con 17 especies, asteráceas con ocho especies, mimosáceas y esterculiáceas con cinco especies cada una, acantáceas y euphorbiáceas con cuatro especies cada una. Las 40 familias restantes estuvieron representadas por tres especies o menos, dentro de las cuales 28 familias presentaron solo una especie. En las vegas del río (ocho potreros, 31 ha) se observaron 112 especies correspondientes a 35 familias y 79 géneros; mientras que en las planicies intermedias (16 potreros, 159 ha) se encontraron 176 especies pertenecientes a 45 familias y 116 géneros. En toda el área de estudio las especies arbustivas registradas ($DAP \leq 8$ cm) fueron 27, correspondientes a 14 familias, donde las fabáceas y mimosáceas fueron las más representadas. De este grupo, *Acacia farnesiana*, *A. cornigera*, *Mimosa pigra*, *Xylosma flexuosa*, *Hamelia patens*, *Pithecellobium oblongum*, *Indigofera jamaicensis* y *Byttneria aculeata*, fueron identificadas por los productores como especies problemáticas, cuya presencia en los potreros tiende a incrementar y sus estrategias de control a través de las chapias no resultan efectivas para reducir sus poblaciones, pero en pocos casos los productores han realizado inversiones en controles mecánicos o químicos dirigidos a dichas especies.

De las 185 especies registradas en el estudio el 18% fueron especies exóticas, el 72% estuvo constituido por especies nativas y del 10% restante de las especies no se dispone de información sobre su origen. La frecuencia relativa de especies nativas en los tres tipos de pastizales fue similar (74-77%) sin embargo el número de especies fue más alto en las pastizales de las planicies intermedias. En cuanto a las especies exóticas, el porcentaje relativo más alto se halló en las vegas del río (21%), comparado con un 16% en las planicies intermedias. Una limitación para la interpretación de los resultados sobre la distribución relativa de especies nativas y exóticas son los altos porcentajes de

especies de las que no se dispone de información de origen; Cabe destacar que este problema se originó por la carencia de información taxonómica o en la información taxonómica incompleta que se tiene de un grupo amplio de especies. El Cuadro 5 presenta la clasificación del total de especies registradas en los pastizales de acuerdo con su carácter nativo o exótico.

Cuadro 5. Clasificación del carácter nativo o exótico de las especies registradas en los pastizales estudiados en Muy Muy, Nicaragua.

	Tratamiento Horro	%	Tratamiento Leche	%	Tratamiento Vega	%
Especies exclusivas	23	15	20	14	9	8
Especies exóticas	25	16	24	16	23	21
Especies nativas	113	74	113	77	83	74
Especies sin información de origen	15	10	10	7	7	5
Número total de especies registradas	153	-	147	-	112	-

4.2 Análisis de la composición de la vegetación de los tres tipos de pastizales estudiados

Por el criterio de exclusión de las especies que contaban con un sólo registro en todo el material, la matriz de frecuencias incluyó 134 especies. El Anexo 4 presenta las 51 especies que fueron excluidas de los análisis. Los resultados del análisis de varianza y la prueba de medias de Tukey de las variables ambientales permitieron caracterizar las fuentes principales de variación en los tres tipos de pastizales estudiados (Cuadro 6). Los coeficientes de correlación entre pares de las variables ambientales: área del potrero, número de chapias al año, cobertura arbórea, carga animal, días de ocupación anual, presencia de aguadero en el potrero y área anegada del potrero fueron ≤ 0.34 , con base en este criterio las siete variables ambientales mencionadas fueron incluidas en los análisis de ordenamiento posteriores.

Algunas características ambientales variaron significativamente entre los pastizales estudiados. Hubo diferencias significativas en el área de los potreros ($P=0.0004$), los potreros de las vegas del río fueron más pequeños que los potreros de planicies intermedias. También hubo diferencias significativas ($P=0.0014$) en la porción de áreas anegadas (expresadas como porcentaje del área del potrero). En promedio, los potreros de las planicies intermedias y pastoreadas por ganado en producción presentaron problemas de anegamiento durante el invierno en el 27% de sus áreas. En los potreros de las vegas del río el problema de anegamiento durante el invierno fue mínimo. La cobertura arbórea fue significativamente más baja en las vegas del río que en los potreros de las planicies intermedias pastoreadas por ganado horro.

También se encontraron diferencias significativas en la carga animal ($P= 0.0020$). Los potreros de las vegas del río pastoreados con ganado en producción han recibido mayor carga animal en los últimos 2 años (1.18 UAha^{-1}) comparado con las planicies intermedias pastoreadas con ganado horro (0.5 UAha^{-1}) y con ganado en producción (0.7 UAha^{-1}), sin embargo, se presenta una alta variabilidad en el manejo de los regímenes de pastoreo, aun dentro de los pastizales pastoreados por el mismo tipo de ganado. También se encontraron diferencias significativas en el número de chapias que reciben los potreros anualmente ($P= 0.0010$). Las planicies intermedias en promedio reciben dos chapias al año, mientras que en las vegas del río esta práctica se realiza en promedio tres veces al año. Los periodos de ocupación más largos de los potreros se dan en los pastizales de las planicies intermedias pastoreados por ganado horro, sin embargo las diferencias con los demás tratamientos no fueron significativas ($P = 0.1400$).

Cuadro 6. Variables ambientales o fuentes de variación ambiental presentes en los pastizales estudiados en Muy Muy, Nicaragua. (transformación angular de las variables área anegada y cobertura arbórea).

Tratamiento	ID	Área (ha)	Área anegada (%)	Cobertura arbórea (%)	Carga animal UAha^{-1}	Número de Chapias anual	Días de ocupación anual	Presencia de abrevadero en el potrero
Horro	1	5.1	0	17.1	0.9	2	96	no
	2	3.1	0	27.4	0.5	2	360	no
	3	11.4	17	10.4	0.4	2	72	si
	4	15.0	10	12.0	0.2	2	115	no
	5	7.4	2	1.8	0.7	3	150	no
	6	8.3	0	10.3	0.3	2	174	si
	7	21.6	8	19.5	0.7	2	226	no
	8	26.8	2	7.0	0.5	2	157	no
Promedio		12.3 a	4.8 a	14 a	0.52 a	2.0 a	168 a	no a
Leche	1	8.6	3	12.8	0.4	2	162	no
	2	7.9	3	9.5	0.3	3	120	si
	3	14.1	15	8.2	0.3	2	64	no
	4	6.2	5	14.0	0.6	2	134	si
	5	13.0	80	7.5	0.1	2	86	si
	6	4.6	0	7.1	1.3	2	138	no
	7	2.0	40	11.8	2.0	2	82	si
	8	3.7	70	7.8	0.6	3	147	no
Promedio		7.5 a	27 b	9.8 a	0.70 a	2.3 a	116 a	si a
Vega	1	2.0	0	13.1	1.4	1	98	no
	2	2.6	0	0.9	0.7	6	125	no
	3	2.3	20	6.7	1.6	2	130	no
	4	3.5	0	11.5	1.5	3	187	si
	5	3.5	0	10.3	1.5	3	187	si
	6	4.6	0	2.6	0.6	3	95	no
	7	4.2	2	-	-	3	182	no
	8	7.9	0	6.5	0.7	3	120	si
Promedio		3.8 b	2.8 a	6.4 b	1.18 b	3 b	140 a	no a

Letras distintas en las mismas columnas indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$)

4.2.1 Correlaciones entre la composición botánica y los factores de contraste

El ordenamiento (CA) generó cuatro ejes vectoriales cuyos autovalores fueron 0.59, 0.34, 0.29 y 0.23, respectivamente. En estudios similares a este, autovalores mayores o cercanos a 0.3 fueron calificados como eficientes en la explicación de la varianza de datos de especies (Becker *et al.* 2000). El conjunto de los cuatro ejes explicó el 44% de la varianza total de la matriz de la composición florística y el 66% de la variación en la relaciones entre las especies y las variables ambientales. El Cuadro 7 presenta los valores de las correlaciones entre los 4 ejes del ordenamiento producido en el CA.

Cuadro 7. Matriz de correlación ponderada entre los cuatro ejes del análisis de correspondencia que explican el ordenamiento de las especies y las variables ambientales en un plano vectorial estandarizado y porcentaje de la variabilidad explicada.

Factores de variación y variables ambientales		Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Régimen de pastoreo	Ganado en producción	0.50	-0.31	0.27	-0.10
	Ganado horro	-0.50	0.31	-0.27	0.10
Condición de fertilidad	Vegas del río	0.88	-0.13	-0.10	-0.18
	Planicies intermedias	-0.88	0.13	0.10	0.18
Estación climática	Estación seca	0.03	-0.27	-0.18	0.37
	Estación de lluvias	-0.03	0.27	0.18	-0.37
Área (ha)		-0.37	0.27	0.19	0.08
Chapias/año		0.53	0.02	-0.09	0.07
Área anegada (%)		-0.11	-0.02	0.69	0.25
Presencia de aguadero en el potrero		-0.10	-0.21	0.16	-0.14
Carga animal (UAha ⁻¹)		0.51	0.02	-0.19	-0.03
Cobertura arbórea (%)		-0.35	-0.27	-0.04	0.03
Días de ocupación/año		0.09	-0.17	-0.11	0.21
Varianza acumulada y explicada por los ejes (%)		19.0	28.0	37.0	44.0
Varianza explicada por las variables ambientales (%)		0.93	0.69	0.81	0.55

La Figura 3 presenta el ordenamiento de las especies con puntajes altos (≥ 1) en cada combinación lineal que ha definido las coordenadas vectoriales de los ejes de ordenamiento 1 y 2 del CA, además, para la interpretación del ordenamiento se grafican las variables ambientales. El orden de magnitud de las variables ambientales se representa con la longitud de las flechas.

El eje 1 presentó correlaciones altas con las condiciones de fertilidad (0.88; relación positiva para el caso de las vegas del río) y correlaciones intermedias con el régimen de manejo del pastoreo (0.50). Otras variables relacionadas con el manejo del pastoreo como el número de chapias al año y la carga animal presentaron correlaciones moderadas con el primer eje del ordenamiento. Para el eje 2 las variables de manejo del pastoreo (ganado en producción y ganado horro) y la estación climática (estación seca y estación de lluvias) fueron las más correlacionadas, aunque con magnitudes bajas (0.27-0.31). El tercer eje presentó una correlación alta y positiva con el porcentaje de área anegada del potrero (0.69).

A partir del ordenamiento del CA pudieron identificarse algunos patrones en la distribución de las especies. Las especies relacionadas con el primer eje (cuadrante positivo) y asociadas a las vegas del

río fueron monocotiledóneas como *Panicum maximum*, *Ixophorus unisetus*, *Cynodon plectostachyus* (Poaceae) y dicotiledóneas como *Mimosa pigra*, *Sida acuta*, *Elephantopus spicatus*, *Centrocema plumieri*, *Achyranthes aspera*. Estas especies son características de este ambiente independientemente de la época climática.

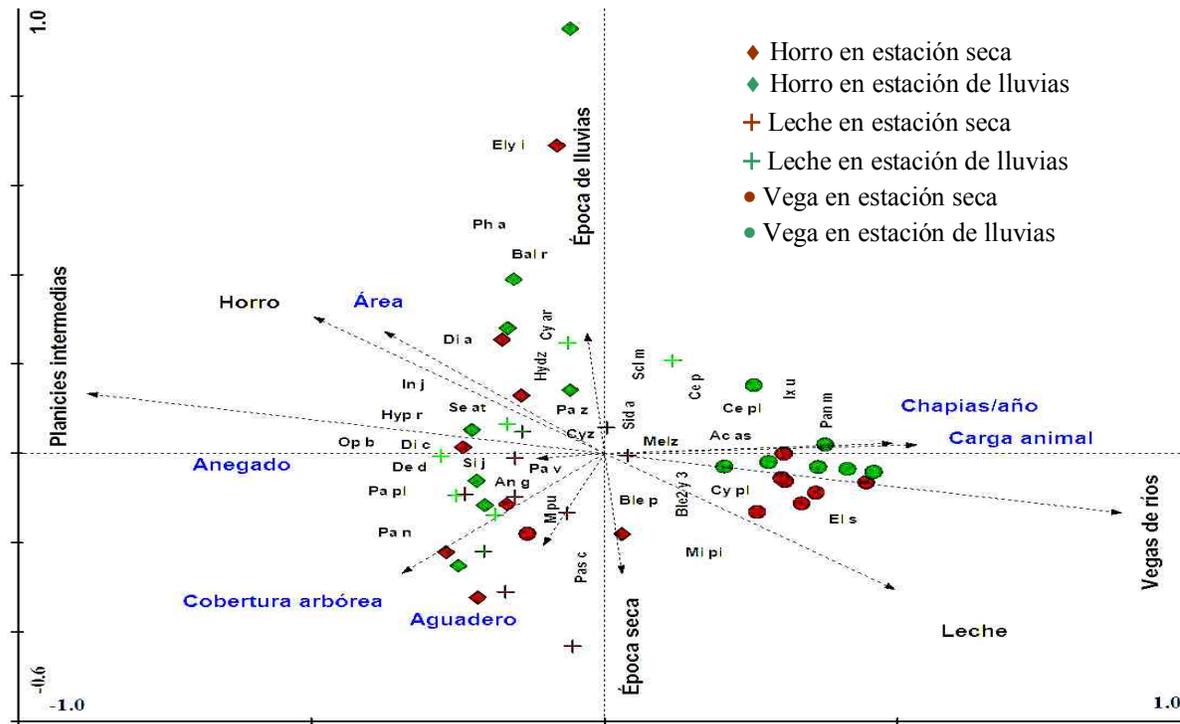


Figura 3. Ordenamiento resultado del análisis de correspondencia de las especies botánicas registradas en los pastizales estudiados, de acuerdo con su puntaje (≥ 1) en las coordenadas vectoriales de los ejes de ordenamiento 1 y 2 (Triplot elaborado con CANODRAW). Las variables ambientales fueron superpuestas en el gráfico de ordenamiento. Eje 1: Cy pl *Cynodon plectostachyus*, Ix u *Ixophorus unisetus*, Ac as *Achyranthes aspera*, El s *Elephantopus spicatus*, Sid a *Sida acuta*, Pan m *Panicum maximum*, Ce p *Centrocema plumieri* y Mi pi *Mimosa pigra*. Eje 2: Pa n *Paspalum notatum*, Pas c *Paspalum conjugatum*, Hyp r *Hyparrhenia rufa*, Pa pl *Paspalum plicatulum*, Di c *Dichanthium aristatum*, Op b *Oplismenus burmannii*, Di c *Dichromena ciliata*, Si j *Sida jussieana*, In j *Indigofera jamaicensis* y Se at *Serjania atrolineata*.

En el grupo de especies relacionado al primer eje (cuadrante negativo) y asociado a las planicies intermedias se encuentran las monocotiledóneas *Paspalum notatum*, *P. conjugatum*, *Hyparrhenia rufa*, *Paspalum plicatulum*, *Dichanthium aristatum*, *Oplismenus burmannii* (Poaceae). Las especies nativas, *P. notatum* y *P. conjugatum*, seguido de *H. rufa*, especie africana naturalizada en el Neotrópico (Skerman y Riveros 1992), fueron las especies más frecuentes en el paisaje bien drenado de las planicies, aunque *P. conjugatum* también se encontró en los lugares mal drenados. *P. plicatulum*, *D.*

aristatum, *P. conjugatum* y *Dichromena ciliata* (Cyperaceae) fueron las especies más frecuentes en las áreas mal drenadas. Entre las dicotiledóneas asociadas a las planicies se encuentran *Sida jussieana*, *Indigofera jamaicensis* y una especie de liana, *Serjania atrolineata* cuya frecuencia fue alta bajo sombra. *S. jussieana*, fue la especie estolonífera de porte más bajo registrada en este estudio. Según Flora de Nicaragua (1995-2003) crece en suelos de baja fertilidad y bien drenados.

Dicotiledóneas como *Blechnum pyramidatum*, *Mimosa pudica*, *Centrocrema pubescens*, *Desmodium distortum*, al igual que *Cyperus sp*, *Scleria melaleuca* (Cyperaceae) y *Paspalum virgatum* (Poaceae) fueron parte importante de la composición florística de ambas condiciones de fertilidad. *B. pyramidatum* fue la especie más generalista de las registradas en este estudio, con frecuencias relativas en un rango del 7 al 17% en los tres tipos de pastizales estudiados. En la estación de lluvias su frecuencia relativa fue menor que en la estación seca. Las Ciperáceas presentaron dos especies generalistas, cuyas frecuencias relativas fueron más altas durante la estación lluviosa; esta característica fue evidente para *S. melaleuca*.

Baltimora recta y *Phyllanthus amarus*, fueron especies de ciclo anual con frecuencias altas en la estación de lluvias, sin embargo su distribución se limitó a pocos potreros en las planicies intermedias y pastoreados con ganado horro. *Hydrolea sp* y *Cyperus articulatus* se asociaron a los pastizales de las planicies intermedias que presentaban problemas de anegamiento. La Acanthaceae *Blechnum sp 2*, presentó frecuencias relativas altas en los potreros de ambas condiciones de fertilidad, pero a mediados de la estación seca desapareció de todos los potreros.

4.2.2 Correlaciones entre la composición botánica, los factores de contraste y las variables ambientales

El ordenamiento con el CCA mostró correlaciones positivas significativas entre la composición botánica, la condición de fertilidad, el régimen de pastoreo y la estación climática. Los cuatro ejes vectoriales presentaron autovalores de 0.52, 0.23, 0.19, 0.13 y explicaron el 32% de la varianza total de la composición de las especies y el 79% de la variación en las relaciones entre la composición botánica y las variables ambientales. El Cuadro 8 presenta los valores de las correlaciones entre los 4 ejes del ordenamiento y las variables ambientales.

El eje 1 estuvo altamente correlacionado con la condición de fertilidad (0.90) y presentó correlaciones intermedias con el régimen de manejo del pastoreo y el número de chapias al año (0.53). El porcentaje de área anegada del potrero presentó una correlación considerable y positiva (0.63) con el eje 2; lo que evidenció que dicha variable explicó más la distribución de las especies que el régimen de pastoreo (0.38). El tercer y cuarto eje están asociados a la época climática (0.59 y 0.41, respectivamente), El

porcentaje de anegamiento aunque con correlaciones bajas también estuvo asociado al tercer (0.39) y cuarto eje (0.38).

Cuadro 8. Matriz de correlación ponderada entre los cuatro ejes del análisis de correspondencia canónica que explican el ordenamiento de las especies y las variables ambientales en un plano vectorial estandarizado y porcentaje de la variabilidad explicada.

Factores de variación y variables ambientales		Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Régimen de pastoreo	Ganado en producción	-0.53	-0.38	0.04	0.02
	Ganado horro	0.53	0.38	-0.04	-0.02
Condición de fertilidad	Vega del río	0.90	-0.09	-0.07	-0.14
	Planicies intermedias	-0.90	0.09	0.07	0.14
Estación climática	Estación seca	0.03	0.18	-0.59	0.41
	Estación de lluvias	0.03	-0.18	0.59	-0.41
Área del potrero (ha)		-0.39	-0.02	0.30	0.03
Chapias/año		0.53	-0.12	0.06	0.05
Área anegada del potrero (%)		-0.11	0.63	0.39	0.38
Carga animal (UAha ⁻¹)		0.49	-0.25	-0.13	0.29
Cobertura arbórea (%)		-0.33	0.17	-0.30	-0.20
Presencia de aguadero en el potrero		-0.16	0.04	-0.07	0.19
Días de ocupación/año		0.13	-0.21	-0.15	-0.11
Varianza acumulada y explicada por los ejes (%)		18.0	22.0	28.0	33.0
Varianza explicada por las variables ambientales (%)		0.94	0.90	0.84	0.81

El cálculo de la fracción de la varianza de los datos de composición botánica que explicaron las variables ambientales consideradas con el CCA se presentan en el Cuadro 9. Algunas variables ambientales excluidas para los análisis posteriores con el CCA fueron días de ocupación del potrero al año y presencia de aguadero en el potrero porque no fueron significativas ($P \geq 0.0500$)

Al contrastar los factores de variación y las variables ambientales dentro los pastizales de las planicies se encontraron diferencias significativas en el área anegada ($P= 0.0040$), el número de chapias al año ($P= 0.0040$), la estación climática ($P= 0.0020$), la carga animal ($P= 0.0080$), los regímenes de pastoreo por el ganado horro ($P=0.0100$) y en producción ($P=0.0200$). En cuanto al área del potrero las diferencias estadísticas fueron marginales ($P= 0.0520$). En las vegas del río la composición botánica no estuvo afectada por la estación climática ($P= 0.0700$) (Cuadro 10).

Los pastizales pastoreados por ganado en producción presentaron diferencias significativas dadas por las condiciones de fertilidad contrastantes entre las vegas del río y las planicies intermedias ($P= 0.002$). El área, la carga animal y las áreas anegadas de los potreros fueron variables ambientales contrastantes y significativas ($P=0.004$) entre las vegas del río y las planicies intermedias. La cobertura arbórea y número de chapias al año también fueron contrastantes pero en menor magnitud ($P= 0.02$ y 0.04 , respectivamente) (Cuadro 10).

Cuadro 9. Indicadores de la varianza de las variables ambientales utilizadas para el ordenamiento de la matriz de composición botánica en un análisis de correspondencia canónica.

Variables ambientales	Valor F	Probabilidad
Vegas del río	7.59	0.0020
Planicies intermedias	7.59	0.0020
Ganado en producción	3.38	0.0020
Ganado horro	3.38	0.0020
Carga animal (UAha ⁻¹)	3.20	0.0020
Chapias/año	3.06	0.0020
Área anegada del potrero (%)	2.74	0.0020
Área del potrero (ha)	2.53	0.0020
Estación seca	2.12	0.0100
Estación de lluvias	2.12	0.0020
Cobertura arbórea (%)	2.00	0.0100
Días de ocupación/año	1.82	0.0900
Presencia de aguadero en el potrero	1.15	0.2500

Con base en el análisis gráfico de las especies con puntajes altos (≥ 1) sobre los ejes del ordenamiento con el CCA y cuyo puntaje expresado como fracción de la varianza de las especies fue mayor del 40% y además tomando en cuenta la relación significativa de los ejes con las variables ambientales se determinaron preferencias de las especies por ciertos ambientes (Figuras 4 y 5).

