

DINAMICA DEL FOSFORO EN EL ESTRATO HERBACEO DE UNA SABANA DE *TRACHYPOGON* SOMETIDA A QUEMA Y PASTOREO

PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE HERBACEOUS LAYER OF A *TRACHYPOGON* SAVANNA UNDER BURNING AND GRAZING

Ismael Hernández-Valencia y Danilo López-Hernández

Instituto de Zoología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
Apdo. Postal 1041-A. email: ihernand@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

Se estudió la dinámica del fósforo en el estrato herbáceo de una sabana de *Trachypogon* bajo quema y pastoreo, a través de las variaciones estacionales en: a) la concentración y acumulación de este elemento en diferentes compartimientos vegetales (verde, seco en pie, mantillo y raíces) y b) flujos del elemento entre estos compartimientos. Los resultados indican que la dinámica del P se encuentra afectada por factores diversos como: a) estacionalidad climática, b) demandas para la producción de materia orgánica durante el ciclo de crecimiento, c) transporte desde los tejidos senescentes a los activos, d) inmovilización por los microorganismos en los tejidos muertos y e) lavado foliar. La producción de materia orgánica requirió de 7.3 kg P ha⁻¹ año⁻¹, de los cuales un 84% fueron destinados a la producción de biomasa aérea. De la cantidad incorporada en la fracción aérea, un 40% es reintegrado al sistema por procesos de descomposición natural, mientras que el remanente queda expuesto a la acción del fuego, lo que permite liberar el P inmovilizado en los tejidos muertos, pero con pérdidas