P. maximum, *A. aspera*, *I. unisetus*, *E. spicatus* y *C. plectostachyus* caracterizaron las vegas del río en ambas estaciones (eje 1). *Hydrolea sp* y *C. articulatus*, se encuentran en áreas anegadas, no sólo en la estación lluviosa cuando el problema es más crítico, sino también en la estación seca. *P. virgatum* es común en potreros de las vegas del río y de planicies intermedias, aunque su frecuencia es menor en las vegas del río. Esta especie junto con *D. aristatum* ocupan los lugares bajos del potrero. Aunque *P. virgatum* también crece en lugares bien drenados de la vega del río (eje 2). En el eje 3, *Hydrolea sp*; *Cyperus articulatus* y *Dichanthium aristatum* aparecen como las especies características de la estación de lluvias y asociadas a las áreas con problemas de anegamiento. En el eje 4, especies como *Mimosa albida*, *Melinis sp*, *Blechnum sp2* *Blechnum sp.* y *Andropogon gayanus* son características de la estación seca. *M. albida*, fue la especie leñosa perenne que presentó frecuencias relativas más altas durante la estación seca en los pastizales, pastoreados por ganado en producción. *Melinis sp* y *Blechnum sp.* fueron registradas únicamente en la estación seca.

El indicador de la calidad de modelo de variación de la composición botánica obtenida con el CCA fue calculado como la MSC cuyo valor explicó el 73.8% de la variación comparada al valor de la hipótesis nula (del 40%), de no relación entre el CCA y el CA. En estudios de Héroult y Hiernaux (2004) donde se calculó este indicador, los valores $\geq 50\%$ fueron aptos y bien calificados para evaluar la calidad de la

relación entre un CA y un CCA. El Cuadro 11 presenta un resumen de los indicadores de los ordenamientos realizados con el CA y el CCA y que además se usaron para el cálculo de la MSC

Cuadro 10. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación y las variables ambientales significativas en el ordenamiento de la matriz de composición botánica, con un análisis de correspondencia canónica.

Factores de variación y variables ambientales	Valor de F	Probabilidad
En planicies intermedias:		
Área anegada del potrero (%)	2.96	0.0040
Chapias/año	2.41	0.0040
Estación climática	2.25	0.0020
Carga animal (UAha ⁻¹)	2.20	0.0080
Ganado horro	1.71	0.0100
Ganado en producción	1.71	0.0200
Área del potrero (ha)	1.42	0.0520
En vegas del río:		
Estación climática	1.81	0.0700
Régimen de manejo de ganado en producción:		
Condición de fertilidad	5.91	0.0020
Carga animal (UAha ⁻¹)	3.02	0.0040
Área del potrero (ha)	2.92	0.0040
Área anegada del potrero (%)	2.53	0.0040
Cobertura arbórea (%)	1.91	0.0200
Chapias/año	1.76	0.0400

Las correlaciones moderadas a altas y estadísticamente significativas de las variables ambientales utilizadas en la explicación de variabilidad de la matriz de composición botánica con el CCA, sugieren su relevancia en los ordenamientos. Además indican que la composición botánica en los pastizales esta sujeta a diversa variación ambiental, en donde el régimen de pastoreo, la condición de fertilidad y la estación climática sólo representan una parte de los gradientes ambientales

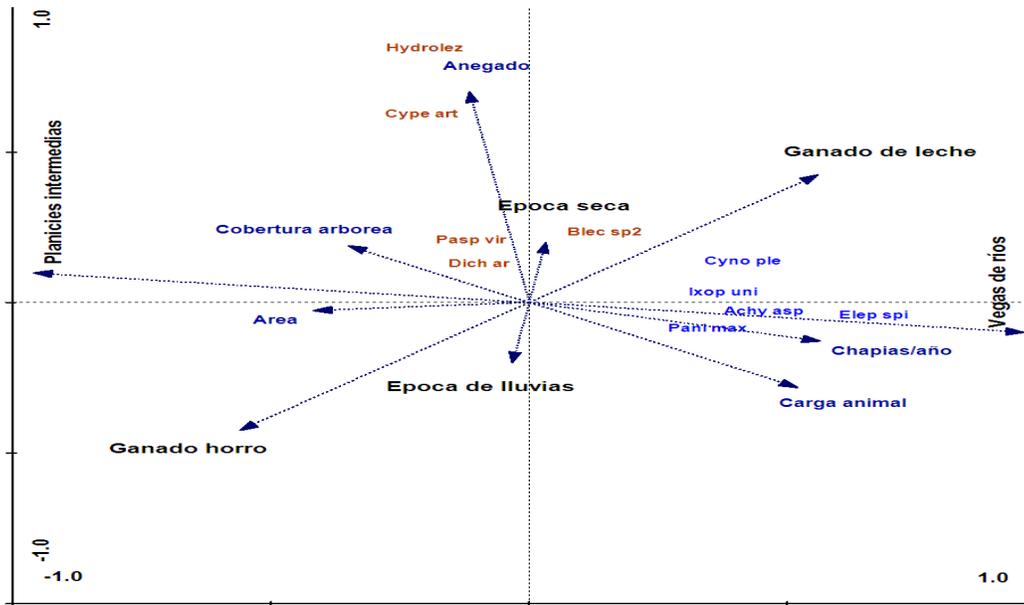


Figura 4. Ordenamiento de las especies con puntajes altos sobre los ejes del ordenamiento y en la explicación de la varianza de los ejes vectoriales 1 y 2 generados con el análisis de correspondencia canónica. Eje 1: *Cyno ple* *Cynodon plectostachyus*; *Ixop uni* *Ixophorus unisetus*; *Achy asp* *Achyranthes aspera*; ***Elep spi*** *Elephantopus spicatus* y ***Pani max*** *Panicum maximum*. Eje 2: ***Hydrolez*** *Hydrolea sp*, ***Cype art*** *Cyperus articulatus*, ***Blec sp2*** *Blechum sp*; ***Pasp vir*** *Paspalum virgatum* y ***Dich ar*** *Dichanthium aristatum*.

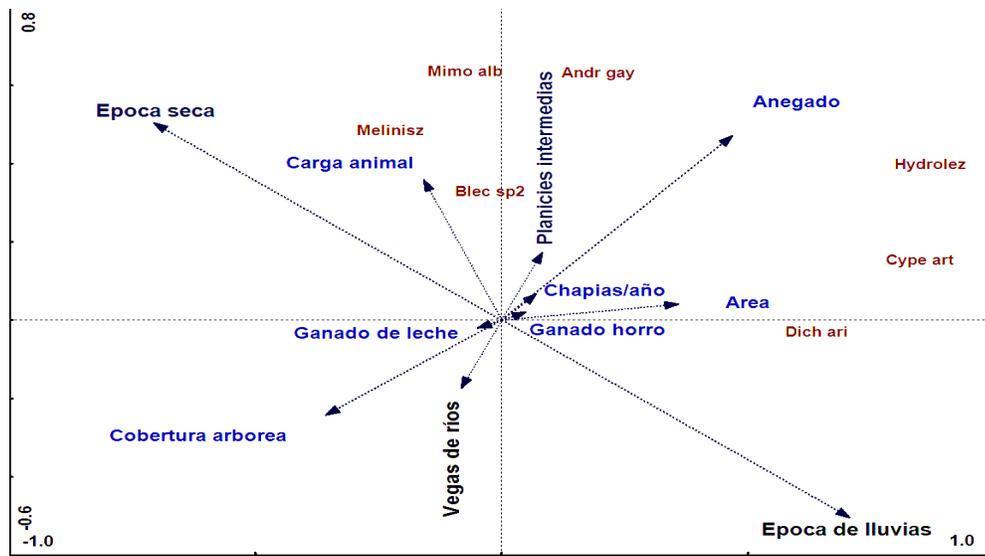


Figura 5. Ordenamiento de las especies con puntajes altos sobre los ejes del ordenamiento y en la explicación de la varianza de los ejes vectoriales 3 y 4 generados con el análisis de correspondencia canónica. Eje 3: ***Hydrolez*** *Hydrolea sp*; ***Cype ar*** *Cyperus articulatus* y ***Dich ari*** *Dichanthium aristatum*. Eje 4: ***Mimo alb*** *Mimosa albida*, ***Melinisz*** *Melinis sp*, ***Blec sp2*** *Blechum sp*. y ***Andr gay*** *Andropogum gayanus*.

Cuadro 11. Indicadores resumen del ordenamiento de la composición botánica con el análisis de correspondencia y el análisis de correspondencia canónica.

Ejes vectoriales	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia ¹
Autovalores del CA	0.59	0.34	0.29	0.23	1.45
Varianza explicada de los datos de especies con el CA (%)	19.0	28.0	37.0	44.0	
Autovalores del CCA	0.52	0.23	0.19	0.13	1.07
Varianza explicada de los datos de especies con el CCA (%)	18.0	22.0	28.0	33.0	
MSC²					73.8

¹ Inercia = sumatoria de los autovalores; ² MSC = inercia del CCA/inercia del CA x 100

4.3 Riqueza e indicadores de la diversidad de especies en los pastizales

El promedio del número de especies por transecta en los pastizales de las planicies intermedias fue de 21 especies, distribuidas en 11 familias; mientras que en los pastizales de las vegas del río el promedio fue de 17 especies distribuidas en 9 familias. Las especies más abundantes de toda el área de estudio fueron *B. pyramidatum*, con 7.412 registros en los 24 potreros y *P. maximum* con 6.494 registros en los pastizales de las vegas del río. Otras especies abundantes fueron, *P. notatum*, *P. conjugatum*, *P. plicatulum*, *H. rufa* y *B. recta*. La riqueza de los pastizales de las planicies intermedias, expresada mediante la curva de acumulación de especies-área, fue similar en ambos tipos de manejo del pastoreo en estos sitios. El análisis de las curvas sugiere que un mayor muestreo incrementaría el número de especies registradas en los pastizales de los tratamientos horro y leche en las planicies intermedias. Por otro lado, la curva de acumulación de especies de las vegas del río mostró menor riqueza por transecta y su forma asintótica sugiere que la riqueza de especies no incrementará ante un muestreo de mayor intensidad (Figura 6).

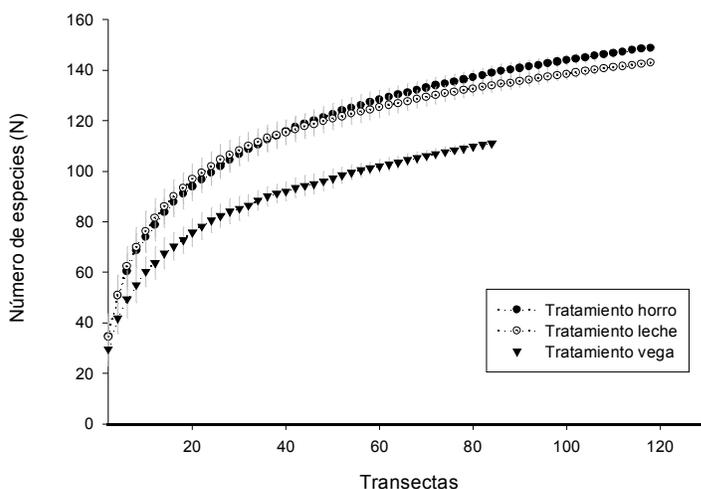


Figura 6. Curva de acumulación de especies-transectas para los tres tipos de pastizales estudiados. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua.

La curva rango-abundancia de especies de las vegas del río muestra que un número mínimo de especies (alrededor de 12) representan el 81% de la abundancia relativa total; mientras que (alrededor de 72) especies solo constituyen en el 19% restante. No hubo diferencias entre las estaciones en la forma de la curva que describe los rangos de las especies dominantes, pero sí el de las especies subordinadas. En la época de lluvias, la distribución fue más equitativa y las especies subordinadas fueron más abundantes que en la época seca (Figura 7).

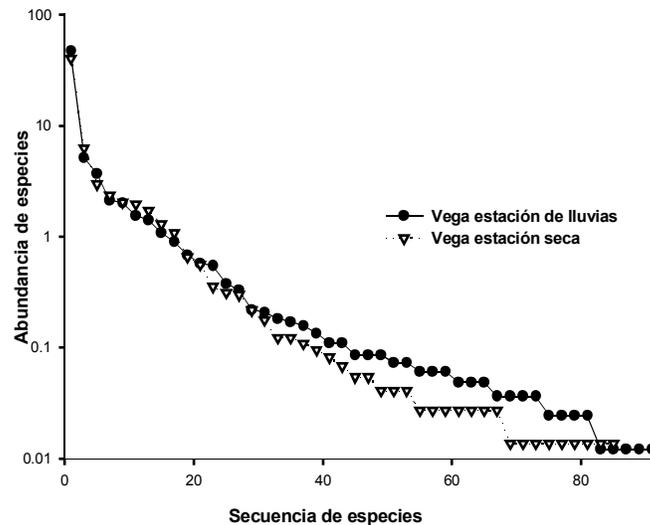


Figura 7. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de las vegas del río durante las estaciones secas y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua.

En las planicies intermedias las curvas rango-abundancia de especies presentaron similitud en la distribución general de la abundancia relativa. En las planicies intermedias el grado de dominancia de las especies fue menor que en la vega del río, sin embargo la riqueza de especies fue mayor en dichos pastizales. La estacionalidad climática en las planicies intermedias alteró las abundancias relativas de la mayoría de las especies. Tanto en los pastizales de ganado horro, como en los de ganado en producción, las frecuencias relativas de las especies de abundancias altas en la estación seca, se incrementaron durante la estación de lluvias (Figuras 8 y 9).

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($P= 0.0001$) con las variables de riqueza de especies y familias y el índice de diversidad Alfa, los índices de Shannon, Simpson y de Equitatividad presentaron diferencias altamente significativas ($P < 0.0001$). Los resultados de la prueba de medias de Tukey entre los tratamientos muestran que los pastizales de las planicies intermedias, pastoreados por ambos tipos de ganado presentaron valores similares de riqueza y diversidad de especies y fueron más ricos y diversos que los pastizales de las vegas del río (Cuadro 12).

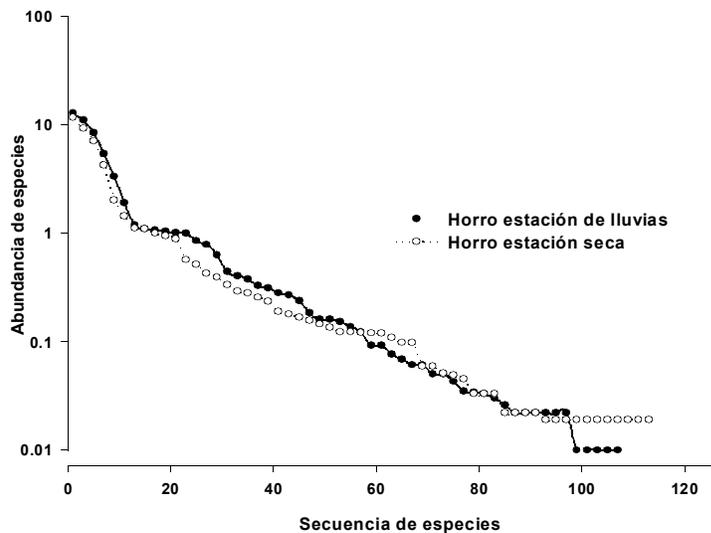


Figura 8. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de ganado horro en las planicies durante las estaciones seca y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua.

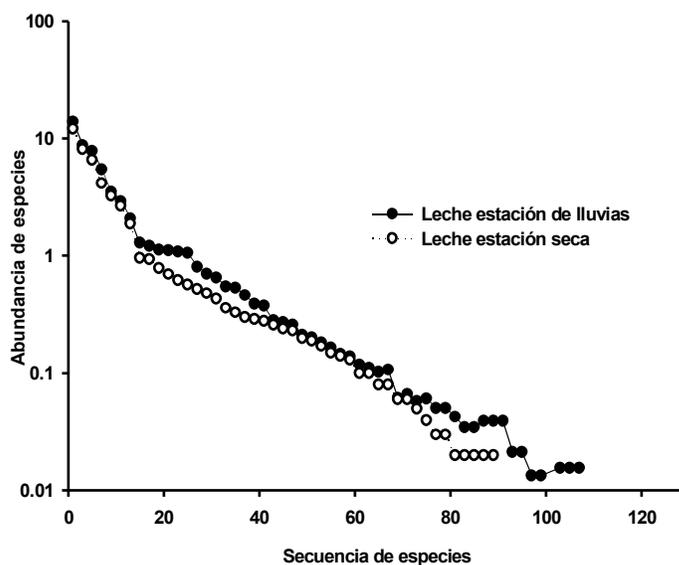


Figura 9. Curvas rango-abundancia de las especies en los pastizales de ganado en producción en las planicies durante las estaciones seca y lluviosa. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua.

Los resultados de la prueba de contrastes de las medias de los factores de variación, régimen de pastoreo, condición de fertilidad y estación climática se presentan en el Cuadro 13. En las vegas del río, la estación climática tuvo efecto significativo en las variables de riqueza y el índice de diversidad Alfa; pero los demás índices de diversidad calculados no fueron afectados por la estación climática. Al

contrario en las planicies intermedias tanto las variables de riqueza y las diversidad fueron afectadas significativamente por el cambio de estación climática. La mayor riqueza y diversidad de especies se presentó durante la estación lluviosa. El contraste entre las condiciones de fertilidad de los pastizales bajo el régimen de manejo de ganado en producción fue significativo con las variables de riqueza de especies, y altamente significativo con los índices de diversidad. Por el contrario ninguna de las variables de riqueza y diversidad estuvo afectada por las diferencias en los regímenes de manejo de pastoreo en las planicies intermedias ($P > 0.05$).

Cuadro 12. Valor promedio y niveles significancia estadística de las variables de riqueza (familias y especies), índices de diversidad Alfa, Shannon, Simpson y de Equitatividad en 24 pastizales. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua, especies herbáceas y arbustivas.

	Tratamiento vega	Tratamiento horro	Tratamiento leche	Valor F	Probabilidad
Número de familias	9.7b	11.7a	11.5a	9.7	0.0001
Número de especies	18.0 b	21.3a	21.5a	8.6	0.0001
Índice Alfa	4.9b	6.3a	6.3a	10.8	0.0001
Índice de Shannon	1.7b	2.2a	2.2a	30.0	< 0.0001
Índice de Simpson	4.2b	7.1a	7.2a	35.1	< 0.0001
Índice de equitatividad	0.4b	0.5a	0.51a	48.8	< 0.0001

Letras distintas indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$)

Cuadro 13. Valor promedio y niveles de significancia de las variables de riqueza (familias y especies), índices de diversidad de Alfa, Shannon, Simpson y de Equitatividad en los contrastes de los factores de variación, estación climática, condición de fertilidad y régimen de pastoreo de los tres tipos de pastizales. Franja altitudinal (200-400 msnm) Muy Muy, Nicaragua, especies herbáceas y arbustivas.

	Clima en las vegas			Clima en las planicies			Condición de fertilidad			Régimen de pastoreo		
	Seca	Lluvia	P > F	Seca	Lluvia	P > F	Vega	Planicie	P > F	Horro	Leche	P > F
Número de familias	8.7a	10.7b	0.0002	10.3a	12.9b	<0.0001	9.75b	11.64a	0.0003	11.70a	10.58a	0.8000
Número de especies	15.7a	20.2b	0.0002	18.4a	24.3b	<0.0001	18.00b	21.40a	0.0003	21.29a	21.59a	0.8100
Índice Alfa	4.21a	5.62b	0.0007	5.50a	7.16b	<0.0001	4.92b	6.33a	0.0001	6.36a	6.30a	0.8400
Índice de Shannon	1.73a	1.78a	0.6800	2.06a	2.39b	<0.0001	1.73b	2.23a	<0.0001	2.23a	2.22a	0.8600
Índice de Simpson	4.12a	4.24a	0.7900	6.12a	8.2b	<0.0001	4.22b	7.20a	<0.0001	7.15a	7.24a	0.8700
Índice de equitatividad	0.44a	0.41a	0.1700	0.50a	0.52b	0.0007	0.42b	0.51a	<0.0001	0.51a	0.52a	0.8000

4.4 Tendencias en la variación general de los rasgos funcionales de las plantas

Las frecuencias de la variación de los rasgos funcionales en el ACP mostraron asociación con los factores de variación entre los tratamientos y las variables ambientales. Los valores de los tres primeros ejes vectoriales o componentes principales fueron relativamente altos y en conjunto explicaron el 88% de la variación total de la matriz de los rasgos funcionales. (Cuadro 14)

Cuadro 14. Matriz de correlación ponderada entre los tres primeros ejes del análisis de componentes principales y las variables ambientales incluidas en el análisis.

Factores de variación y variables ambientales		Eje 1	Eje 2	Eje 3
Régimen de pastoreo	Ganado en producción	0.17	-0.33	-0.61
	Ganado horro	-0.17	0.33	0.61
Condición de fertilidad	Vegas del río	0.56	-0.44	-0.41
	Planicies intermedias	-0.56	0.44	0.41
Área (ha)		-0.09	0.31	0.20
Chapias/año		0.44	-0.25	-0.20
Área anegada del potrero (%)		-0.14	0.24	-0.30
Presencia de aguadero en el potrero		-0.21	-0.22	-0.04
Carga animal (UAha ⁻¹)		0.39	0.02	-0.24
Cobertura arbórea (%)		-0.41	0.11	-0.03
Días de ocupación/año		0.34	0.24	0.04
Varianza acumulada y explicada por los componentes principales (%)		0.42	0.74	0.88
Varianza explicada por las variables ambientales (%)		0.76	0.66	0.84

El eje 1 estuvo relacionado con la condición de fertilidad del sitio, el número de chapias al año y la cobertura arbórea y explicó el 42% de la variación total de los rasgos funcionales (Cuadro 14; Figura 10). Las variables ambientales asociados al eje 1, en el cuadrante positivo, fueron las vegas del río, que en promedio reciben 3 chapias al año y tienen 6% de cobertura arbórea. Los rasgos funcionales asociados a este eje fueron plantas altas (≥ 0.5 m), con crecimiento macollador y hojas distribuidas a lo largo del tallo con áreas foliares específicas altas y alta frecuencia de la forma de vida geofita. Los órganos de crecimiento clonal más frecuentes fueron tallos epigeos, yemas de regeneración sobre tallos y tubérculos en la raíz. La presencia de plantas glabras y de tallos poco foliados también estuvo asociada a este eje. Las variables ambientales asociadas al cuadrante negativo del eje 1 fueron las planicies intermedias, que en promedio reciben 2 chapias al año, y la cobertura arbórea varió entre el 7 y 27%. A este eje estuvieron asociadas las formas de vida fanerófitas y caméfitas, tallos ascendentes a postrados, área foliar específica baja y disposición de hojas como rosetas en la parte superior de los tallos. Los órganos de crecimiento clonal subterráneos asociados fueron bulbos, yemas adventicias en la raíz, tallos epigeos, tallos hipógeos y raíces partidas. Los tallos horizontales arraigados y las yemas de rebrote sobre el tallo aéreo fueron las estrategias de crecimiento clonal más frecuentes sobre el suelo. La espinosidad (número y longitud de las espinas) de los tallos fue una característica contrastante entre planicies intermedias y vegas del río.

El eje 2 estuvo relacionado con la condición de fertilidad del sitio y el régimen de pastoreo (Cuadro 14; Figura 10). El régimen de manejo del ganado horro y el área del potrero fueron las variables ambientales con mayor asociación al cuadrante positivo del eje 2. Los rasgos funcionales asociados a este eje fueron las formas de vida fanerofitas, camefitas y terofitas, tallos ascendentes a postrados, tallos con diámetros grandes. Hubo alta frecuencia de plantas sin órganos de crecimiento clonal y las estrategias secundarias de crecimiento clonal fueron subterráneas, dadas por la presencia de yemas adventicias y raíces partidas. El régimen de manejo del ganado en producción fue la única variable ambiental asociada al cuadrante negativo del eje 2. Los rasgos funcionales asociados fueron formas de crecimiento en forma de macolla, con hojas concentradas desde la parte media a superior de los tallos, glabras, sin sabores u olores que reduzcan su palatabilidad. La principal estrategia de crecimiento clonal fue subterránea, dada por la presencia de tallos epígeos.

La fracción de la varianza de los datos de rasgos funcionales que explicaron las variables ambientales incluidas en el RDA se presentan en el Cuadro 15. Se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de fertilidad ($P= 0.0020$), el régimen de manejo del ganado ($P= 0.0040$), el número de chapias al año ($P= 0.0040$), la cobertura arbórea, el área anegada del potrero ($P= 0.0300$) y la carga animal (0.0400). La variable días de ocupación del potrero al año presentó diferencias significativas marginales ($P < 0.10$). Las variables, presencia de aguadero en el potrero y área del potrero fueron excluidas de los análisis posteriores con el RDA ($P > 0.05$).

Los resultados de contrastar los factores de variación y las variables ambientales con la opción de adición de variables paso a paso con el RDA se presentan en el Cuadro 16. Los pastizales de las planicies intermedias presentaron diferencias significativas entre el manejo del ganado en producción ($P= 0.0020$) y el manejo del ganado horro ($P= 0.0020$), la carga animal ($P= 0.0200$) y la cobertura arbórea ($P= 0.0300$). El número de chapias anuales y el área anegada de los potreros presentaron diferencias significativas marginales ($P= 0.0600$ y $P= 0.0900$, respectivamente). Los pastizales pastoreados por ganado en producción presentaron diferencias significativas por las condiciones de fertilidad contrastantes entre las vegas del río y las planicies intermedias ($P= 0.0020$). El área anegada, el número de chapias al año y el área del potrero fueron también variables ambientales significativas ($P \leq 0.05$) al contraste de fertilidad edáfica.

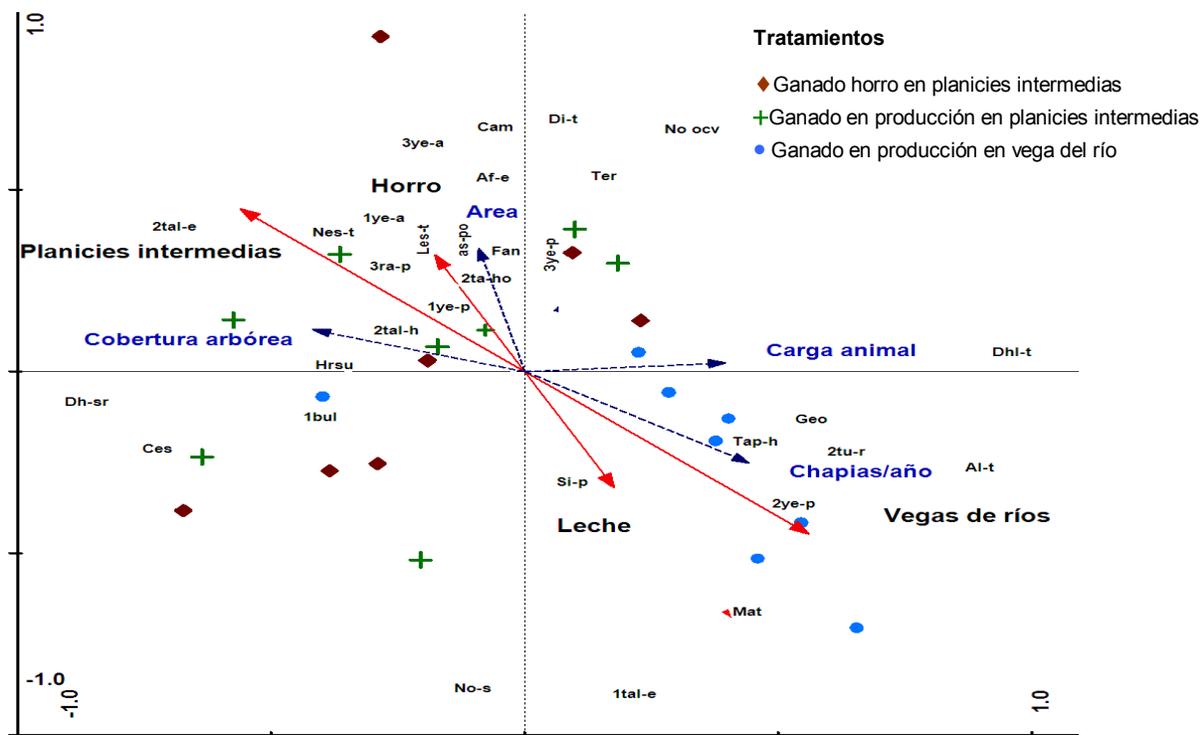


Figura 10. Asociación de los rasgos funcionales de las plantas significativos ($P < 0.05$) en la interpretación de los ejes vectoriales 1 y 2, generados con el análisis de componentes principales. Di-t diámetro del tallo; No-ocv sin órganos de crecimiento clonal; Ter terofitas; 3ye-p, estrategia terciaria-yemas en el tallo aéreo; Dh-t distribución de la hoja a lo largo del tallo; Geo geofitas; Tap-h tallo poco foliado; 2ye-p estrategia secundaria-yemas de plantas; 2tu-r estrategia secundaria-tuberculos en la raíz; Al-t altura total; Mat mata; 1tal-e estrategia primaria-tallos epigeos; Si-p no pubescente; No-s sin sabor; 1bul estrategia primaria bulbos; Ces césped; Dh-sr hoja distribuida-semiroseta; Hrsu hojas como roseta superior; 2tal-h estrategia secundaria tallos hipogeos; 1ye-p estrategia primaria-yemas en el tallo aéreo; 3ra-p estrategia terciaria-raíces partidas; 2ta-e estrategia secundaria-tallos epigeos; Nes-t Número de espinas en el tallo; 1ye-a estrategia primaria-yemas adventicias; Les-t longitud de las espinas en el tallo; as-po tallo ascendente a postrado; 2ta-ho estrategia secundaria-tallos horizontales sobre el suelo; fan fanerofitas; af-e área foliar específica; 3ye-a estrategia terciaria-yemas adventicias; cam camefitas.

Cuadro 15. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación que definieron los tratamientos y las variables ambientales significativas para el ordenamiento de los rasgos funcionales en el análisis de redundancia.

Factores de variación y variables ambientales	Valor F	Probabilidad
Vegas del río	8.26	0.0020
Ganado en producción	4.30	0.0040
Ganado horro	4.30	0.0040
Planicies intermedias	3.07	0.0020
Chapias/año	2.96	0.0040
Cobertura arbórea (%)	2.85	0.0300
Área anegada (%)	2.12	0.0300
Carga animal ($UAha^{-1}$)	1.96	0.0400
Días de ocupación/año	1.82	0.0900
Área (ha)	1.20	0.1400
Presencia de aquedero en el potrero	0.87	0.6800

Cuadro 16. Indicadores de la varianza de los contrastes entre los factores de variación, condición de fertilidad y régimen de manejo del pastoreo, y las variables ambientales significativas para el ordenamiento de las especies, con un análisis de redundancia.

Factores de variación y variables ambientales	Valor F	Pr < F
Dentro de planicies intermedias:		
Ganado horro	4.94	0.0020
Ganado en producción	4.94	0.0020
Carga animal (UAha ⁻¹)	2.12	0.0200
Cobertura arbórea (%)	1.99	0.0300
Chapias/año	1.76	0.0600
Área anegada (%)	1.82	0.0900
Dentro del régimen de manejo del ganado en producción:		
Vegas del río	6.72	0.0020
Planicies intermedias	6.72	0.0020
Área anegada (%)	2.82	0.0300
Chapias/año	2.16	0.0300
Área (ha)	1.92	0.0500

4.5 Variación individual de los rasgos funcionales de las plantas en respuesta a los tratamientos y factores de variación

Los 61 rasgos funcionales evaluados mostraron coeficientes de variación de diferentes magnitudes, sólo 6 de ellos presentaron valores inferiores al 20%. Los restantes se ubicaron en el rango (21 a 127%) (Anexo 5). De los 61 rasgos funcionales 45 se distribuyeron de forma normal (Kruskal Wallis $P \leq 0.05$) y 16 fueron transformados a una escala logarítmica.

En los pastizales de las vegas del río la vegetación fue de porte alto (≥ 0.5 m), macolladora con hojas de área foliar específica alta con frecuencia glabras. Una forma de vida también asociada a estos pastizales fueron las plantas geofitas. La estrategia más frecuente para el crecimiento clonal fueron los tallos epigeos. La presencia de yemas de rebrote en el tallo aéreo y de tubérculos en la raíz fueron estrategias secundarias (Cuadro 17).

En los pastizales de las planicies intermedias pastoreadas por ganado horro la altura de la vegetación fue baja (≤ 0.35 m), rastrera, con hojas de área foliar específica baja con sabores aromáticos y dispuestas en el tercio superior del tallo en forma de roseta. Las formas de vida frecuentes fueron camefitas, fanerofitas y terofitas, con tallos de diámetros grandes. Los órganos de crecimiento clonal fueron yemas de rebrote en el tallo aéreo y bulbos subterráneos. Los tallos horizontales arraigados, tallos hipogeos, tallos epigeos y las raíces partidas fueron estrategias clonales secundarias (Cuadro 17).

Los pastizales de las planicies intermedias pastoreadas por ganado en producción, la altura, la forma de crecimiento y los rasgos foliares fueron similares a los pastizales pastoreados por ganado horro.

Además se encontró alta frecuencia de plantas con tallos de crecimiento ascendente a postrado y tallos espinosos (en número y longitud de espinas). Las estrategias más frecuentes para el crecimiento clonal fueron tallos horizontales arraigados y tubérculos como tallo subterráneo; las estrategias secundarias fueron tallos epigeos, raíces partidas y yemas adventicias en la raíz (Cuadro 17).

Cuadro 17. Análisis de varianza de los rasgos funcionales en función de las diferencias entre los tratamientos, prueba de medias de Tukey y contrastes entre los factores de variación régimen de manejo del pastoreo y condiciones de fertilidad.

Rasgos funcionales	Efecto de tratamiento ($P \leq 0.05$)	Prueba de medias de Tukey			Contrastes entre los factores de variación	
		Vega	Horro	Leche	Horro vs Leche	Vega vs Planicie
Área foliar específica	0.0006	27.00a	24.04b	22.22b	0.1124	0.0002
Altura	<0.0001	55.40a	30.58b	30.20b	0.9403	0.0002
Número de las espinas en el tallo	0.0002	0.13b	0.92b	2.04a	0.0076	0.0001
Longitud de las espinas en el tallo	0.0218	0.16b	0.36b	1.60a	0.0261	0.0111
Diámetro del tallo	<0.0001	5.49b	14.1a	6.24b	<0.0001	0.5877
Forma de vida:						
▪ Camefita	0.0073	0.69b	3.94a	1.35b	0.0143	0.5053
▪ Fanerofita	<0.0001	1.52b	5.11a	1.54b	<0.0001	0.9735
▪ Geofita	0.0004	7.48a	2.38b	2.41b	0.9786	0.0005
▪ Terofita	<0.0001	0.92b	9.20a	1.51b	0.0002	0.7306
Forma de crecimiento:						
▪ Césped	0.0073	2.71b	18.20a	15.20a	0.5379	0.0131
▪ Macolla	<0.0001	54.20a	36.20b	43.40b	0.0862	0.0014
Distribución de la hoja en el tallo:						
▪ Hojas como una semiroseta	0.0520	14.97a	33.22a	34.21a	0.9081	0.0349
▪ Hojas distribuidas en el tallo	0.0485	48.1a	30.60a	26.70a	0.6603	0.0215
▪ Tallo poco foliado	0.0002	6.24a	0.21b	1.16b	0.4531	0.0005
▪ Hoja en roseta superior	0.0428	5.0a	13.20a	13.80a	0.8632	0.0241
Forma de crecimiento del tallo:						
▪ Tallo ascendente a postrado	0.0037	3.37b	3.50b	7.45a	0.0036	0.0580
Pubescencia foliar:						
▪ Hoja glabra	0.0013	16.30a	11.10b	19.94a	0.0008	0.7432
Químico cualitativo:						
▪ Hoja sin sabor	0.0207	69.8a	64.90b	79.80a	0.3351	0.0565
▪ Hoja con sabor aromático	0.0452	0.1a	8.30b	0.70a	0.0372	0.8701
Órganos de reproducción vegetativa:						
▪ Tallos horizontales_1	0.0520	19.24a	21.93a	31.73a	0.0989	0.0391
▪ Yemas de plantas_1	0.0359	0.77b	2.86a	1.14b	0.0429	0.6444
▪ Tallos epigeos_1	0.0251	59.10a	43.20b	43.01b	0.2320	0.0170
▪ Tubérculos en el tallo_1	0.0555	0.12a	0.29a	0.90a	0.1051	0.0425
▪ Bulbos_1	0.0019	0.00b	2.77a	1.14b	0.0241	0.1044
▪ Yemas adventicias_1	0.0452	0.00a	0.57a	0.46a	0.6260	0.0569
▪ Sin órganos crecimiento clonal	0.0115	0.18b	6.70a	0.50b	0.0104	0.8866
▪ Tallos horizontales_2	0.0472	0.23b	2.57a	1.27ab	0.1581	0.2553
▪ Yemas de plantas_2	<0.0001	5.50a	0.80c	3.74b	<0.0001	0.0004
▪ Tallos epigeos_2	0.0096	6.99b	11.90ab	17.90a	0.0781	0.0026
▪ Tallos hipogeos_2	0.0004	0.07b	1.17a	0.02b	0.0004	0.8603
▪ Tubérculos en la raíz_2	<0.0001	2.19a	0.35b	0.00b	0.2096	<0.0001
▪ Raíces partidas_3	0.0334	0.12b	0.43ab	0.70a	0.2008	0.0100
▪ Yemas adventicias_3	0.0520	0.04a	0.42a	0.61a	0.4193	0.0254

Letras distintas en las mismas filas indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$).

4.5.1 Variación en los rasgos funcionales y régimen de manejo del pastoreo

Las frecuencias de los rasgos funcionales en los pastizales de las planicies intermedias difieren debido al régimen de pastoreo, bajo el contraste de las medias del tratamiento horro versus tratamiento leche (Cuadro 17). La espinosidad del tallo (en número y longitud de espinas), mostró diferencias significativas ($P= 0.0070$; $P= 0.0200$, respectivamente) con valores altos en los potreros que soportan mayor carga animal (tratamiento leche). Las formas de vida fanerofitas, camefitas, terofitas y los diámetros de los tallos presentaron frecuencias superiores y significativas con menor carga animal (tratamiento horro) ($P < 0.0001$; $P= 0.0100$; $P= 0.0002$; $P < 0.0001$, respectivamente). Los tallos con crecimiento ascendente a postrado presentaron diferencias significativas ($P= 0.0030$) con alta frecuencia en el régimen de manejo del ganado en producción. La variación de la pubescencia foliar y el químico cualitativo fueron significativas al contraste entre los regímenes de pastoreo. Las hojas glabras ($P = 0.0008$) y la ausencia de sabores aromáticos ($P = 0.0300$) fueron más marcadas en las plantas de los pastizales de mayor carga animal (tratamiento leche). Las yemas de rebrote en el tallo aéreo fue un tipo de órgano frecuente para el crecimiento clonal y sus frecuencias contrastan entre los regímenes de pastoreo ($P = 0.0400$), siendo más frecuentes en el tratamiento horro. Las estrategias secundarias de crecimiento clonal estuvieron dadas por la presencia de bulbos en tallos subterráneos ($P = 0.0200$) y tallos hipógeos ($P= 0.0004$), en los pastizales con menor intensidad de pastoreo se encontraron las frecuencias más altas. Las yemas de rebrote en el tallo aéreo también representaron una estrategia secundaria de crecimiento clonal ($P < 0.0001$) con frecuencias altas en pastizales pastoreados por ganado en producción. La ausencia de órganos de crecimiento clonal fue contrastante entre los tipos de manejo del pastoreo ($P= 0.0100$), en los pastizales de ganado horro se encontraron las frecuencias más altas de plantas carentes de órganos de crecimiento clonal.

4.5.2 Variación en los rasgos funcionales y condición de fertilidad edáfica.

El Cuadro 17, bajo el contraste de las medias del tratamiento vega versus tratamiento leche, presenta la variación de los rasgos funcionales en las condiciones de fertilidad edáfica de los pastizales pastoreados por ganado en producción. El área foliar específica fue significativa a la condición de fertilidad edáfica ($P= 0.0002$) con valores altos en suelos fértiles (tratamiento vega). Se encontraron diferencias significativas en la altura ($P= 0.0002$); en los pastizales sitios fértiles la vegetación fue alta. Las espinosidad del tallo (en número y longitud de las espinas) fueron rasgos funcionales significativos ($P= 0.0010$; $P = 0.0100$, respectivamente) frecuentes en sitios de baja fertilidad edáfica. Dentro de las formas de vida estudiadas, las geofitas presentaron diferencias significativas debido al gradiente edáfico ($P= 0.0005$), su mayor frecuencia en los pastizales de las vegas del río. La formas de crecimiento de las plantas significativas por el gradiente de fertilidad edáfica fueron crecimiento rastrero ($P= 0.0100$) y macollador ($P= 0.0010$). La frecuencia alta de crecimiento rastrero estuvo

asociada a fertilidad edáfica baja, mientras que crecimiento macollador estuvo presente en sitios fértiles. Las disposiciones foliares en los tallos, como una roseta o similares y su distribución regularmente homogénea a lo largo de los tallos presentaron diferencias significativas entre las condiciones de fertilidad edáfica ($P= 0.0200$; $P= 0.0300$ y $P= 0.0200$, respectivamente). Asociados a las condiciones de fertilidad baja estuvieron los arreglos foliares en rosetas o similares; mientras que los arreglos de las hojas con distribución más homogénea sobre el tallo presentaron mayor frecuencia en sitios fértiles. La frecuencia de tallos escasamente foliados ($P= 0.0005$) se asoció a suelos fértiles. Los tallos con crecimiento ascendente a postrado ($P= 0.0020$), tuvieron frecuencias altas en pastizales de baja fertilidad. Tallos horizontales arraigados ($P= 0.030$), tubérculos como tallos subterráneos ($P= 0.0400$) y yemas adventicias en la raíz ($P= 0.0500$) variaron significativamente entre las condiciones de fertilidad edáfica y mostraron frecuencias altas en las condiciones de baja fertilidad. Al contrario la presencia de tallos epigeos ($P= 0.0100$) fue frecuente en sitios fértiles. Las estrategias secundarias de reproducción vegetativa representada en órganos como tallos epigeos, raíces partidas y yemas adventicias en la raíz difirieron por la condición de fertilidad edáfica ($P= 0.0020$; $P= 0.0100$; $P= 0.0200$, respectivamente) y mostraron frecuencias altas en las condiciones de baja fertilidad. Al contrario la presencia de yemas de rebrote en el tallo aéreo y de tubérculos en la raíz con niveles de significancia de ($P= 0.0004$; $P \leq 0.0001$, respectivamente) fueron frecuentes en sitios de baja fertilidad.

5 DISCUSIÓN

5.1 La vegetación herbácea y arbustiva de los pastizales del estudio

La identificación taxonómica de la vegetación es una dificultad en la realización de este tipo de estudios, dada la ausencia de colecciones de referencia en las zonas de trabajo particular, o en el mejor de los casos las colecciones existentes están incompletas. Esta problemática ha sido habitual en los estudios con recursos genéticos nativos (Jarvis y Hodgkin 1999). El 18% de las especies registradas no fueron identificadas taxonómicamente. Se enfatiza lo importante que resulta para el avance del conocimiento sobre la flora de Nicaragua realizar colecciones florísticas en áreas de pastizales y alteradas por diferente tipo de disturbios. En este sentido las colecciones botánicas realizadas en el desarrollo de este trabajo aportaron dos especies consideradas raras en la Flora de Nicaragua (⁴ Comunicación personal, Botánica, Dalia Sánchez, Herbario Nacional de Nicaragua).

La vegetación herbácea y arbustiva de los pastizales estudiados fue bastante rica en especies con una representación de dicotiledóneas superior a la reportada en otros estudios (Asteraceae, Mimosaceae,

⁴ Comunicación realizada por la Botánica Dalia Sánchez, 1 de febrero de 2005, CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Sterculiaceae, Acanthaceae y Euphorbiaceae). Por ejemplo Reis *et al.* (2001) en pastizales naturales del trópico estacional de Brasil, encontraron que las Poaceae representaron el 76% de la riqueza total de especies y las Leguminosae junto con las Compositae cubrieron sólo 9% adicional.

Del total de especies registradas, el 18% fueron exóticas. Aunque muchas de ellas son naturalizadas en el Neotrópico, en este estudio no se consideraron parte de la flora autóctona dado que dichas especies, al contrario, han reemplazado la flora nativa, como lo citaron Ellison y Evans (1999). En el contexto geográfico estudiado la considerable proporción de especies exóticas no es novedosa. Debido a que además de un efecto del pastoreo, esa proporción puede tener relación con la dispersión de semillas de gramíneas mejoradas que productores locales sugirieron haber realizado. Pero se desconoce si los pastizales estudiados han sido deliberadamente enriquecidos. De acuerdo a Milchunas *et al.* (1988) y Sarmiento (1992) en pastizales y sabanas como las del presente estudio, donde la historia de coevolución herbívoro-planta ha sido corta es frecuente la presencia de especies exóticas como una respuesta al pastoreo. Lo cual coincide con reportes en pastizales del Neotrópico (Tothill 1984), en las Pampas subhúmedas argentinas (Sala *et al.* 1986) y en las sabanas australianas (Mott *et al.* 1984).

Se dispone de pocos valores de referencia de la proporción de especies exóticas frecuente en pastizales con corta historia de pastoreo; un caso comparable es el de pastizales templados australianos (McIntyre y Lavorel 1994), donde la relación de especies nativas a exóticas (2.3:1) fue menor al promedio general de este estudio (4.0:1). Cabe destacar que esta relación en los pastizales de las vegas del río (3.5:1) fue menor al promedio general. Para interpretar la proporción de especies exóticas en este estudio se debe considerar que la historia evolutiva de pastoreo es reciente; probablemente, 40-60 años (CATIE-NORAD 2002); lo que es poco tiempo, sin embargo la proporción de especies exóticas presenta una tendencia similar a la de pastizales australianos, donde la historia de pastoreo data del último siglo.

El mayor número de especies exóticas se encontró en los pastizales de las vegas del río, donde estas presentaron abundancias altas e intermedias. De otro lado, el número similar de especies exóticas en los pastizales de las planicies intermedias puede explicarse en la variación ambiental. Por ello, es más interesante determinar las especies exclusivas y exóticas asociadas a cada tratamiento, que compararlos por su número de especies exóticas registradas.

Las especies exóticas exclusivas de los pastizales de ganado horro fueron poáceas de ciclo anual como *Ischaemum sp.*, *Eleusine indica* y *Echinochloa crusgalli*; herbáceas como *Portulaca oleraceae* (anual o bianual), dos taxas de la familia Astereaceae y una Oxalidaceae, no identificadas taxonómicamente, y al parecer anuales efímeras, dado que después de los tres primeros meses de la estación de lluvias, estas desaparecieron. Las especies exóticas exclusivas de los pastizales de ganado en producción fueron *Dichanthium sp.*, *Brachiaria humidicola*, *Echinochloa colona* y *Sorghum halepense* (Poaceae);

géneros y taxas adaptados a condiciones de inundación breve, mal drenaje y suelos poco permeables (Skerman y Riveros 1992).

El anegamiento y la intensificación estacional del pastoreo, fueron fuentes de variación asociadas a la presencia de especies exóticas en las planicies intermedias. En los estudios de McIntyre *et al.* (1995) en pastizales australianos también el encharcamiento y el intenso pastoreo fueron considerados disturbios. Con base en el concepto de disturbancia⁵ de Grime (1977), en este estudio los regímenes de pastoreo pueden considerarse disturbios, sin embargo falta incorporar la dimensión histórica del anegamiento para determinar si ese evento constituye un elemento perturbador nuevo en el ecosistema.

En las vegas del río, las condiciones de fertilidad edáfica pudieron limitar las proporciones de especies nativas, lo que puede estar relacionado con una alta disponibilidad de recursos que favorece las especies competitivas las cuales tienden a reemplazar la flora nativa. Según Sarmiento (1992) la flora de las sabanas del Neotrópico esta adaptada a la conservación de nutrientes, por sus bajos niveles de extracción de reservas. Por lo tanto, especies como las africanas han tenido éxito en el Neotrópico porque tienen tasa altas de utilización de nutrientes y en ese sentido son más competitivas. Además, en las sabanas africanas la estacionalidad climática es más drástica que en el Neotrópico, por lo que este régimen climático podría favorecerlas (Baruch *et al.* 1985). Cabe destacar que también las inundaciones recientes pudieron afectar drásticamente la vegetación nativa.

5.2 Principales fuentes de variación ambiental entre los pastizales estudiados.

En este estudio se identificaron algunas variables ambientales probablemente determinantes de la variación entre los tratamientos. Por ejemplo el anegamiento afectó la composición, riqueza y diversidad de especies, como también la distribución de sus rasgos funcionales. Las variables que estuvieron más relacionadas con el régimen de pastoreo fueron la cobertura arbórea, la frecuencia entre chapias, la carga animal y el área del potrero. A continuación se presenta una breve interpretación de dichas fuentes de variación.

El paisaje estudiado esta representado por planicies de pendientes intermedias, y en menor proporción por las vegas del río (Arauz 2005). Las vegas del río además de suelos fértiles, se caracterizan por su drenaje favorable, aspecto ambiental que también contrasta estos sitios con las planicies intermedias. Las planicies intermedias como una matriz de paisaje heterogénea tienen áreas mal drenadas, inmersas en áreas bien drenadas, lo cual refleja una variabilidad edáfica alta (Arauz 2005). El anegamiento en la

⁵ Relativo a cualquier evento que remueve o reduce la biomasa producida por el ecosistema.

estación de precipitación alta ha sido mencionado como un factor que limita drásticamente el pastoreo en regiones tropicales con estacionalidad climática (Anderson 1970 y Sarmiento y Vera 1977).

En las vegas del río la cobertura arbórea representa un 6.4% del área y está distribuida principalmente en las cercas, esto parece resultado del manejo de las especies que los productores consideran útiles como cercas vivas de sus potreros. En las planicies intermedias la cobertura arbórea fue en promedio del 14%, distribuida tanto en el área del pastizal como en las cercas. En general, en las planicies los árboles son principalmente remanentes, pero, además en los pastizales de ganado horro fueron frecuentes árboles con alturas y DAP bajos que pueden ser resultado de procesos de regeneración. La mayor cobertura arbórea se encontró en los pastizales pastoreados por ganado horro; lo cual constituye una estrategia deliberada del productor para afrontar la escasez forrajera al final de la estación seca. Por otra parte la menor cobertura arbórea en los pastizales de las vegas del río puede deberse a fuentes de variación diferentes a la intensidad del pastoreo. Por ejemplo, las inundaciones más recientes pudieron eliminar árboles en desarrollo y limitar el banco de semillas. También puede considerarse que la historia de uso de las vegas por su fertilidad edáfica ha sido influida por el manejo de cultivos de alta rentabilidad que pudieron representar presiones sobre el componente arbóreo.

Las chapias son uno de los tipos de control físico más antiguos para las especies no deseadas en un lugar determinado (Vitelli 2000) y puede considerarse que cumplen un papel complementario al del pastoreo, porque con ellas se reduce la competencia de las plantas por uniformización de su altura. Algunos productores las realizan de forma selectiva al eliminar las plantas altas no consumidas por los animales, beneficiando con ello la vegetación palatable. En la zona estudiada la frecuencia entre las chapias parece depender del valor que tiene el pastizal para el productor. Los productores de las vegas del río realizan más chapias al año que sus contrapartes en las planicies intermedias. De igual forma, cuando el pastizal es pastoreado por ganado en producción las chapias son más frecuentes aún en las planicies intermedias.

La carga animal que sostiene el pastizal es uno de los indicadores del régimen de manejo del pastoreo y aunque brinda información incompleta sobre la intensidad del uso de las áreas de pastoreo, es el indicador más factible de calcular con la limitación de registros de manejo que se presenta en la región (Yamamoto 2004). Cabe mencionar que el contraste por la intensidad de pastoreo de los pastizales de las planicies intermedias fue limitado. Esto puede verificarse porque los valores de la carga animal (referidos como unidades animales por hectárea) sólo difirieron en 0.2 UAha^{-1} , lo que es un contraste mínimo, más aún con la situación de alta variabilidad ambiental en la que se realizó este estudio.

El área del potrero según Heitschmidt (1993) se relaciona con la intensificación en el manejo del sistema de pastoreo. Esto coincide con los resultados de este estudio donde un régimen de pastoreo más intenso se realiza en los potreros de menor superficie. En las vegas del río los potreros en promedio de 3.8 ha, sostienen cargas animales de 1.18 UAha⁻¹, valor superior al estándar municipal y de las zonas ganaderas vecinas de Matiguas y Río Blanco (Yamamoto 2004). Mientras que en las planicies intermedias, potreros alrededor de 12 ha sostienen una carga animal de 0.5 UAha⁻¹.

5.3 Fertilidad edáfica, régimen de pastoreo, estación climática y composición botánica

Para describir y comparar la composición botánica de los pastizales se utilizó un CA y un CCA. Los factores de contraste fueron dos condiciones de fertilidad edáfica, dos regímenes de pastoreo y dos estaciones climáticas. Variables ambientales como área del potrero, número de chapias al año, cobertura arbórea, carga animal, días de ocupación anual, presencia de aguadero en el potrero y área anegada del potrero fueron incluidas en los análisis para evaluar su efecto relativo a los factores de contraste, sobre la composición de la comunidad de plantas.

Con el CA la varianza acumulada de los datos de especies explicada por el primero y segundo eje fue moderada (19% y 28%), aunque la varianza explicada por la relación de las especies con las variables ambientales fue superior (36% y 48%), lo que evidenció la importancia de evaluar los efectos del conjunto de variables ambientales sobre la composición. Con el CCA la varianzas acumuladas de los datos de especies de los primeros ejes fueron menores que en el CA (18% y 22%). El valor bajo de la varianza explicada de los datos de especies es común cuando se analizan datos de abundancia con un CCA (ter Braak 1986). Además puede tener relación con variables que no fueron incluidas en los análisis, por ejemplo las propiedades físicas del suelo, ó con la inclusión de variables cuya consistencia requiere ser verificada durante cierto tiempo. Por ejemplo las variables relacionadas con el régimen de pastoreo pudieron incluir variabilidad en la composición botánica a la escala del potrero. Aparte de los valores moderados de variabilidad explicada, el CA y el CCA siguen siendo técnicas apropiadas para describir la respuesta de las especies a gradientes ambientales (McCune y Grace 2002).

5.3.1 La condición de fertilidad edáfica

La condición de fertilidad edáfica fue el factor de contraste más determinante de la composición botánica de los factores de variación evaluados. Con el CA y el CCA el gradiente de fertilidad presentó correlaciones altas al primer eje de los ordenamientos (0.88; 0.90, respectivamente). El nivel de bases intercambiables y principalmente los niveles de P, son según Sarmiento (1992) los principales limitantes de la fertilidad en las sabanas Neotropicales. Las diferencias en las condiciones de fertilidad

explican parte de la variación en la composición botánica de los pastizales estudiados, pero probablemente esos resultados se refuerzan por sus diferencias en las propiedades físicas del suelo.

De las variables ambientales incluidas en el CA y CCA el número de chapias al año y la carga animal presentaron las correlaciones más altas con la condición de fertilidad edáfica. La frecuencia entre chapias fue mayor en los pastizales de las vegas del río y en los pastoreados por ganado en producción, lo cual puede indicar que la frecuencia entre las chapias está influida por la valoración que los productores tienen para sus grupos de pastoreo y para las áreas donde estos pastorean. Sobre la carga animal se tiene certeza que en la región estudiada, los pastizales que disponen de buenas condiciones topográficas y de fertilidad edáfica sostienen cargas animales más altas que en el promedio regional.

En las vegas del río, con una disponibilidad de nutrientes más alta, las especies abundantes, además de mantener alta productividad (CATIE-NORAD 2004, datos sin publicar), presentan rasgos que están asociados con una habilidad competitiva alta, por la cual potencialmente controlan la aparición de otras especies. Al contrario, en las planicies intermedias la composición del pastizal favorece las especies que presentan estrategias de tolerancia a la baja fertilidad edáfica, como a otros tipos de disturbio. La coexistencia de las especies, tanto en las vegas, como en las planicies, depende, tanto de la disponibilidad de nutrientes como del uso que las plantas les dan a estos. Los resultados de este trabajo coinciden con el enfoque utilizado por Grime (1977) y Grime *et al.* (1988) donde las especies se clasifican con relación a su estrategia ecológica primaria en un modelo de tres estrategias: competencia, estrés y disturbancia.

5.3.2 El régimen de manejo del pastoreo

De los factores contrastados el régimen de manejo del pastoreo fue el factor secundario en la composición botánica. En el CA y CCA este presentó correlaciones moderadas con el primer eje de los ordenamientos (0.50; 0.53, respectivamente); con el segundo eje las correlaciones fueron bajas (0.34; 0.40, respectivamente). De las variables incluidas en el CCA, el área anegada en la estación lluviosa fue la más correlacionada con el segundo eje (0.63) y esa correlación fue positiva con los pastizales de ganado en producción. El régimen de pastoreo afectó la composición botánica, así lo demostró su correlación con el primer eje (condición de fertilidad edáfica), como también las correlaciones moderadas de variables relacionadas con el manejo del pastoreo como chapias anuales y carga animal. Aunque los regímenes de manejo del pastoreo del ganado horro y en producción afectaron la composición, al parecer su efecto fue menor comparativamente con las diferencias composicionales explicadas por la condición de fertilidad edáfica. La interpretación del efecto del régimen de pastoreo en la composición botánica debe ser cautelosa dada la variación incluida por el anegamiento.

Previamente se presentó que algunas prácticas de manejo del pastizal y del pastoreo están influidas por la valoración que tienen los productores de sus grupos de ganado horro y en producción y de las áreas donde esos grupos pastorean. Se puede considerar que el productor orienta sus prácticas y maneja sus tipos de animales para aprovechar el potencial productivo de sus diferentes pastizales. Por lo tanto, ambos, la condición de fertilidad edáfica (un componente de la productividad) y el régimen de manejo del pastoreo al parecer están asociados. Una variable que afectó la interpretación del régimen de pastoreo sobre el cambio composicional fue el anegamiento en la estación lluviosa. Lo cual afectó la frecuencia de algunas especies y modificó la composición botánica. La asociación entre el régimen de manejo del ganado en producción y los pastizales con las áreas anegadas de mayor tamaño al parecer son una oportunidad que los productores han aprovechando, por la mayor disponibilidad de biomasa que pueden ofrecer esos lugares durante la estación seca (obs. per). En esos casos la composición botánica del pastizal podría influir en las decisiones del productor sobre el grupo de animales a pastorear.

En síntesis, la composición botánica estuvo afectada por el régimen de manejo del ganado horro y en producción, el cual fue un factor complejo y variable, debido a su estrecha relación con el productor y la valoración que da a su tipos de ganado y a sus pastizales. Además del régimen de manejo del ganado, el número de chapias, la carga animal y el anegamiento fueron fuentes de variación adicionales que afectaron la composición botánica de los pastizales en las planicies intermedias.

5.3.3 La estación climática

La estación climática mostró correlaciones bajas con los dos primeros ejes de ordenamiento en el CA y CCA. Las correlaciones más altas fueron con el tercero y cuarto eje cuando se analizaron en conjunto los tres tipos de pastizales. Pero como lo demostraron los resultados del CCA con la adición de variables paso a paso, la estación climática afectó significativamente la composición en las planicies intermedias, donde las primeras lluvias modificaron las frecuencias de las especies más abundantes en la estación seca. Algunas especies que redujeron su frecuencia fueron *B. pyramidatum*, e *H. rufa*, otras como *O. burmannii*, *P. plicatulum*, *D. aristatum* aumentaron sus frecuencias, también hubo excepciones con especies que variaron poco sus frecuencias entre las estaciones climáticas como *S. jusisseana*, *S. atrolineata* e *I. jamaicensis*. El cambio de estación seca a lluviosa, incrementó la dificultad de identificación taxonómica, sobre todo en las plantas cuya apariencia al inicio del desarrollo no es afín a su aspecto adulto, lo cual pudo ocasionar errores en las frecuencias relativas de algunas especies.

Un efecto visible del cambio de estación seca a lluviosa en la composición botánica de las planicies intermedias fue la emergencia de un grupo diverso de especies anuales, al inicio de la estación lluviosa. Esto se relaciona con la duración variable de la estación seca en la zona, donde en algunos años el déficit hídrico marcado fue de sólo 2 meses y en otros, alcanzó los 6 meses (CATIE-NORAD 2002). Dichos periodos críticos y la escasez de forraje para afrontarlos, usualmente causan modificaciones en el régimen de pastoreo, en muchos casos sobrepastoreo (Barker y Caradus 2001). El agotamiento de las reservas de la vegetación de los pastizales al final de la estación seca parece ser la causa principal del alto número de especies anuales registradas al inicio de la estación de lluvias.

Las alta frecuencia de especies anuales en los pastizales de ganado horro puede deberse a los periodos de ocupación anual largos que soportan estas áreas en comparación con las utilizadas por el ganado en producción. Otras causas pueden ser las alternativas mencionadas por los productores para afrontar el déficit forrajero en la estación seca. Por ejemplo la modificación temporal del tamaño del hato y grupos de pastoreo y el alquiler de pastizales para parte del ganado, sugieren la tendencia de mantener un grupo de pastoreo único, usualmente asignado a los pastizales de ganado horro. Dichos pastizales en áreas grandes y alta cobertura arbórea ofrecen posibilidades de consumo de rebrotes de la vegetación herbácea, además de las posibilidades para el ramoneo de follaje y frutos. Según Goldstein y Sarmiento (1987), el pastoreo por períodos de ocupación largos en sabanas con 3 a 7 meses de sequía, expone el pastizal a la defoliación en diferentes estados fenológicos y reduce la capacidad de rebrote de las especies palatables. Lo anterior explicaría las frecuencias altas de especies anuales en los pastizales de ganado horro, los cuales de forma temporal han soportado modificaciones en el régimen de pastoreo por las fluctuaciones en la duración y distribución de las lluvias.

5.4 Fertilidad edáfica, régimen de pastoreo, estación climática y la diversidad de especies.

La riqueza y los índices de diversidad evaluados estuvieron afectados por el gradiente de fertilidad edáfico. La riqueza y la diversidad fueron más altas en los pastizales de las planicies intermedias que en las vegas del río (Cuadro 12). Estos resultados coinciden con los modelos de productividad y riqueza de especies disponibles en Grubb (1986) y Grime (1998) y son consistentes con los hallazgos de McIntyre y Lavorel (1994), que sugieren menor riqueza de especies en suelos fértiles. En las vegas del río la disponibilidad de nutrientes y agua fueron posiblemente el eje de las interacciones competitivas entre las especies, lo que puede asociarse a que las especies más competidoras limiten la presencia de otras menos competidoras. En las planicies intermedias, las especies presentes al parecer toleran más estrés, sin que las interacciones de competencia entre ellas excluyan el crecimiento de otras. Sin embargo, la edad del pastizal, variable que no fue evaluada puede tener efecto en estos resultados. Los pastizales de las vegas como producto de las inundaciones recientes, pueden tener

menor riqueza de especies comparado con los pastizales de las planicies donde su edad o historia del pastoreo es más larga. El abandono de la ganadería en la región central de Nicaragua durante la guerra (INTA 1998), también pudo tener efecto sobre la alta riqueza de especies en los pastizales de las planicies intermedias.

En las planicies intermedias el régimen de pastoreo no afectó los índices de diversidad de especies. Esa ausencia de significancia del régimen de pastoreo, fue interpretada por la amplia variabilidad ambiental presente en las planicies intermedias. Los tipos de variación ambiental que pudieron afectar el cambio composicional fueron: el anegamiento asociado a los pastizales de ganado en producción y la intensificación del régimen de pastoreo del ganado horro durante la estación seca. Ambas variables pudieron incrementar la riqueza de especies adaptadas a dichas condiciones y en consecuencia los dos tipos de pastizales pudieron presentar índices de diversidad altos y similares entre si. El drenaje deficiente y la defoliación intensiva en esos pastizales parecen ser dos tipos de disturbancia (bajo las definiciones de Grime), que pudieron incrementar las oportunidades de colonización de especies adaptadas a dichas condiciones al favorecer la heterogeneidad espacial de los pastizales.

Los resultados de este estudio están incompletos porque se abarcó sólo la estación lluviosa temprana y se desconoce si la abundancia de las especies en la estación lluviosa tardía favorece patrones similares de riqueza y diversidad a los encontrados al inicio de la estación lluviosa. Tampoco se conoce el papel que tiene el incremento en las frecuencias relativas de las especies más abundantes y palatables sobre los patrones de abundancia de las especies perennes poco abundantes y de las efímeras. Hasta ahora los resultados de este estudio son coherentes con otros estudios que han evaluado el efecto del cambio de estación climática en la riqueza de las especies (Sternberg *et al.* 2000). Para avanzar a un conocimiento que permita mejorar el manejo de los pastizales de las planicies intermedias sometidos a la estacionalidad climática, será útil reflexionar sobre el significado ecológico y productivo de contar con pastizales más diversos en especies. En la región estudiada los incrementos en la riqueza de especies basados en la emergencia de especies anuales al inicio de la estación lluviosa son considerados negativos por productores y técnicos locales, porque dichas especies no presentan potencial forrajero.

Aunque el régimen de pastoreo no afectó la riqueza, ni la diversidad de especies, por la asociación entre anegamiento y ganado en producción y la alteración estacional del manejo del ganado horro, puede considerarse que la variación en la riqueza y la diversidad de especies, al igual que se presentó con la composición, fueron en parte efectos coligados entre la estación climática y el manejo del pastoreo. Este tipo de efecto, de alteración en la intensidad de pastoreo y eventos climáticos estacionales en el que ambas alteraciones ocurren fueron reportados por Smith *et al.* (1996) en pastizales mediterráneos y templados con alta riqueza de especies.

En las vegas del río el cambio de estación seca a lluviosa incrementó significativamente la riqueza de especies, familias y la diversidad según el índice Alfa, pero no se encontró efecto en los índices de diversidad de Shannon, Simpson y de Equitatividad. Lo anterior puede corresponder con la interpretación de la curva rango-abundancia presentada (Figura 7). Al parecer las especies con las mayores frecuencias relativas durante la estación seca presentaron poca variación de sus abundancias en los primeros meses de la estación lluviosa. Los índices de diversidad de Shannon y Simpson ponderan la abundancia proporcional de las especies abundantes, pero son poco sensibles a los cambios en las frecuencias de las especies poco abundantes. Al contrario, el índice Alfa es sensible a los cambios en las abundancias de todas las especies, incluso de las poco abundantes o raras (Magurran 1988). La equitatividad no fue afectada por la variación estacional porque este índice se calculó con base en el índice de Shannon.

5.5 Tendencias generales de la variación de los rasgos funcionales de las plantas

Al igual que en la composición y diversidad de especies, la tendencia general en la variación de los rasgos funcionales por el efecto de la condición de fertilidad edáfica fue alto, comparado con el efecto del régimen de pastoreo. Así lo indicaron las correlaciones altas del gradiente de fertilidad con los dos primeros componentes principales. Las correlaciones del régimen de pastoreo fueron moderadas con el componente principal dos y altas con el componente principal tres, que explica en términos relativos menor varianza que los primeros componentes del ordenamiento en el PCA. El régimen de pastoreo fue el factor de variación secundario y al parecer está asociado con el gradiente edáfico. Esa probable asociación entre ambos factores ha sido discutida previamente. Los productores direccionan sus condiciones de fertilidad y el manejo del pastoreo hacia un gradiente productivo, donde las áreas de mayor potencial son pastoreadas por ganado en producción y las áreas con diversas limitaciones para la producción son asignadas al ganado horro.

En la interpretación de la variación funcional, varias variables ambientales fueron significativas como lo demuestran los resultados del RDA (Cuadro 15) y de contrastar los factores de variación con la opción de adición de variables paso a paso en ese mismo tipo de análisis (Cuadro 16). Los tres tipos de pastizales estudiados difirieron en la frecuencia entre las chapias, el porcentaje de área anegada en la estación lluviosa, el porcentaje de cobertura arbórea y la carga animal que sostienen.

5.6 La fertilidad edáfica y la distribución individual de los rasgos funcionales de las plantas

Con relación a las hipótesis, se confirma la asociación entre los suelos poco fértiles de las planicies intermedias con la alta frecuencia de rasgos morfológicos o estrategias asociadas con la conservación de los nutrientes tales como: altura baja, forma de crecimiento rastrera, área foliar específica baja y

variedad de órganos subterráneos para el crecimiento clonal y la reserva de nutrientes (Tilman 1988; Berendse y Elberse 1990; Laca *et al.* 2001, Cornelissen *et al.* 2003, Klimes y Klimesova 2004). Además se encontró asociación entre los suelos fértiles de las vegas del río con estrategias para la recuperación de tejidos luego de la defoliación y las mayores tasas de crecimiento con rasgos como: planta alta (≥ 0.5 m), forma de crecimiento macolladora, tallo foliado uniformemente, área foliar específica alta y presencia de órganos de crecimiento clonal subterráneos para asegurar la persistencia de la planta (Berendse y Elberse 1990; Sarmiento 1992; Kleyer 1995; Dawson *et al.* 2000; Cornelissen *et al.* 2003).

5.6.1 Respuestas funcionales de las plantas en suelos fértiles.

La presencia de plantas altas (≥ 0.5 m) en los pastizales de las vegas fue significativamente mayor que en los pastizales de las planicies. Con base en el marco conceptual de estrategias de Grime, el rasgo altura de la planta ha sido usado como un indicador de la habilidad competitiva de la planta. Berendse y Elberse (1990) sugirieron que en ambientes con disponibilidad de nutrientes y agua, las plantas aprovechan su uso con tasas altas de crecimiento. La tolerancia a la defoliación frecuente e intensiva, por ejemplo de *P. maximum* e *H. rufa* (gramíneas africanas, naturalizadas), se sustenta en su crecimiento compensatorio y sus tasas altas de recuperación foliar cuando crecen en sitios poco limitados por recursos (Sarmiento 1992). Pero los mecanismos de dominancia competitiva han sido poco estudiados con la flora nativa de pastizales y sabanas del Neotrópico.

Además de la altura, la forma de crecimiento y la disposición de las hojas en los tallos fueron rasgos morfológicos que estuvieron más representados en las vegas. La forma de crecimiento cespitosa (plantas macolladoras, que forman matas) de acuerdo a Sarmiento (1992) es frecuente en las especies de habilidad competitiva alta, asociada a la captación de luz y al uso de los recursos bajo el suelo (nutrientes y agua). Lo cual en parte se presenta por la exclusión que pueden realizar a otras formas de crecimiento por la hojarasca que acumulan. La estructura de la copa de la planta y la disposición de su biomasa entre hojas y tallos (Kleyer 1995) conjugados con diferentes formas de crecimiento fueron expresiones de las plantas de diferentes estrategias fotosintéticas. En las vegas del río se conjugaron plantas altas, con crecimiento macollador y distribución foliar regularmente uniforme a lo largo de los tallos. Este conjunto de rasgos refleja una amplia distribución de la estrategia fotosintética y un uso eficiente del espacio vertical.

El área foliar específica es una de las principales variables que afectan el crecimiento de las plantas, principalmente a través del cambio en la tasa de área foliar (por ejemplo la tasa de área foliar a el peso seco de la planta total) y la eficiencia del uso del nitrógeno fotosintético (Bultynck *et al.* 1999). En ese estudio el valor relativamente alto de SLA ($27 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$) de las plantas de las vegas del río puede

interpretarse por la cierta disponibilidad de recursos (nutrientes y agua) en esos sitios. Además según Cornelissen *et al.* 2003, los valores altos de SLA se han asociado con menor inversión de los recursos fotosintéticos en defensas foliares. Aunque el valor del SLA de las plantas de las vegas del río conjuga los valores de las especies que representaron aproximadamente el 80% de las abundancias relativas totales, se destaca que ese grupo incluyó valores de 3 taxas Poaceae exóticas y de 10 taxas nativos. En ese sentido el valor de SLA se debe tanto a especies nativas como exóticas.

Pocos estudios han relacionado la presencia de diferentes de órganos de crecimiento clonal con gradientes de recursos o de fertilidad para el crecimiento vegetal. Pero varios autores (Weiher *et al.* 1998, Dawson *et al.* 2000) señalan que una alta diversidad de estrategias para el crecimiento clonal asegura la persistencia y la tasa de respuesta y recuperación rápida a diferentes disturbios. En las vegas del río la presencia de tallos epigeos y tubérculos en la raíz fueron los órganos de crecimiento clonal más frecuentes. Los tallos epigeos son una reserva de nutrientes y garantizan la propagación y extensión cerca al núcleo original de la planta, asegurando su perennidad, pero no su prolongación y crecimiento (Serebrjakov y Serebrjakova 1965). Por ello son considerados poco eficientes para la persistencia y la expansión de las plantas en el plano horizontal (Klimes y Klimesova 2004).

De otro lado, aunque la vega del río cuenta con cierta disponibilidad de recursos, varias plantas poco emparentadas presentaron tubérculos en la raíz, un órgano para la reserva de nutrientes. Según Klimes y Klimesova (1999) dicho órgano es frecuente en plantas sometidas a disturbios o estacionalidad climática crítica. Por ello su presencia pudo deberse a los disturbios causados por las inundaciones recientes. Además de los órganos clonales mencionados, las especies perennes no gramíneas presentaron con frecuencia banco de yemas sobre el tallo, que permiten la ramificación y expansión horizontal. Otros rasgos frecuentes y significativos en las vegas del río fueron las plantas geofitas y la presencia de tallos poco foliados. Pero de estos rasgos se desconoce su asociación con gradientes de fertilidad o de recursos edáficos y se considera que su presencia se debe a taxas particulares dentro del grupo de especies evaluados y no a una respuesta funcional del conjunto de plantas del pastizal.

La plantas geofitas se han asociado a ambientes ampliamente disturbados, donde su altura baja y estrategias de reserva subterráneas le permiten ser competitivas (McIntyre *et al.* 1995). En este estudio la presencia de geofitas, pudo relacionarse con la alteración ocasionada por los depósitos aluviales recientes entre los que pudo llegar variedad de tubérculos que pueden explicar su abundancia en las vegas del río. Según Grice y Campbell (2000) los mecanismos de dispersión de estructuras vegetativas a través de ríos e inundaciones son una de las formas de invasión de especies más comunes. En las sábanas africanas, las geofitas se han clasificado como un grupo funcional contrastante de los demás

por sus características exclusivas en longevidad y fenología que las diferencia del resto de plantas comunes en áreas de pastoreo, además esas especies generalmente son tóxicas (Scholes *et al.* 2000).

5.6.2 Respuestas funcionales de las plantas ante fertilidad edáfica baja

En los pastizales de las planicies intermedias, las plantas crecen sobre una matriz de paisaje heterogénea, en la que es posible encontrar plantas herbáceas de diversas alturas a la escala del potrero, pero cuyo patrón general no superó los 0.35 m. La vegetación arbustiva ($DAP \leq 8$ cm.) no defoliada por el ganado que no ha sido cortada durante las chapas presenta una altura promedio de 1.4 m. Sin embargo, cuando este tipo de arbustos ha sido cortado recientemente, su altura no supera la alcanzada por la vegetación herbácea. Por la asociación que existe entre sitios de baja fertilidad edáfica y disponibilidad de agua sometidos a pastoreo, con plantas herbáceas y arbustivas de porte bajo, la altura de la planta se considera una estrategia para minimizar la pérdida de nutrientes en pastizales y sabanas (Berendse y Elberse 1990). Tilman (1988) sugirió que en ambientes poco fértiles la principal estrategia competitiva es por agua y nutrientes del suelo, por ello, las plantas no invierten sus productos fotosintéticos en órganos como tallos y hojas, sino principalmente en órganos de asimilación subterráneos que aseguran la obtención de nutrientes, en consecuencia las plantas son de portes bajos.

De otro lado, los ambientes de baja fertilidad de las planicies parecen favorecer el establecimiento de vegetación leñosa, no palatable, generalmente fijadora de nitrógeno, así por ejemplo, se encontraron tres Mimosáceas nativas con frecuencias relativas altas en esos pastizales. Varias especies de esta familia botánica se han identificado como altamente tolerantes a la baja fertilidad edáfica y al estrés climático (Goldberg 1982).

Al igual que la altura baja, la forma de crecimiento en matorros bajos (césped) fue un rasgo común en las plantas de las planicies intermedias. De acuerdo a Sarmiento (1992) dicho hábito de crecimiento caracteriza la vegetación de sabanas hiperestacionales en la distribución de las lluvias, donde las plantas están sujetas a dos formas de estrés, sequía y exceso de agua durante un ciclo anual. En las planicies intermedias el estrés del exceso de agua en la estación lluviosa se hace crítico por las propiedades físicas limitantes de estos sitios. La fisonomía herbácea de estos pastizales es de una cubierta regularmente continua, donde las plantas presentan estrategias de propagación horizontal que potencialmente les da competitividad en la captación de recursos del suelo. Aunque la forma de crecimiento en matorros bajos fue el patrón general en los pastizales de las planicies, también se encuentran plantas con forma de crecimiento macolladora.

La disposición foliar frecuente en las planicies intermedias fue el crecimiento compacto o regularmente compacto de las hojas en la parte media a superior de los tallos, de forma similar a una roseta.

McIntyre *et al.* (1995) asoció este tipo de disposición foliar con sitios afectados por diferentes disturbios, incluyendo el pastoreo. Aunque la disposición foliar similar a una roseta o similares, fue significativamente asociada a las planicies intermedias, este resultado fue interpretado con cautela porque este rasgo funcional fue uno de los que presentó coeficientes de variación estadística más alto.

Los rasgos funcionales significativos por su asociación con las condiciones de fertilidad baja, concuerdan con la estrategia conservadora de recursos sobre el suelo (en tallos y hojas), contrario a las tasas altas de crecimiento de las plantas en las vegas del río. La relación de los rasgos funcionales de las plantas con alturas bajas, formas de crecimiento en matorros bajos y la disposición foliar en rosetas o semirosetas, además de ser mecanismos morfológicos de adaptación a sitios de baja fertilidad, también son estrategias de resistencia a la herbivoría. Dado que estos arreglos o disposiciones de tallos y hojas en la planta no favorecen la selectividad animal. Por ejemplo para el ganado bovino la vegetación que produce bocados pequeños, tiende a ser rechazada en comparación con las plantas que por su disposición foliar y tamaño de los órganos individuales ofrecen bocados grandes (Laca *et al.* 2001).

El área foliar específica calculada sobre el promedio de las plantas en las planicies intermedias presentó un valor bajo ($22 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$) en comparación con el reportado para las vegas del río. Una baja área foliar por unidad de peso, según Cornelissen *et al.* 2003 corresponde con una relativa alta inversión de los productos fotosintéticos en defensas foliares, particularmente con hojas de tasas de crecimiento bajas y mayor longevidad de las mismas. Por lo anterior una baja SLA en las plantas de las planicies intermedias puede indicar una baja palatabilidad del forraje que según Coley *et al.* 1985 se asocia con el desarrollo de tejidos foliares estructuralmente densos.

Una serie de órganos de crecimiento clonal se encontró asociada a los sitios de fertilidad baja, de los cuales las frecuencias más altas fueron para tallos horizontales enraizados, yemas adventicias en la raíz y tubérculos en los tallos subterráneos. Klimes y Klimesova (2004) se refirieron a la representación y magnitud de los órganos de crecimiento clonal como determinantes en la persistencia de las plantas sometidas al pastoreo. Los tallos horizontales enraizados fueron el principal mecanismo de las plantas para explorar diferentes nichos en el pastizal. Las plantas que presentaron este tipo de órgano pueden interpretarse como competidoras por la exclusión que pueden ocasionar a otras plantas. Hamdoun (1972) destacó el papel fundamental que tienen las yemas adventicias en la raíz para la regeneración después eventos severos de disturbio. Según Klimesova y Klimes (2004), las especies que pueden regenerarse con este tipo de yemas sólo son comunes en ambientes ampliamente disturbados. De forma similar los tubérculos en los tallos subterráneos, además de su función de reserva de carbohidratos (Salisbury y Ross 1992) son una estrategia eficiente para la translocación de nutrientes al rebrote cuando la porción área de la planta es dañada drásticamente.

La espinosidad (cantidad y longitud de las espinas) fue evaluada en órganos como tallo y hoja; también se evaluó en flor y fruto pero su presencia fue nula. 13 taxas presentaron espinas en los tallos, las hojas o en ambos, lo que representó solo un 7% del total de la riqueza de especies, pero varias de esas especies presentaron bajas frecuencias relativas (≤ 1). Por ello, la asociación de la espinosidad de los tallos con los factores de variación estudiados no fue una respuesta funcional. Por el contrario parece depender de condiciones particulares, por ejemplo el anegamiento. En el caso de los pastizales del ganado en producción en las planicies intermedias, el anegamiento favoreció la presencia de especies tolerantes a esas condiciones entre las cuales se encontraron dos especies con tallos espinosos; una Hydrophyllaceae herbácea y una Mimosaceae arbustiva, con frecuencias relativas intermedias.

5.7 El régimen de pastoreo y la distribución individual de los rasgos funcionales de las plantas

En los pastizales del ganado horro, las plantas (excepto poáceas y ciperáceas) presentaron tallos de mayor diámetro que en los pastizales del ganado en producción. pero el número de chapias al año, limita interpretar el diámetro del tallo como una respuesta al régimen de pastoreo, porque hubo menor frecuencia entre chapias en los pastizales de ganado horro. Además, aunque en este estudio no se determinaron diferencias entre los tipos de chapias (altura de corte, poda selectiva), es posible que en los pastizales de ganado en producción, las chapias se dirijan a las especies no palatables. Por lo tanto, en los potreros del ganado horro, las plantas tendrán mayor permanencia en el pastizal y en consecuencia sus tallos pueden presentar diámetros mayores que en los pastizales del ganado en producción.

Según McIntyre y Lavorel (1994) los regímenes de pastoreo intensos reducen la abundancia de formas de vida camefitas y fanerofitas. En este estudio se confirmó la correlación de menor frecuencia de esas formas de vida con cargas animales altas, lo que funcionalmente esta relacionado con la alta exposición a la herbivoría que presentan sus yemas de rebrote. Los potreros de ganado en producción presentaron las proporciones más bajas de camefitas y fanerofitas. Sin embargo, la presencia de áreas anegadas en esos pastizales también pudo alterar parcialmente esos resultados. Además, debe considerarse que los pastizales de ganado en producción tienen mayor frecuencia entre chapias que los de ganado horro, lo que también pudo limitar la abundancia de dichas formas de vida. En los pastizales de ganado horro, que por el valor de la carga animal tienen menor intensidad de pastoreo la frecuencia de camefitas y fanerofitas fue alta, lo cual coincide con los modelos de estrés perturbación de Grime (1977). Considerando las diversas fuentes de variación, la interpretación funcional de las frecuencias de camefitas y fanerofitas debe ser cautelosa, porque se tiene poco conocimiento sobre la magnitud o intensidad de la alteración del régimen de pastoreo del ganado horro al final de la estación seca.

Otra forma de vida con frecuencias altas en los pastizales de ganado horro fueron las plantas terofitas. En varios estudios, estas se han asociado con ambientes disturbados por pastoreo (McIntyre *et al.* 1995, Critchley *et al.* 2002). En este estudio, aunque los pastizales de ganado horro presentaron cargas animales bajas su período de ocupación anual fue más largo que en los de ganado en producción; además han sido sometidos a alteraciones estacionales en la intensidad del régimen. Ambos antecedentes evidencian que los pastizales del ganado horro soportan mayor intensidad de pastoreo y en este contexto la respuesta funcional del incremento de las plantas terofitas en pastizales disturbados por pastoreo (estrategia R) compatibiliza con el modelo de estrategias de las plantas de Grime (1977).

Los tallos ascendentes a postrados fueron frecuentes en los pastizales de ganado en producción. Ese tipo de tallo se ha asociado con adaptaciones de las plantas a condiciones donde un crecimiento erecto no es favorable debido a la mayor exposición a la pérdida de biomasa foliar, sumado en el caso de algunas formas de vida al daño de las yemas para el rebrote. En consecuencia los tallos elongados y flexibles en las plantas representan una ventaja morfológica (Flores 1989) y competitiva por la posibilidad de extensión en el plano horizontal y de competencia por luz. Este tipo tallo, al mismo tiempo presenta la ventaja de un crecimiento decumbente que permite a la planta competir en el plano vertical. Los tallos ascendentes a postrados fueron frecuentes tanto en las plantas asociadas con áreas mal drenadas como bien drenadas. Por ello, la relación significativa de este tipo de crecimiento del tallo con los pastizales de ganado en producción, fue principalmente una respuesta funcional al pastoreo.

En los pastizales pastoreados por ganado horro fue alta y significativa la frecuencia de hojas con sabores y olores aromáticos. Lo que puede deberse a la presencia de compuestos terpenoides o aceites esenciales volátiles. Un terpenoide conocido como Glaucolida A, es parte de los extractos amargos de las Asteraceae y se ha reconocido que su sabor limita la herbivoría de mamíferos e insectos masticadores (Salisbury y Ross 1992). Varios compuestos fenólicos y afines presentan propiedades aromáticas. Las cumarinas son un tipo de compuesto fenólico volátil que causa olor a heno recién cortado, mientras que otras, pueden inhibir la germinación (Murray *et al.* 1982). Referido a las Poaceae Skerman y Riveros (1992) atribuyeron la pérdida de palatabilidad de especies tropicales de los géneros *Bothriochloa* y *Eragrostis* a la presencia de follajes con olores y sabores aromáticos. Una revisión de Gómez y Rivera (1995) sobre especies no deseadas en el cultivo del café y comunes en sitios alterados, reportó la presencia de aceites esenciales y oleorresinas en *Ageratum conizoides* y otras especies de los géneros *Sida*, *Momordica*, *Oxalis*, *Spilanthes* y *Chenopodium*, donde la familias, Asteraceae, seguida de Labiataceae, Cucurbitaceae y Malvaceae fueron representadas por más de una especie.

Los antecedentes presentados muestran fuerte asociación entre la presencia de los compuestos aromáticos con algunas familias y géneros específicos. En ese sentido, la alta frecuencia de dichos compuestos en los pastizales de ganado horro, puede ser principalmente una consecuencia de la composición botánica. En efecto, las familias Asteraceae y Labiataceae presentaron abundancias relativas altas (11 y 3%, respectivamente), principalmente representadas en especies anuales. Entonces la relación de los compuestos aromáticos con las diferentes especies y géneros al parecer no fue una respuesta funcional al régimen de pastoreo, por el contrario puede ser una relación de dependencia filogenética, por la presencia de especies emparentadas que tienen este tipo de rasgo funcional.

Sin embargo, la relación funcional en estos resultados puede verificarse por la asociación de las sustancias aromáticas, principalmente con las plantas anuales. De acuerdo a Feeny (1975) un amplio número de químicos cualitativos de defensa son la principal estrategia de resistencia a la herbivoría de las plantas anuales efímeras, esos compuestos, aunque son de bajo peso molecular y poco costosos en el metabolismo de las plantas, son mecanismos efectivos de defensa para herbívoros no adaptados a ellas (Rhoades y Cote 1976). Las plantas anuales, por su forma de crecimiento y ciclo de vida corto, están menos 'expuestas' y son poco susceptibles al consumo (Crawley 1983). Por lo tanto, el tipo de defensa de las plantas efímeras difiere ampliamente del tipo de defensa química de las plantas constantemente expuestas a la herbivoría (Price 1981). Puede considerarse que en los pastizales de ganado horro, la alta frecuencia de sabores y olores aromáticos en las plantas anuales constituye un mecanismo que reduce la herbivoría por la interferencia que este tipo de compuesto realiza al metabolismo interno del animal.

La pubescencia foliar ha sido usualmente relacionada con adaptaciones de las hojas al estrés hídrico, porque los tricomas reducen el área expuesta a la transpiración (Ehleringer 1982). También se ha relacionado con mecanismos barrera y secretores de exudados y compuestos químicos de resistencia a la herbivoría (Wagner 1991). La frecuencia de hojas glabras fue contrastante entre los pastizales de ganado en producción y los de ganado horro. Las frecuencias más altas de hojas visiblemente glabras se dieron en los pastizales de ganado en producción, donde se encontraron importantes áreas anegadas y como se presentó antes, las especies asociadas a estos lugares son particulares. En las plantas asociadas a las áreas anegadas, la presencia de tricomas foliares probablemente no fue una ventaja adaptativa al anegamiento, al contrario, las hojas glabras al presentar mayor nivel de exposición, incrementan su tasa de transpiración y en ese sentido la ausencia de tricomas puede ser ventajosa para plantas que crecen en sitios anegados.

Contrario a la teoría sobre la importancia funcional de la pubescencia, por no estar restringida a una familia o género vegetal (Schcerger 1980), en este estudio, la alta frecuencia de hojas glabras en los

pastizales de ganado en producción, aparentemente no constituye una respuesta funcional al régimen de pastoreo. Esto puede ser debido a que las plantas que presentaron este rasgo estuvieron asociadas a la composición de los sitios anegados. Una revisión de las relaciones filogenéticas entre las especies que presentaron hojas glabras demostró que algunas estaban emparentadas en la misma familia, pero las familias representadas fueron filogenéticamente diversas: Poaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae y Sapindaceae. En ese sentido la interpretación filogenética de la alta frecuencia de hojas glabras en los pastizales de ganado en producción también debe ser cautelosa.

Otro aspecto a considerar en la interpretación de la pubescencia foliar, fue que el muestreo de los rasgos funcionales foliares, incluyendo la pubescencia se realizó en hojas completamente desarrolladas o maduras (no senescentes). Lo que al parecer reduce la importancia de los tricomas foliares como estructuras de defensa a la herbivoría. Según Valkama *et al.* (2003) las hojas en desarrollo usualmente presentan tricomas, pero a medida que alcanzan la madurez, estos decrecen o modifican su funciones secretoras de exudados de sustancias de defensa o como barrera física, convirtiéndose en organelos de reserva de sustancias lipídicas, flavonoides y compuestos fenólicos (Nielson y Griffith 1978).

Las estudios sobre interacciones planta-herbívoro han enfatizado en los efectos de la herbivoría en el crecimiento y la competencia de las plantas, pero las evaluaciones de esos efectos se han concentrado en los órganos aéreos, aunque el estudio de los órganos subterráneos es igual de importante (Dawson *et al.* 2000). En los pastizales del ganado horro, la diversidad de estrategias de crecimiento clonal fue alta y representada por órganos aéreos y subterráneos. Sin embargo, estos resultados son contrarios a los modelos de Grime que predicen para pastizales con baja intensidad de pastoreo, la reducción o pérdida de significancia de las estrategias de crecimiento clonal. Tomando en cuenta las diversas fuentes de variación a la que han sido sometidos los pastizales de ganado horro, la interpretación funcional de las estrategias de crecimiento clonal debe ser metódica, por el poco conocimiento que se tiene sobre la intensidad de la alteración estacional del régimen de pastoreo que han soportado dichos pastizales.

La alta frecuencia de yemas de rebrote en el tallo aéreo en las plantas de los pastizales de ganado horro, donde además la frecuencia de las chapias es menor que en los pastizales pastoreados por ganado en producción está relacionada en forma directa con los niveles de abundancia de formas de vida camefitas y fanerofitas (hierbas altas y arbustos). En este contexto, la presencia de este tipo de órgano clonal no es una respuesta funcional diferente de la forma de vida. Donde al parecer se presentó una respuesta funcional fue con los órganos de crecimiento clonal subterráneos. Por ejemplo, la presencia de bulbos como tallos subterráneos, un tipo de órgano de reserva cuya tasa de crecimiento y desarrollo es marcadamente plástica y dependiente del tallo (Salisbury 1994), sensible a cambios en las

condiciones de temperatura y luz y otros gradientes ambientales que pueden inducir su formación. Los bulbos son órganos comunes en plantas de ciclo de vida anual a bianual capaces de crecer y persistir en lugares ampliamente disturbados.

Los tallos hipogeos han sido poco estudiados, pero en general se conoce que además de cumplir una función de reserva de nutrientes (Serebrjakov y Serebrjakova 1965) aseguran la extensión rápida y eficiente de la planta para explorar recursos y asegurar su persistencia. En la literatura de los PFT este tipo de órgano se ha asociado a lugares poco disturbados (Klimes y Klimesova 2004). En este estudio, los tallos hipogeos fueron una estrategia de crecimiento clonal secundaria en todos los pastizales, pero las frecuencias más altas se encontraron en los de ganado horro. La mayor frecuencia de plantas carentes de órganos de crecimiento clonal, también se encontró en los pastizales de ganado horro. Pero esto al parecer está asociado a la mayor riqueza de especies anuales y efímeras (terofitas) en dichos pastizales. Por lo tanto, no es posible interpretar la estrategia aclonal como una respuesta funcional individual.

5.7.1 Resistencia y tolerancia de las plantas a la intensidad del régimen de pastoreo

En los pastizales antropogénicos estudiados el pastoreo de bovinos es un elemento de introducción reciente (< 60 años). Allí, las planicies intermedias son las áreas de uso actual y potencial de la ganadería, donde además, el patrón del manejo ganadero en términos generales ha sido similar. En cambio, los pastizales de las vegas del río, por las alteraciones de las inundaciones recientes son ecosistemas jóvenes, resultado de la perturbación, por lo que no fueron áreas ideales para evaluar los efectos del régimen de pastoreo sobre la respuesta funcional de las plantas, y ese tipo de relación sólo fue evaluada bajo las condiciones de fertilidad baja de las planicies intermedias.

El gradiente de intensidad de pastoreo en las planicies intermedias fue definido con base en la división del ganado y de su manejo, en dos grupos: intensidad alta (ganado en producción) e intensidad baja (ganado horro) que es una forma de manejo, frecuente en la zona. Aunque esa gruesa división en dos tipos de animales parece ser simple, también estuvo presente un contexto de covariación ambiental donde las prácticas de manejo y la valoración que los productores dan a sus animales afecta la intensidad de los regímenes de pastoreo. Con estos antecedentes la interpretación de los rasgos funcionales de resistencia y tolerancia a los regímenes de pastoreo fue realizada con cautela.

La tolerancia y la resistencia de las plantas al pastoreo se estudió a través del análisis de rasgos funcionales individuales de las plantas y de las respuestas promedias del conjunto de plantas del pastizal. Los patrones de respuesta funcional de la vegetación de los pastizales fueron contrarios a las expectativas. Se encontró que el grupo más diverso de rasgos funcionales de defensa morfológica y

química estuvieron asociados a los pastizales de ganado horro, que fueron caracterizados como los de baja intensidad de pastoreo. Esta confusión en el gradiente de intensidad del régimen puede tener varias causas, una de ellas pudo ser la poca diferencia en la intensidad de pastoreo entre los dos tipos de pastizales, donde los valores de la carga animal (referidos como unidades animales por hectárea), sólo difirieron en 0.2 UAha^{-1} , lo que es un contraste restringido y más ante la situación de la alta variabilidad ambiental en la que se realizó este estudio. De otro lado, la mayor frecuencia entre las chapias en los pastizales de ganado en producción sigue siendo indicativa de su tendencia a mayor intensidad de manejo. Otra causa de la confusión fue el escaso conocimiento que se tuvo sobre la alteración estacional del régimen de pastoreo, que han soportado principalmente los pastizales de ganado horro hacia el final de la estación seca. Después de presentar posibles causas de la confusión en el gradiente de intensidad de pastoreo, la interpretación de los mecanismos de resistencia y tolerancia de las plantas al régimen, se realizó de forma precavida e independiente de los indicadores de intensidad de pastoreo con los que se planteo este estudio.

Las plantas con tallos espinosos no fueron una respuesta morfológica relacionada con la resistencia al pastoreo, lo que puede explicarse en el número mínimo de especies que presentaron ese rasgo, además, dichas especies estuvieron asociadas a las áreas anegadas en los pastizales de ganado en producción. De forma similar el diámetro de los tallos no derivó una respuesta interpretable en términos funcionales. Aunque las plantas con mayores diámetros se encontraron en los pastizales de alta intensidad de pastoreo estacional, la menor frecuencia entre chapias en esos pastizales limita considerar ese resultado con una estrategia de resistencia a la herbivoría. En las plantas con tallos ascendentes a postrados, la respuesta funcional esperada coincidió con los resultados. Tallos con ese tipo de crecimiento fueron frecuentes en los pastizales de ganado en producción, donde más que una forma de crecimiento para evadir la defoliación, dichos tallos constituyen una adaptación y una ventaja fisiológica (Flores 1989) para la competencia de las plantas en los pastizales. Por lo tanto, este tipo de rasgo puede interpretarse como una estrategia de tolerancia de las plantas al régimen de pastoreo.

La alta intensidad de pastoreo estacional incrementó la abundancia de plantas terofitas. Las cuales usualmente son rechazadas por los bovinos por su alta frecuencia de sabores y olores aromáticos, causados por la presencia de compuestos químicos cualitativos antinutricionales. Por consiguiente la alta abundancia de terofitas fue una respuesta funcional de resistencia al pastoreo. Contrario a la hipótesis las formas de vida camefitas y fanerofitas fueron frecuentes en los pastizales de alta intensidad y estacionalidad del pastoreo. Otras fuentes de variación como la menor frecuencia entre las chapias y la alta cobertura arbórea de dichos pastizales pudieron afectar estos resultados. También la presencia de áreas anegadas en los pastizales de ganado en producción fue una limitación para la

presencia de dichas formas de vida. Si bien, diversas fuentes de variación obscurecen la interpretación, puede considerarse que la alta frecuencia de camefitas y fanerofitas a nivel de la vegetación de un pastizal, representa un rasgo de resistencia al pastoreo, por el nivel de palatabilidad bajo que presentan ese tipo de plantas.

La mayor representación y magnitud de los órganos de crecimiento clonal en las plantas, fueron usuales en los pastizales de alta intensidad de pastoreo estacional. Patrones similares fueron citados por (Weiher *et al.* 1998 y Dawson *et al.* 2000). La alta frecuencia de órganos de crecimiento clonal subterráneos (bulbos en los tallos y tallos hipógeos) fue interpretada como una respuesta funcional de adaptación y tolerancia al régimen de pastoreo. Debido a la asociación entre la presencia de los órganos clonales sobre los tallos, con las formas de vida camefitas y fanerofitas, no fue posible determinar un patrón de respuesta funcional al pastoreo, independiente de dichas formas de vida.

6 CONCLUSIONES

- Las inferencias hechas en la discusión sobre: i) la asociación entre la fertilidad edáfica y los regímenes de pastoreo, dada por los productores que orientan de forma deliberada y variable diversas prácticas y ii) la posible asociación entre la presencia de áreas anegadas en los potreros y un régimen de pastoreo más intenso orientado por la reflexión de los productores para aprovechar el potencial de la humedad de dichas áreas, permanecen como hipótesis.
- La composición botánica es afectada por los cambios en las condiciones de fertilidad edáfica, el régimen de pastoreo y la estacionalidad climática. Cada factor de contraste muestra patrones de variación diferentes sobre la composición botánica:

La fertilidad edáfica es el factor determinante en las diferencias composicionales. Una alta carga animal (1.2 UAha^{-1}) y una alta frecuencia de chapías (3/año) se asocian a una mayor intensidad de manejo dirigida a los pastizales de suelos fértiles. Estas prácticas son complementarias al efecto de la fertilidad edáfica, para el mantenimiento de la composición botánica.

El régimen de pastoreo es el factor secundario sobre la composición botánica de los factores contrastados. Pero la presencia de áreas anegadas en la matriz de paisaje de las planicies intermedias afectó más la composición botánica que el régimen de pastoreo.

La estación climática es el tercer factor para el cambio composicional. En los pastizales de baja fertilidad el cambio de estación seca a estación lluviosa modifica la composición botánica. En los pastizales de suelos fértiles la composición botánica no es afectada por el cambio de estación.

- La riqueza y diversidad de especies es mayor en pastizales de las planicies intermedias, que en las vegas del río. Estas diferencias, además de un efecto de la fertilidad edáfica reflejan la amplia variabilidad ambiental en las propiedades físicas del suelo de las planicies intermedias.
- Bajo condiciones edáficas semejantes de baja fertilidad, los regímenes de pastoreo no afectaron la riqueza, ni la diversidad de especies. Probablemente debido a la alta proporción de áreas anegadas en los pastizales de ganado en producción, que afectó la composición botánica y que pudo incrementar la riqueza y diversidad de dichos pastizales. En los pastizales de ganado horro el pastoreo ha sido intenso al final de estación seca, dicha forma de manejo posiblemente incrementa la riqueza y diversidad de especies. El efecto del régimen de pastoreo sobre la riqueza y diversidad de especies podría ser evidente al comparar para un mismo productor, sus regímenes de pastoreo del ganado horro y en producción, en pastizales sin limitaciones de drenaje.
- El cambio de estación seca a estación lluviosa incrementa la riqueza y la diversidad de especies en los pastizales de las planicies intermedias. En las vegas del río el cambio de estación seca a lluviosa incrementa la riqueza de especies y la diversidad calculada con el índice Alfa (α), pero no afecta otros índices de diversidad (Shannon, Simpson), ni la equitatividad. Esto puede reflejar que las especies de abundancias altas (dominantes) no son afectadas por el cambio de estación seca a lluviosa; mientras que las especies poco abundantes o raras si son afectadas.
- El índice Alfa (α), es un indicador de diversidad sensible a los cambios en la abundancia de las especies escasas o raras.
- Al igual que en la composición botánica y la diversidad de especies, en las tendencias generales de distribución de los PFT, el efecto de la condición de fertilidad edáfica fue más alto que el régimen de pastoreo. El gradiente de fertilidad edáfico es el factor que más afectó los atributos funcionales. La alta frecuencia de las chapias (3/año), la menor cobertura arbórea (6%) y la carga animal alta (1.2 UAha⁻¹) son variables de manejo asociadas a la condición de fertilidad edáfica alta.
- El régimen de pastoreo es el gradiente de variación secundario en las tendencias generales de distribución de los rasgos funcionales y parte de su variación esta asociada a la condición de fertilidad edáfica. La distribución de los rasgos funcionales en los pastizales de baja fertilidad esta afectada principalmente por las diferencias en los regimenes de pastoreo y en segundo y tercer lugar por las diferencias en la carga animal y la cobertura arbórea.
- Las respuestas individuales de las plantas al pastoreo dependen de la fertilidad edáfica: En suelos fértiles son frecuentes rasgos para la alta competitividad como: porte alto, crecimiento macollador, foliación distribuida en el tallo y área foliar específica alta. Además, órganos clonales que aseguran

la persistencia (tallos epigeos) y que favorecen la recuperación ante disturbios fortuitos (tubérculos en la raíz). La alta frecuencia de geofitas y tallos poco foliados, no se consideran respuestas funcionales a la fertilidad edáfica. Otro factor como la presencia de especies emparentadas que comparten esos atributos, pudo afectar los resultados. En suelos de baja fertilidad predominan plantas con rasgos de adaptación que también son defensas morfológicas de resistencia al pastoreo como: alturas bajas, crecimiento rastrero y área foliar específica baja. La alta frecuencia y variedad de órganos de crecimiento clonal, además de asegurar la persistencia (tallos horizontales arraigados), favorecen la perennidad ante diversos disturbios (tubérculos en tallos subterráneos y yemas adventicias en la raíz). La alta frecuencia de tallos espinosos no se considera una respuesta funcional a la fertilidad edáfica. Otra variable como el anegamiento pudo afectar el resultado, porque favorece las especies adaptadas, algunas de ellas con tallos espinosos.

- Los patrones de respuesta funcional de las plantas al pastoreo demuestran confusión en la definición del gradiente de intensidad del régimen de pastoreo. Esto es un reflejo de la combinación entre: i) la poca longitud del gradiente de intensidad de pastoreo entre los regímenes “horro y leche” y ii) el poco conocimiento de la magnitud y la intensidad de la alteración estacional de los regímenes de pastoreo, hacia el final de la estación seca. Esto también demuestra que la carga animal y las prácticas de mantenimiento de los pastizales no garantizan la intensidad de un régimen de pastoreo.
- Las respuestas individuales de las plantas al pastoreo dependen de la intensidad del régimen: Con cargas animales de 0.7 UAha^{-1} en los pastizales de ganado en producción son frecuentes plantas con tallos ascendentes a postrados, lo que constituye una ventaja fisiológica, de tolerancia al pastoreo. La alta frecuencia de plantas de hojas glabras no representa una respuesta al régimen de pastoreo. La composición botánica asociada a áreas anegadas de esos pastizales pudo afectar el resultado por la presencia de especies emparentadas que comparten ese atributo. En los pastizales de ganado horro, con cargas animales de 0.5 UAha^{-1} y con historia de pastoreo intensa al final de estación seca (se desconoce su magnitud), predominan plantas con defensas morfológicas o químicas que limitan el consumo como: formas de vida terofitas y hojas con sabores y olores aromáticos. Diversos órganos de crecimiento clonal subterráneos útiles en la competencia de recursos bajo el suelo y que aseguran la persistencia (tallos hipógeos), y que favorecen la reserva de nutrientes y la respuesta rápida a los cambios ambientales (bulbos en tallos subterráneos). Los tallos de diámetro grande, no son una respuesta funcional al pastoreo, dado que la menor frecuencia entre las chapias en los pastizales de ganado horro puede favorecer que las plantas presenten diámetros de tallo mayores que en los pastizales donde la frecuencia entre chapias es mayor.

7 RECOMENDACIONES Y APLICACIONES

- Hace falta un conocimiento profundo de la variación en las propiedades físicas de los suelos de las planicies intermedias, para orientar un manejo apropiado del pastoreo. Esta información será fundamental en las decisiones técnicas y futuros estudios de los proyectos, PACA y CATIE-NORAD. Se desconoce si el anegamiento es un factor de disturbio nuevo en el ecosistema regional. Se llama la atención sobre la importancia del conocimiento de la historia de uso de las áreas de pastizal, porque permite interpretar las respuestas de la vegetación por ejemplo al anegamiento, o a otros tipos de disturbio.
- El potencial de uso forrajero de las áreas anegadas, se podría aprovechar con el reconocimiento de las especies adaptadas a esas condiciones y favoreciendo su propagación.
- En los pastizales pastoreados por ganado horro, con pastoreo estacional intenso, las plantas muestran atributos para la persistencia y la competencia por recursos del suelo, pero el valor forrajero del pastizal se reduce por la presencia y abundancia de especies anuales durante parte del año. Estos resultados tienen implicaciones en el manejo de los pastizales estudiados y similares. Además sugieren que es necesario ajustar la intensidad de pastoreo estacional para no afectar las especies palatables y reducir el riesgo de cambio en la composición botánica. Estudios posteriores, deberían analizar los efectos de la intensidad de pastoreo en la dinámica del banco de semillas de las especies anuales, en pastizales sometidos a estacionalidad climática crítica.
- Sería útil revisar en detalle los resultados de selectividad de especies presentados por Velásquez (2005), para determinar si hay relación entre las especies preferidas con las que aumentan sus abundancias o las que disminuyen en el pastizal. Para el caso de las planicies intermedias a partir de la información de los PFT, se sabe que no todas las especies que incrementan sus abundancias presentan respuestas tolerantes al pastoreo. Al contrario algunas especies tienen rasgos que aparentemente indican potencial de consumo, pero son rechazadas. Las defensas químicas pueden estar asociadas a esos resultados.
- En estudios similares a este, y en las recomendaciones de manejo orientadas a técnicos y productores, es esencial incorporar el conocimiento de la oferta de biomasa o forraje disponible del pastizal. Esto permitirá avanzar a un manejo apropiado de la intensidad de pastoreo que no conduzca a cambios en la composición botánica, que reduzcan el valor forrajero y la productividad animal.
- La tolerancia y la resistencia como estrategias de defensa de la plantas al pastoreo, direccionan cambios en la composición de las comunidades de plantas de los pastizales. Sin embargo, el tipo de cambio que favorecen está afectado por el manejo de la intensidad de pastoreo, por las decisiones y

prácticas culturales que realizan los productores y por su interacción con aspectos climáticos críticos como la estacionalidad de la precipitación.

- La función que cumplen las especies arbustivas (forrajeras y no forrajeras) en los pastizales de Muy Muy, es un tema que debe ser enfocado en estudios posteriores. En este trabajo y en el de Velásquez (2005), se presentan, algunos elementos que podrían ser usados en análisis integrales de estas especies en los pastizales que permita avanzar a una concepción de manejo integral del componente arbustivo en los sistemas de producción ganaderos.
- Un amplio número de especies registradas en este estudio, carece de identificación taxonómica completa. Para el caso de la Flora de Nicaragua, esto es un antecedente de la necesidad de realizar colecciones florísticas en áreas de pastizales y alteradas por diferentes tipos de disturbios.

8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D.D; Monson, R.K. 2003 Waking the sleeping giant: the evolutionary foundations of plant function. *International Journal of Plant Science* 164 (Supl.): S1-S6.
- Adler, P; Raff, R; Lauenroth, W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Altieri, M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agricultural Ecosystems Environmental* 74: 19-31.
- Anderson, B.E; Schacht, W.H. 2001. Response of mixed C₄ grasses to various multiple paddock grazing strategies. En: *Proceedings, 19 International Grassland Congress*. Sao Paulo, Brazil: 339-340.
- Anderson, E.R. 1970. Effects of flooding on tropical pastures. En: *Proceedings, 11 International Grassland Congress*. Surfers Paradise, Queensland, Australia: 591-594
- Anderson, V.J; Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance *Ecological applications* 5: 1014-1024.
- Arauz, J.A. 2005. Relación entre parámetros edafológicos, manejo y procesos de degradación de pasturas en la Subcuenca Compasagua. Muy Muy, Matagalpa, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. (En prensa).
- Archer, S; Smeins F. 1991. Ecosystem-level Processes. En: *Grazing management*. Heitschmidt, R.K; Stuth, J.W (Eds). Portland, Oregon. Timber press. p. 109-139
- Ash, A.J; McIvor, J.G; Mott, J.J; Andrew, M.H. 1997. Building grass castles: Integrating ecology and management of Australia's tropical tall grass rangeland. *Journal of Rangeland* 19: 123-144.
- Barker, D.J; Caradus, J.R. 2001. Adaptation of forage species to drought. En: *Proceedings, 19 International Grassland Congress*. Sao Paulo, Brazil: 241-246.

- Baruch, Z; Ludlow, M; Davis, R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan grasses. *Oecologia* 67: 388-399.
- Begon, M; Harper, J; Townsend, C. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2. ed. Blackwell publications. Oxford, London. 945 p.
- Belsky A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Berendse, F; Elberse, W.T. 1990. Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. En: *Perspectives on plant competition*. Grace, J.B; Tilman, D (Eds). New York, US. Academic press.
- Bishop, H.G; Hilder, T.B; Lambert, G.A y Anderson, E.R. 1993. Case studies and causes of weed invasion of sown pastures on the wet tropical coast of eastern. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1922-1923.
- Briske, D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. En: *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Hodgson, J; Illius, A.W. (Eds). Wallingford. CAB International. p. 37-67.
- ; Richards, J. 1994. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. En: *Ecological implications of livestock herbivory in the West*. Vavra, M; Laycock, W; Pieper, R. (Eds). Denver, Co. Society for Range Management. p. 147-176.
- ; Heitschmidt, R. 1991. An ecological perspective of grasses. En: *Grazing management*. Heitschmidt, R.K; Stuth, J.W. (Eds). Portland, Oregon. Timber press. 259 p.
- Bullock, J.M; Franklin, J; Stevenson, M.J; Silvertown, J; Coulson, S.J; Gregory, S.J; Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal Applied Ecology* 38: 253-267.
- Bultynck, L; Fiorani F; Lambers H. 1999. Control of leaf growth and its role in determining variation in plant growth rate from an ecological perspective. *Plant Biology* 1: 13-18.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/NORAD (Agencia Noruega para la Cooperación en el Desarrollo) 2002. Proyecto “Desarrollo participativo de alternativas de uso sostenible de la tierra para pasturas degradadas en Centroamérica” Turrialba, Costa Rica, 28 p.
- Chapin F.S III; Autumn, K; Pugnaire, F. 1993 Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American naturalist* 142 (Supl.): S70-S79.
- . 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual review ecological systems* 11: 233-260.
- Cingolani, A; Posse, G; Collantes, M. 2005. Plant Functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50-59.
- Coley, P.D; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- ; Bryand, J.P; Chapin F.S III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defence. *Science* 230: 895-899.

- Collins, S. 1987. Interaction of disturbances in tall grass prairie: a field experiment. *Ecology* 68: 1243-1250.
- Colwell, R. 1997. Software EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (disco compacto) version 5. University of Connecticut. USA.
- Cornelissen, J.H.C; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D.E; Reich, P.B; ter Steege, H; Morgan, H.D; van der Heijden M.G.A; Pausas, J.G; Porter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Coughenor, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.
- Crawley M.J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal- Plant Interactions*. University of California Press. Berkeley, US. 569 p.
- Critchley, C.N; Chambers, B.J; Fowbert, J.A; Bhogal, A; Rose, S.C; Sanderson, R.A. 2002. Plant species richness, functional type and soil properties of grasslands and allied vegetation in english environmentally sensitive areas. *Grass and Forage Science* 57: 82-92.
- Croat, T. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford, University Press. Stanford, California, US. 943 p.
- Cruz, P, Boval. M. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. En: *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Lemaire, G; Hodgson, de Moraes; Carvalho, F.P; Nabinger C. (Eds). Wallingford, UK. Cambridge CAB. p. 151-167.
- Danckwerts, J.E; O'Reagain P.J; O'Connor T.G. 1993. Range management in a changing environment: a southern African perspective. *Australian Rangeland Journal* 15: 133-144.
- Dawson, L.A; Grayston S.J; Peterson, E. 2000. Effects of grazing on the roots and rhizosphere of grasses. En: *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Lemaire, G; Hodgson, de Moraes; Carvalho, F.P; Nabinger C. (Eds). Wallingford, UK. Cambridge CAB. p. 61-84.
- Diaz, S; Briske, D.D y McIntyre, S. 2002. Range management and plant functional types. En: *Global rangelands: progress and prospects*. Grice, A.C; Hodgkinson, K.C. (Eds). Wallingford, UK. CABI. p. 81-100.
- ; Acosta, A; Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- Dott, M.B; Barkert, D.J; Wedderburn, M.E. 2003. Plant diversity effects on herbage production and compositional changes in New Zealand hill country pastures. *Grass en forage science*: 59: 29-40
- Dove, M.R. 2004. Anthropogenic grasslands in Southeast Asia: Sociology of knowledge and implications for agroforestry. *Agroforestry Systems* 36: 423-435.
- Ellison, C; Evans, H. 1999. Control biológico clásico de malezas con patógenos en América Latina. En: *Control biológico de *Rottboellia cochinchinensis**. Sánchez, V (Ed.). Turrialba, CR. CATIE, NRI, DFID. 218 p. (Serie técnica, Informe técnico no. 308).

- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defence. *Recent advances in Phytochemistry* 10: 1-40
- Flora de Nicaragua. 1995-2003. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Mo, US. 2666 p.
- Flores, E. 1989. La planta: estructura y función. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 504 p.
- Frost, P; Medina, E; Menaut, J.C; Solbrig, O; Swift, M; Walker, B. 1986. Responses of Savannas to stress and disturbance. *Biología* 10: 1-82.
- Gitay, H; Noble, I.R; Connell, J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10: 641-650.
- Goldberg, D.E. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from de Sierra Madre, México and a general model. *Ecology* 63: 942-951.
- Goldstein, G y Sarmiento, G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: *Determinants of tropical savannas*. Walker, B.H (Ed). ICSU Press. Miami, US. p. 13-38.
- Gómez, A; Rivera, H. 1995. Descripción de malezas en plantaciones de café. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Chinchiná, Colombia. 471 p.
- Gordon, I.J; Lascano, C. 1993. Foraging strategies of ruminant livestock on intensively managed grasslands: potential and constraints. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 681-690.
- Grice, A.C; Campbell, S.D. 2000. Weeds in pasture ecosystems-symptom or disease? *Tropical grasslands* 34: 264-270.
- . 1998. Ecology in the management if invasive rangelands shrubs: a case study of Indian jujube *Ziziphus mauritiana*. *Weed Science* 46: 467-474.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- ; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, J.G; Cornelissen, J.H. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- ; Hodgson, J.G; Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology: A Functional Approach to Common British Species*. Unwin Hyman. London, UK. 742 p.
- . 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111(982): 1169-1194.
- Grubb, P.J. 1992. A positive distrust in simplicity lessons from plant defences and from competition among plant and among animals. *Journal of Ecology* 80: 585-610.
- . 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich communities. En: *Community Ecology*. Diamond, J; Case, T.J. (Eds). New York, US. Harper y Row. p. 207-225.

- Hamdoun, A.M, 1972. Regenerative capacity of root fragments of *Cirsium arvense* (L). Weed Research 12: 128-136.
- Hart, R.H; Norton, B.E. 1988. Grazing management and vegetation response. En Vegetation science applications for rangeland analysis and management. Tueller, P.T (Ed). Netherlands. Kluwer, Dordrecht. p. 493-525.
- Heitschmidt, R. 1993. The ecology of grazing management. En: Proceedings, 17 International Grassland Congress. Queensland, AU: 1267-1270.
- ; Taylor, C. 1991. Livestock production. En: Grazing management. Heitschmidt, R.K; Stuth, J.W. (Eds). Portland, Oregon. Timber Press. 259 p.
- . 1990. The role of livestock and other herbivores in improving rangeland vegetation. Rangelands 12: 112-115.
- Hendon, B.C; Briske, D.D. 1997. Demographic evaluation of a herbivory-sensitive perennial bunchgrass: does it possess an Achilles heel? Oikos 80: 8-17.
- Héraul, B; Hiernaux, P. 2004. Soil seed bank and vegetation dynamics in Sahelian fallows; the impact of past cropping and current grazing treatments. Journal of tropical ecology 20: 683-691.
- Herms, C; Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants - to grow or defend. Quarterly Review of Biology 67: 283-335.
- Hobbs R.J; Gimingham C.H. 1984. Studies on fire in Scottish land communities. I. Fire characteristics. Journal of Ecology 72: 223-240.
- Holdridge, L.R. 2000. Ecología basada en zonas de vida. 5 ed. en español. IICA. San José, CR. 216 p.
- Huss, D. 1993. El Papel de los animales domésticos en el control de la desertificación. FAO. Santiago, Chile. 113 p.
- INTA (Instituto Nicaragüense de Tecnología Agropecuaria, NI). 1998. Zonificación agro socioeconómica de la agencia Matiguas. Matiguas, NI. 35 p.
- Jarvis, D; Hodgkin, T. 1999. Farmer decision making and genetic diversity: linking multidisciplinary research to implementation on farm. En: Genes in the field, On farm conservation of crop diversity. Stephen, B (Ed). Rome, Italy. IPGRI. p. 261-278.
- Jongman, R.H.G; ter Braak, C.J.F; van Tongeren, O.F.R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, University of Wageningen. Wageningen, NL. 299 p.
- Keddy, P,A; Nielsen, K; Weiher, E; Lawson, R. 2002. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. Journal of Vegetation Science 13: 5-16.
- . 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3: 157-164.
- Kelly, D; Popay, A. 1985. Pasture production lost to unsprayed thistles at two sites. New Zealand weed and pest Control Conference 38: 115-118.

- Kleyer, M. 1995. Biological traits of vascular plants: a database. University of Stuttgart, Arbeitsberichte, N.F.2, Stuttgart. 23 p.
- Klimes, L; Klimesova, J. 2004. Clonal growth - standards version 4. 35 p. (En prensa).
- ; Klimesova, J. 1999. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecology* 141: 33-39.
- Laca, E.A; Shipley, L.A; Reid, E.D. 2001. Structural anti-quality characteristics of range and pasture plants. *Journal of range management*. 54: 413-419.
- Lavorel S, McIntyre, J; Landsberg, T.D; Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Leps, J; Brown, V.K; Len, T.A; Gormsen, D; Hedlund, K; Kailova, J. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of the plant communities. *Oikos* 92: 123-134.
- Loreau, M; Naeem, S; Inchausti, P; Bengtsson, J; Grime, J.P; Hector, A; Hooper, D.U; Huston, M.A; Raffaelli, D; Schmid, B; Tilman, D; Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Macdonald, D. 2001. *The new encyclopedic of mammals*. Oxford University Press. Oxford, UK. 821 p.
- Magurran, A.E. 2003. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. US. 256 p.
- . 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Barcelona, España. 200 p.
- Maraschin, G.E; Jacques, A.V. 1993. Grassland opportunities in the subtropical region of South America. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1977-1981
- Martínez, R. 1995. Bases biológicas del pastoreo racional Voisin. En: *Curso bases biológicas del pastoreo de alta densidad*. Castillo, E (Ed). Tlapacoyan, México. Universidad Autónoma de México. p. 50-64.
- Mauricio, R; Rausher, M.D; Burdick D.S. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
- McCune, B; Grace, J. 2002. *Análisis of Ecological Communities*. Gleneden Beach. Oregon, US. 300 p.
- McIntyre, S; Lavorel, S; Tremont, R.M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- ; Lavorel, S. 1994. Predicting richness of native, rare and exotic plants in response to habitat an disturbance variables across a variegated landscape. *Conservation Biology* 8 (2): 521-531.
- McIvor, J.G. 1993. Distribution and abundance of plant species in pastures and rangelands. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 285-290
- McNaughton, S.J; Banyikwa, F.F; McNaughton, M.M. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278: 1798-1800.

- , 1992. The propagation of disturbance in savannas through food webs. *Journal of Vegetation Science* 3: 301-314.
- , 1984. Ecology of a grazing ecosystem; the Serengeti. *Ecological monographs* 55: 259-294.
- , 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703.
- Milchunas, D.G; Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- ; Sala, O.E; Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American naturalist* 132(1): 87-106.
- Money, H.A. 2000. Ecosystem function of biodiversity the basis of the viewpoint. En: *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem property and global change*. Smith, TM; Shugart, H.H; Wood Ward, F.I. (Eds). Cambridge University Press. Cambridge, UK. p. 341-354.
- Montgomery, R,F; Askew, G. 1983. Soils of tropical savannas. En: *Ecosystems of the World 13: Tropical savannas*. Bouliere, F (Ed). Elsevier. Amsterdam, NL. p. 83-91.
- Murray, R.D.H; Mendez, J; Brown S.A. 1982. *The natural Coumarins*. Wiley y Sons. New York, US.
- Nielson, A.J; Griffith W.P. 1978. Tissue fixation and staining with osmium tetroxide: the role of phenolic compounds. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 26: 138-140
- Nix, H. 1983. Climate to tropical savannas. En: *Ecosystems of the World 13: Tropical savannas*. Bouliere, F (Ed). Elsevier. Amsterdam, NL. p. 175-180.
- Noy-Meir, I; Gutman, M; Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Ortega, J. 1995. Sistemas de pastoreo en guinea y estrella para producción de carne en el trópico subhúmedo. En: *Curso bases biológicas del pastoreo de alta densidad*. Castillo, E (Ed). Tlapacoyan, México. Universidad Autónoma de México. p. 90-101.
- Price, P.W. 1981. Relevance of ecological concepts to practical biological control. En: *Biological control in crop production*. Papavizas, G.C. (Ed). Allandheld, Osmun, Totowa. p. 3-19.
- Provenza, F.D. 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of animal science* 74: 2010-2020.
- ; Balph, D. 1987. The development of dietary choice in livestock on rangelands and its implications for management. En: *Forage Selection and Intake by Grazing Ruminants*. Mertens, D.R (Ed). American Society Animal Science. Champaign, US. p. 2356-2368.
- Quirk, M. 2000. Understanding grazing lands for better management: are we making any progress? *Tropical grasslands Vol 34*: 182-191.
- ; Stuth, J.W. 1995. Verification of popmix preference algorithms for estimating diet composition of livestock. En: *Proceedings, 5 International Rangelands Congress*. Queensland, AU: 460-461.

- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press. Oxford, UK.
- Reich, P.B; Wright, I.J; Cavender-Bares, J; Craine, J.M; Oleksyn, J; Westoby, K.M; Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal Plant Science* 164: (Supl.): S143-S164.
- ; Walter, M.B; Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. En: *Proceeding, Natural Academic Science*. US:13730–13734.
- Reis, J.C.L; Alfaya, H; Siqueira, O.J.W; Farias, C.B. 2001. Seasonal Botanical Composition and available forage of natural grasslands in the southeastern range region of Rio Grande do Sul, Brazil. En: *Proceedings, 19 International Grassland Congress*. Sao Paulo, Brazil: 56-58.
- Rhoades, D.F; Cote, R.G. 1976. Recent advances phytochemical 10: 168-213.
- Richards, J. 1984. Root, growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- Riveros, F. 1993. Grasslands for our World. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 15-20
- Rosenthal, J.P; Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Sabatier, R; Lebreton, J.D; Chessel, D. 1989. Principal Component Analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. En: *Multiway data analysis*. Coppi, R; Bolasco, S. (Eds). Amsterdam, NL. North Holland Publishing. p. 341-352.
- Sala, O; Oesterheld, M; Leon, R; Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grassland of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Salisbury, F y Ross, C. 1992. *Fisiología vegetal*. Editorial Iberoamérica. Distrito Federal, MX. 758 p.
- Sarmiento, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- ; Vera, M. 1977. La marcha anual del agua en el suelo en sabanas y bosques tropicales de los llanos de Venezuela. *Agronomía Tropical* 27: 629-649.
- Scholes, R.J; Pickett, G; Ellery, W.N; Blackmore, A.C. 2000. Plant functional types in African savannas and grasslands En: *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem property and global change*. Smith, T.M; Shugart, H.H; Wood Ward, F.I. (Eds). Cambridge University Press. Cambridge, UK. p. 120-135.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The salient features of aquatic vascular plants. En: *The biology of aquatic vascular plants*. Edward, A (Ed). London, UK. 610 p.
- Senft, R.L; Coughenour, M.B; Baily, D.W; Rittenhouse, L.R; Sala, O.E; Swift, D.M. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies: Landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *BioScience* 37: 789-799.

- Serebrjakov, I; Serebrjakova, T. 1965. On the types of the rhizome forming by perennial plants. *Bulletin. Moskovskogo Obshchestva Ispytately prirody in Russian. Biología 70 (2): 67-81.*
- Shannon, C; Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communication.* University of Illinois Press, Urbana. US.
- Simpson, E.H. 1949. Measurements of diversity. *Nature 163: 688-691.*
- Simpson, J.R. 1994. Driving forces: Economics of animal agriculture in relation to natural resources. En: *Animal agriculture and Natural Resources in Central América. Strategies for Sustainability.* Homan, J.E. (Ed). CATIE. Turrialba, CR. p. 67-82.
- Skerman, P.J; Riveros, F. 1992. *Gramíneas tropicales.* Roma, IT. FAO. 848 p. (Colección Producción y Protección Vegetal no. 23).
- Smilauer, P. 1993. *Canodraw 3.0.* Microcomputer Power. Ithaca. New York, US.
- Smith, R.S; Buckingham, H; Bullard, M.J; Shiel, R.S; Younger, A. 1996. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. I. Effects of grazing, cutting and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. *Grass and Forage Science 51: 278-291.*
- Solbrig O.T. 1996. The diversity of the savanna ecosystem. En: *Biodiversity and savanna ecosystem Processes: a global perspective.* Solbrig, O,T; Medina, E. y Silva J.F (Eds). Springer. Berlin. p. 1-30.
- Staver, C.P. 2001. Livestock grazing for weed management. *Ecological management of agricultural.* Liebman, Matt; Charles, L; Staver, C. (Eds). Cambridge University Press. Cambridge, UK. p 409-443.
- Sternberg, M; Gutman, M; Perevolotsky, A; Ungar, E.D; Kigel, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology 37: 224-237*
- Strauss, S; Agrawal, A. 2000. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and evolution 15:*
- Stuth, J. 1991. Foraging behavior. En: *Grazing management.* Heitschmidt, R.K; Stuth, J.W (Eds). Portland, Oregon. Timber press. p. 65-83.
- Szott, L; Ibrahim, M; Beer J. 2000. The hamburger connection hangover: Cattle pasture land degradation and alternative land use in Central America. CATIE, DANIDA, GTZ. Turrialba, CR. 69 p.
- Taiton, N.M. 1993. Stability of tropical and subtropical pastures. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress.* Queensland, AU: 1940-1941.
- Ter Braak, C.J.F; Smilauer, P. 2002. *CANOCO. Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5).* Microcomputer Power. Ithaca. New York, US. 500 p.

- . 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Thurow, T. 1991. Hydrology and erosion. En: *Grazing management*. Heitschmidt, R.K; Stuth, J.W (Eds). Portland, Oregon. Timber press. p. 141-159.
- Tilman, D; Wedin, D; Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature* 379: 718–720.
- Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.. Princeton, New Jersey, US. Princeton University Press.
- Toledo, J.M; Formoso, D. 1993. Sustainability of sown pastures in the tropics and subtropics. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1891-1896.
- Tothill, J.C. 1984. American Savanna Ecosystem. En: *International savanna symposium*. Tothill, J.C; Mott, J.C (Eds). Queensland, Australia. p. 52-55.
- Tracy, B.F; Sanderson, M.A. 2004. Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102:175-183.
- Valkama, E; Salminen J.P; Koricheva J; Pihlaja, K. 2003. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish birch species. *Annals of Botany* 91: 643-655.
- Van Soest, P.J. 1982. *Nutritional ecology of the ruminant*. Corvallis, O,P (Ed.). Oregon, US.
- Velásquez, R. 2005. Selectividad animal de forrajes herbáceos y leñosos en pasturas naturalizadas en función de épocas, manejo y condición de paisaje en Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag.Sc. Turrialba, CR, CATIE. 87 p.
- Vitelli, J.S. 2000. Options for effective weed management. *Tropical Grasslands* 34: 280-294.
- Wagner, G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology* 96: 675–679
- Walker, B.H. 1993. Stability in rangelands: ecology and economics. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1885-1890.
- . 1985. Structure and function of savannas: an overview. Tothill, J.C; Mott, J.J (Eds.). CSIRO, Division of Tropical Crops and Pastures. Queensland, AU. p. 83-91.
- Weiher, F; Clarke, G.D; Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309-322.
- ; van der Werf; Thompson K; Roderick M; Garnier, E; Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609–620.
- Werner P.A; Walker, B.H; Stott P.A. 1990. Introduction. Special issue on: Savanna ecology and management: Australian Perspective and Intercontinental Comparisons. *Journal of Biogeography* 17: 343–344.

- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wikberg, S; Svensson, B. 2003. Ramet demography in a ring-forming clonal sedge. *Journal of Ecology* 91: 847-854.
- Yamamoto, W. 2004. Effects of silvopastoral areas on dual-purpose cattle production at the semi-humid old agricultural frontier in central Nicaragua. Ph.D Thesis. Turrialba, CR. CATIE. 254 p.
- Zucol, A. 2000. Pastizales sudamericanos. Centro de investigaciones científicas CICYTTP- Diamante. Entre Ríos, Argentina. (Cartilla de difusión de ciencias naturales, año 1, no. 2).

Anexos

Anexo 1. Caracterización de los suelos de las planicies intermedias y las vegas del río Grande de Matagalpa. Municipio de Muy Muy, Matagalpa, Nicaragua.

Variables	Planicies intermedias		Vegas del río
	Mal drenadas	Bien drenadas	
pH (agua)	6.0 - 7.5	6.0 - 7.0	6.0 - 5.7
Acidez	no hay	no hay	no hay
Ca	25.0 - 40.0	15.0 - 50.0	10.0 - 15.0
Mg	5.0 - 10.0	3.0 - 8.0	3.0 - 5.0
K	0.25 - 0.7	0.25 - 1.0	1.25 - 1.8
P (mg/Kg)	1.0 - 8.0	1.0 - 9.0	18.0 - 28.0
M.O (%)	3.0 - 12.0	3.5 - 10.5	1.0 - 3.5
Textura	Arcillosa	Franco Arcillosa	Franco a Franco Arcillosa
Estructura	Desfavorable (bloques y primas)	Favorable (granular, bloques pequeños)	Favorable (granular, bloques pequeños)

Fuente: Adaptado de Arauz (2005).

Anexo 2. Formulas matemáticas usadas para los cálculos de los índices de diversidad

Índice de Shannon (Shannon y Weaver 1949)

Supone que la heterogeneidad depende del número de especies presentes y de su abundancia relativa. Es una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo en una comunidad (InFoStat 2004). Su cálculo se realizó como:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

Donde; s: número de especies registradas y P_i : frecuencia relativa de cada especie

Índice de Simpson (Simpson 1949)

Medida intuitiva de la diversidad de una población, que esta dada por la probabilidad de que dos individuos tomados independientemente de la población pertenezcan a la misma especie (InFoStat 2004). Este estimador se calculó como:

$$D = \sum_{i=1}^s \frac{\chi_i(\chi_i - 1)}{\tau_o(\tau_o - 1)}$$

Donde; χ_i : abundancia de la especie i ; τ_o : abundancia total

Índice de Equitatividad (Hill 1973)

Parámetro descriptivo de las relaciones de abundancia, el cual estima en que medida las especies son abundantes por igual, lo que acontece cuando las abundancias de las especies son iguales o virtualmente iguales. Su cálculo se realizó con base en el índice de Shannon:

$$J = \frac{H}{\log_2 S}$$

Donde; H: índice de Shannon.

Anexo 3. Especies herbáceas y arbustivas (DAP ≤ 8 cm) registradas en este estudio. Franja altitudinal (200-400 m.s.n.m) Muy Muy, Nicaragua.

Familia	Nombre científico	Nombre ⁶	Género	Nativo/exótico
Mimosaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.,	Cornizuelo	Acacia	Nativa
Mimosaceae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.,	Espina blanca	Acacia	Nativa
Euphorbiaceae	<i>Acalypha alopecuroides</i> Jacq.,	Gusanillo	Acalypha	Nativa
Amaranthaceae	<i>Achyranthes aspera</i> L.,	Picha de gato	Achyranthes	Exótica
Euphorbiaceae	<i>Adelia barbinervis</i>	Espino	Adelia	Nativa
Asteraceae	<i>Ageratum conyzoides</i>	Flor azul	Ageratum	Nativa
Mimosaceae	<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand.,	Ron ron	Albizia	Nativa
Fabaceae	<i>Albizia saman</i> (Kunth) Dugand.,	Genizaro	Albizia	Nativa
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> sp.	Bledo sin espinas	Amaranthus	Nativa
Poaceae	<i>Andropogon gayanus</i>	Gamba	Andropogon	Exótica
Papaveraceae	<i>Argemone mexicana</i> L.,	Lechuguilla de playa	Argemone	D
Asclepiadaceae	<i>Asclepias curassavica</i> L.,	Viborana	Asclepias	Nativa
Poaceae	<i>Axonopus</i> sp.	Axonopus	Axonopus	Nativa
Asteraceae	<i>Baltimora recta</i>	Flor amarilla1	Baltimora	Nativa
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia monandra</i> Kurz.,	Casco de vaca	Bauhinia	Nativa
Acanthaceae	<i>Blechum pyramidatum</i> (Lamb.) Urb.,	Blechum1	Blechum	Nativa
Acanthaceae	<i>Blechum</i> sp.	Blechum2	Blechum	Nativa
Acanthaceae	<i>Blechum</i> sp.	Blechum3	Blechum	Nativa
Acanthaceae	<i>Blechum</i> sp.	Blechum5	Blechum	Nativa
Rubiaceae	<i>Borreria assurgens</i> (Ruiz & Pav.) Griseb.,	Hierba de sapo	Borreria	Nativa
Poaceae	<i>Brachiaria humidicola</i>	Humidicola	Brachiaria	Exótica
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Jiñocuavo	Bursera	Nativa
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth in Humb.,	Nancite	Byrsonima	Nativa
Sterculiaceae	<i>Byttneria aculeate</i> (Jacq.) Jacq.,	Zarza1	Byttneria	Nativa
Asteraceae	<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC. var. <i>urticifolia</i>	Tallo belloso	Calea	Nativa
Mimosaceae	<i>Calliandra calothyrsus</i> Meisn.,	Barbesol arbol	Calliandra	Nativa
Fabaceae	<i>Calopogonium muconoides</i> Desv.,	Calopo	Calopogonium	Nativa
Convolvulaceae	-	Campanita blanca	-	D
Cannaceae	<i>Canna</i> sp.	Mano de tigre	Canna	Nativa
Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i> (L.) A. St. Hill.,	Aserrada belloso	Caperonia	Nativa
Smilacaceae	-	Capullo espinoso	-	D
Flacourtiaceae	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth in	Chocoyo	Casearia	Nativa
Fabaceae	<i>Cassia grandis</i>	Carao	Cassia	Nativa
Fabaceae	<i>Centrocema plumieri</i> (Humb. & Bonpl.),	Plumieri	Centrocema	Nativa
Fabaceae	<i>Centrocema pubecens</i>	Pubecens	Centrocema	Nativa
Euphorbiaceae	<i>Chamaisyce hirta</i> (L.) Millsp.,	Chilca	Chamaisyce	Nativa
Vitaceae	<i>Cissus microcarpa</i> Vahl.,	Bejuco triple hoja	Cissus	Nativa
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp.	Bejuco lechoso	Cissus	D
Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis.,	Uva cimarrona	Cissus	Nativa
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp.	Bejuco blanco	Cissus1	Nativa
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp.	Cissus3	Cissus2	Nativa
Poaceae	<i>Cloris radiata</i>	Cloris estrellada	Cloris	Nativa
Combretaceae	<i>Combretum fruticosum</i> (Loefl.) Stuntz.,	papamiel	Combretum	Nativa
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.,	Commelina difusa	Commelina	Nativa
Commelinaceae	<i>Commelina elegans</i> Burm. f.,	Commelinacea	Commelina	Nativa
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	Laurel	Cordia	Nativa
Boraginaceae	<i>Cordia bicolor</i>	Muñeco1	Cordia	Nativa
Verbenaceae	<i>Cornutia pyramidata</i> L.,	Lengua de vaca	Cornutia	Nativa
Cucurbitaceae	<i>Cucumis anguria</i> L.,	Pringamosa de	Cucumis	D
Poaceae	<i>Cynodon plectostachyus</i>	Estrella mejorada	Cynodon	Exótica
Cyperaceae	<i>Cyperus articulatus</i> L.,	Melenillo junco	Cyperus	Exótica

⁶ Nombre se refiere a los nombres comunes de las plantas en la zona ó a nombres generados deliberadamente en este trabajo para las especies de las que se desconoce su designación local.

Continuación del anexo 3. Especies herbáceas y arbustivas (DAP ≤ 8 cm) registradas en este estudio. Franja altitudinal (200-400 m.s.n.m) Muy Muy, Nicaragua.

Familia	Nombre científico	Nombre	Género	Nativo/exótico
Cyperaceae	<i>Cyperus rotundus</i> L.,	Cyperus rotundus	Cyperus	Exótica
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> sp.	Cyperus	Cyperus1	Nativa
Fabaceae	<i>Desmanthus virgatus</i> DC.,	Desmanthus	Desmanthus	Nativa
Fabaceae	<i>Desmodium distortum</i> (Aubl.) J.F Macbr.,	Desmodium canum	Desmodium	Nativa
Fabaceae	<i>Desmodium infractum</i> D.C.,	Lamedor	Desmodium	Nativa
Fabaceae	<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.,	Desmodium1	Desmodium	Nativa
Fabaceae	<i>Desmodium</i> sp.	Desmodium2	Desmodium	Nativa
Poaceae	<i>Dichanthium</i> sp.	Angleton negro	Dichanthium	Exótica
Poaceae	<i>Dichanthium aristatum</i>	Angleton	Dichanthium	Exótica
Cyperaceae	<i>Dichromena ciliata</i>	Estrellita blanca	Dichromena	Exótica
Poaceae	<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. & Schult.,	Zacate burro	Digitaria	Nativa
Poaceae	<i>Echinochloa colona</i>	Pasto tierno	Echinochloa	Exótica
Poaceae	<i>Echinochloa crusgalli</i>	Pasto piojo	Echinochloa	Exótica
Poaceae	<i>Echinochloa pyramidalis</i>	Pasto suculento	Echinochloa	Exótica
Asteraceae	<i>Elephantopus spicatus</i>	Escoba san antonio	Elephantopus	Exótica
Poaceae	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaerth.,	Pata de gallina	Eleusine	Exótica
Acanthaceae	<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.,	Espigoso	Elytraria	Nativa
-	-	Enredadera	-	Nativa
Fabaceae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Guanacaste	Enterolobium	Nativa
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i>	Madero negro	Gliricidia	Nativa
Amaranthaceae	<i>Gomphrena serrata</i> L.,	Diente de leon	Gomphrena	Nativa
Asclepiadaceae	<i>Gonolobus barbatus</i> Kunth in Humb., Bonpl.,	Bejuco corazon	Gonolobus	Nativa
Loasaceae	<i>Gronovia scandens</i> L.,	Hoja morada	Gronovia	D
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guacimo de ternero	Guazuma	Nativa
Rubiaceae	<i>Hamelia patens</i> Jacq.,	Pata de venado	Hamelia	Nativa
Sterculiaceae	<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth in Humb.,	Cola de chanco	Helicteres	Nativa
Boraginaceae	<i>Heliotropium indicum</i> L.,	Cola de alacran	Heliotropium	Exótica
Poaceae	<i>Hemartria altissima</i>	Aleman	Hemartria	Exótica
-	-	Hoja partida	-	D
-	-	Hoja terciopelo	-	D
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea</i> sp.	Espina de pescado	Hydrolea	Nativa
Poaceae	<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf in Prain.,	Jaragua	Hyparrhenia	Exótica
Lamiaceae	<i>Hyptis capitata</i> Jacq.,	Bola blanca	Hyptis	Nativa
Lamiaceae	<i>Hyptis pectinata</i> (L.) Poit.,	Chang menudo	Hyptis	Exótica
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp.	Chang	Hyptis	Nativa
Fabaceae	<i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng.,	Umanda	Indigofera	Nativa
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	Inga peludo	Inga	Nativa
Fabaceae	<i>Inga spectabilis</i>	Inga spectabilis	Inga	Nativa
Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.,	Batatilla1	Ipomoea	Nativa
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hederifolia</i> L.,	Batatilla	Ipomoea	Nativa
Poaceae	<i>Ischaemum</i> sp.	Retana	Ischaemum	Exótica
Poaceae	<i>Ixophorus unisetus</i> (J. Presl) Schltld.,	Pasto chele	Ixophorus	Nativa
Acanthaceae	<i>Justicia comata</i> (L.) Lam.,	Viborana1	Justicia	Nativa
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.,	Lantana camara	Lantana	Exótica
Verbenaceae	<i>Lantana trifolia</i> L.,	Lantana morada	Lantana	Nativa
Lamiaceae	<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R.Br. in W.T. Aiton.,	Oloroso	Leonotis	D
Fabaceae	<i>Leucaena leucocephala</i>	Leucaena	Leucaena	Nativa
Schizaeaceae	<i>Ligodium venustum</i> SW.	Helecho	Ligodium	Nativa
Flacourtiaceae	<i>Lindackeria laurina</i>	Madroño	Lindackeria	Nativa
Polemoniaceae	<i>Loeselia ciliata</i> L.,	Aguijoncita	Loeselia	Nativa
Fabaceae	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Chaperno	Lonchocarpus	Nativa
Onagraceae	<i>Ludwigia decurrens</i> Walter.,	Polilla	Ludwigia	Nativa
Tiliaceae	<i>Luehea seemannii</i>	Guacimo de molenillo	Luehea	Nativa
Fabaceae	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Sessé & Moc).	Siratiro	Macroptilium	Nativa
Malvaceae	<i>Malachra alceifolia</i> Jacq.,	Borde rojo	Malachra	Nativa

Continuación del anexo 3. Especies herbáceas y arbustivas (DAP ≤ 8 cm) registradas en este estudio. Franja altitudinal (200-400 m.s.n.m) Muy Muy, Nicaragua.

Familia	Nombre científico	Nombre	Género	Nativo/exótico
Marantaceae	<i>Maranta arundinacea</i>	Chahuiton	Maranta	Nativa
-	<i>Marrubium sp.</i>	Girasol naranja	Marrubium	Exótica
-	-	Matorral	-	D
Asteraceae	<i>Melampodium divaricatum (Rich. ex Pers.) D.C.,</i>	Flor amarilla2	Melampodium	Nativa
Poaceae	<i>Melinis sp.</i>	Melinis	Melinis	Exótica
Sterculiaceae	<i>Melochia tomentosa</i>	Chang sin olor	Melochia	Nativa
Apocynaceae	<i>Mesechites trifida (Jacq.) Mull. Arg. In Mart.,</i>	Tallo morado	Mesechites	D
Mimosaceae	<i>Mimosa albida Humb. & Bonpl. Ex Willd.</i>	Zarza gato	Mimosa	Nativa
Mimosaceae	<i>Mimosa pigra L.,</i>	Dormilona gigante	Mimosa	Nativa
Mimosaceae	<i>Mimosa pudica L.,</i>	Mimosa pudica	Mimosa	Nativa
Elaeocarpaceae	<i>Mutingia calabura</i>	Capulin	Mutingia	Nativa
Poaceae	<i>Oplismenus burmannii (Retz.) P. Beauv.,</i>	Oplismenus	Oplismenus	Nativa
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata L.,</i>	Fruticosa	Oxalis	Nativa
Poaceae	<i>Panicum maximum</i>	Asia	Panicum	Exótica
Poaceae	<i>Panicum sp.</i>	Panicula	Panicum1	Nativa
Poaceae	<i>Panicum sp.</i>	Pasto peludo	Panicum2	Exótica
Poaceae	<i>Paspalum conjugatum Bergius,</i>	Conjugatum	Paspalum	Nativa
Poaceae	<i>Paspalum notatum Fluggé,</i>	Notatum	Paspalum	Nativa
Poaceae	<i>Paspalum plicatulum Michx.,</i>	Cola de burro	Paspalum	Nativa
Poaceae	<i>Paspalum sp.</i>	Conjugatum peludo	Paspalum	Nativa
Poaceae	<i>Paspalum virgatum L.,</i>	Zacaton	Paspalum	Nativa
Passifloraceae	<i>Passiflora biflora Lam.,</i>	Polla	Passiflora	Nativa
-	-	Pata de olote	-	Nativa
Malvaceae	<i>Pavonia schiedeana Steud.,</i>	Capullito	Pavonia	Nativa
-	-	Peciolada	-	D
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus amarus Schumach.,</i>	Barbesol herbáceo	Phyllanthus	Nativa
Mimosaceae	<i>Pithecellobium oblongum Benth.,</i>	Rompebotas	Pithecellobium	Nativa
Fabaceae	<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	Coyote	Platymiscium	Nativa
Portulacaceae	<i>Portulaca oleraceae L.,</i>	Verdolaga	Portulaca	Exótica
Convolvulaceae	-	Pringamosa de	-	D
Malvaceae	<i>Pseudabutilon umbellatum (L.) Frixell</i>	Escoba desconocida	<i>Pseudabutilon</i>	Nativa
Asteraceae	<i>Pseudoelephantopus spicatus</i>	Escoba san agustin	Pseudoelephantopus	Nativa
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	Guayaba	Psidium	Nativa
Apocynaceae	<i>Rauvolfia tetraphylla L.,</i>	Tomatillo	Rauvolfia	Exótica
Oxalidaceae	-	Repollita	-	D
Fabaceae	<i>Rhynchosia minima (L.) DC.,</i>	Rinchosia minima	Rhynchosia	Nativa
Euphorbiaceae	-	Rojilla	-	D
Scrophulariaceae	<i>Russelia sarmentosa Jacq.</i>	Caña agria	Russelia	Nativa
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria L.,</i>	Pasiflora2	Sapindus	Nativa
Cyperaceae	<i>Scleria melaleuca Rchb. Ex Schtdl. & Cham.</i>	Navajuela	Scleria	Nativa
Scrophulariaceae	<i>Scoparia dulcis L.,</i>	Culantrillo	Scoparia	Exótica
Selaginellaceae	<i>Selaginella sertata Spring.</i>	Coludo	Selaginella	Nativa
Caesalpiniaceae	<i>Senna obtusifolia (L.) H.S Irwin & Barneby,</i>	Pico de pájaro	Senna	Exótica
Fabaceae	<i>Senna siamea</i>	Casia amarilla	Senna	Exótica
Caesalpiniaceae	<i>Senna sp.</i>	Umanda1	Senna	Exótica
Sapindaceae	<i>Serjania atrolineata C. Wright,</i>	Pasiflora1	Serjania	Nativa
Poaceae	<i>Setaria parviflora (Poir.) Kerguelen.</i>	Plumerito	Setaria	Nativa
Malvaceae	<i>Sida acuta Burm. f.,</i>	Sida acuta	Sida	Nativa
Malvaceae	<i>Sida jussieana DC.,</i>	Escoba3	Sida	Nativa
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia L.,</i>	Valva	Sida	Nativa
Smilacaceae	<i>Smilax spinosa Mill., Gard.</i>	Corona de cristo	Smilax	Nativa
Solanaceae	<i>Solanum jamaicense Mill.,</i>	Cola de iguana	Solanum	Nativa
-	-	Sombra de armado	-	D
Poaceae	<i>Sorghum halepense</i>	Sorgo	Sorghum	Exótica
Asteraceae	<i>Spilanthes alba</i>	Huevecillo	Spilanthes	Nativa

Continuación del anexo 3. Especies herbáceas y arbustivas (DAP ≤ 8 cm) registradas en este estudio. Franja altitudinal (200-400 m.s.n.m) Muy Muy, Nicaragua.

Familia	Nombre científico	Nombre	Género	Nativo/exótico
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Jobo	Spondias	Nativa
Poaceae	<i>Sporobolus jacquemontii</i> Kunth,	Espartillo	Sporobolus	Nativa
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta frantzii</i>	Chilillo	Stachytarpheta	Nativa
Apocynaceae	<i>Stemmadenia obovata</i>	Cachito	Stemmadenia	Nativa
Fabaceae	<i>Stizolobium pruriens</i>	Pica pica	Stizolobium	Nativa
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Cortez	Tabebuia	Nativa
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>	Roble macuelizo	Tabebuia	Nativa
Fabaceae	<i>Teramnus uncinatus</i> (L.) Sw.,	Teramus2	Teramnus	Nativa
Poaceae	<i>Teramus labialis</i> (L.) Sw.,	Teramus1	Teramus	Exótica
Acanthaceae	<i>Thunbergia fragans</i> Roxb.,	Primorosa	Thunbergia	Nativa
Asteraceae	<i>Tridax procumbens</i> L.,	Orozul	Tridax	Nativa
Tiliaceae	<i>Triumfetta lappula</i> L.,	Mozote de caballo	Triumfetta	Nativa
Turneraceae	<i>Turnera sp.</i>	Salvia	Turnera	D
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i> L.,	Aserrada	Turnera	Nativa
-	-	Umanda bejuco	-	D
-	-	Uva	-	D
Verbenaceae	-	Verbenacea1	-	Nativa
Verbenaceae	-	Verrugoso	-	Nativa
Fabaceae	<i>Vigna luteola</i>	Vigna	Vigna	Exótica
Vitaceae	<i>Vitis sp.</i>	Pasiflora3	Vitis	Nativa
Sterculiaceae	<i>Waltheria indica</i>	Escoba2	Waltheria	Nativa
Araceae	<i>Xanthosoma sp.</i>	Quequisque	Xanthosoma	Nativa
Flacourtiaceae	<i>Xylosoma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.,	Espina roja	Xylosoma	Nativa
Solanaceae	-	Zarza2	-	Nativa

Anexo 4. Especies herbáceas y arbustivas (DAP ≤ 8 cm) con un solo registro en este estudio. Franja altitudinal (200-400 m.s.n.m) Muy Muy, Nicaragua.

Familia	Nombre científico	Nombre	Género	Nativo/exótico
Papaveraceae	<i>Argemone mexicana</i>	Lechuguilla de playa	Argemone	D
Acanthaceae	<i>Blechum sp.</i>	Blechum5	Blechum	Nativa
Poaceae	<i>Brachiaria humidicola</i>	Humidicola	Brachiaria	Exótica
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Jiñocuavo	Bursera	Nativa
Euphorbiaceae	<i>Chamaisyce hirta</i>	Chilca	Chamaisyce	Nativa
Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i>	Uva cimarrona	Cissus	Nativa
Cucurbitaceae	<i>Cucumis anguria</i>	Pringamosa de verano	Cucumis	D
Poaceae	<i>Dichanthium sp.</i>	Angleton negro	Dichanthium	Exótica
Poaceae	<i>Echinochloa crusgalli</i>	Pasto piojo	Echinochloa	Exótica
Poaceae	<i>Echinochloa pyramidalis</i>	Pasto suculento	Echinochloa	Exótica
Poaceae	<i>Eleusine indica</i>	Pata de gallina	Eleusine	Exótica
-	-	Enredadera	-	Nativa
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i>	Madero negro	Gliricidia	Nativa
Loasaceae	<i>Gronovia scandens</i>	Hoja morada	Gronovia	D
-	-	Hoja partida	-	D
-	-	Hoja terciopelo	-	D
Fabaceae	<i>Inga sp.</i>	Inga peludo	Inga	Nativa
Fabaceae	<i>Inga spectabilis</i>	Inga spectabilis	Inga	Nativa
Poaceae	<i>Ischaemum sp.</i>	Retana	Ischaemum	Exótica
Lamiaceae	<i>Leonotis nepetifolia</i>	Oloroso	Leonotis	D
Flacourtiaceae	<i>Lindackeria laurina</i>	Madroño	Lindackeria	Nativa
Polemoniaceae	<i>Loeselia ciliata</i>	Aguijoncita	Loeselia	Nativa
Tiliaceae	<i>Luehea seemannii</i>	Guacimo de molenillo	Luehea	Nativa
Malvaceae	<i>Malachra alceifolia</i>	Borde rojo	Malachra	Nativa
	<i>Marrubium sp.</i>	Girasol naranja	Marrubium	Exótica
Apocynaceae	<i>Mesechites trifida</i>	Tallo morado	Mesechites	D
Malvaceae	<i>Pavonia schiedeana</i>	Capullito	Pavonia	Nativa
Portulacaceae	<i>Portulaca oleraceae</i>	Verdolaga	Portulaca	Exótica
Convolvulaceae	-	Pringamosa de	-	D
Malvaceae	<i>Pseudabutilon sp.</i>	Escoba desconocida	<i>Pseudabutilon</i>	Nativa
Asteraceae	<i>Pseudoelephantopus spicatus</i>	Escoba san agustin	Pseudoelephantopus	Nativa
Apocynaceae	<i>Rauvolfia tetraphylla</i>	Tomatillo	Rauvolfia	Exótica
Oxalidaceae	-	Repollita	-	D
Euphorbiaceae	-	Rojilla	-	D
Scrophulariaceae	<i>Russelia sarmentosa</i>	Caña agria	Russelia	Nativa
Fabaceae	<i>Senna siamea</i>	Casia amarilla	Senna	Exótica
Caesalpiniaceae	<i>Senna sp.</i>	Umanda1	Senna	Exótica
Poaceae	<i>Sorghum halepense</i>	Sorgo	Sorghum	Exótica
Asteraceae	<i>Spilanthes alba</i>	Huevecillo	Spilanthes	Nativa
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Jobo	Spondias	Nativa
Poaceae	<i>Sporobolus jacquemontii</i>	Espartillo	Sporobolus	Nativa
Apocynaceae	<i>Stemmadenia obovata</i>	Cachito	Stemmadenia	Nativa
Acanthaceae	<i>Thunbergia fragans</i>	Primorosa	Thunbergia	Nativa
Turneraceae	<i>Turnera sp.</i>	Salvia	Turnera	D
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i>	Aserrada	Turnera	Nativa
-	-	Umanda bejuco	-	D
-	-	Uva	-	D
Fabaceae	<i>Vigna luteola</i>	Vigna	Vigna	Exótica
Vitaceae	<i>Vitis sp.</i>	Pasiflora3	Vitis	Nativa
Araceae	<i>Xanthosoma sp.</i>	Quequisque	Xanthosoma	Nativa
Solanaceae	-	Zarza2	-	Nativa

Anexo 5. Coeficientes de variación de los rasgos funcionales de las plantas evaluados en la vegetación herbácea y arbustiva de pastizales en Muy Muy, Matagalpa, Nicaragua.

Rasgo funcional	CV	Rasgo funcional	CV	Rasgo funcional	CV
Área foliar específica	9	Forma de vida geofita	50	Crecimiento como arbusto bajo	88
Hemicriptofita	13	Tallo ascendente a postrado	50	Espinas blandas en la hoja	90
Hoja sin sabor	13	Hojas como semiroseta	52	Yemas adventicias_1	91
Crecimiento macollador	14	Hierba alta-hoja en 2 estratos	57	Tallos horizontales arraigados_2	92
Hoja glabra	16	Tubérculos en la raíz_2	63	Sabor amargo	95
Tallo erecto	18	Hierba alta-hoja en el centro	63	Raíces partidas_3	97
Yemas de plantas_2	21	Tubérculos en el tallo_1	65	Espinas duras en la hoja	98
Hoja con borde cortante	24	Crecimiento en césped	66	Yemas de plantas_3	99
Altura	24	Hojas como roseta superior	67	Longitud de la espina en la hoja	101
Tallos epigeos_1	25	Raíces partidas_2	71	Yemas de plantas_1	99
Diámetro del tallo	31	Número de espinas en tallo	74	Sabor picante	100
Forma de vida fanerofita	32	Hoja pubescente larga-rala	74	Sabor aromático_1	104
Hoja pubescente corta-rala	39	Bulbos_1	76	Sin órganos de crecimiento clonal	109
Tallos epígeos_2	42	Tallos hipógeos_2	76	Crecimiento como arbusto	110
Hoja pubescente densa corta	42	Tallos poco foliados	77	Hoja pubescente-aguijones cortos	111
Hojas como roseta	42	Numero de espinas en hoja	84	Longitud de la espina en el tallo	116
Tallo postrado	43	Yemas adventicias_3	85	Yemas adventicias_2	119
Hojas distribuidas en tallo	43	Forma de vida terofita	86	Sabor aromático_2	120
Tallos horizontales_1	46	Raíces partidas_1	86	Presencia de látex	122
Hoja con borde liso	48	Forma de vida camefita	87	Tallo como liana	123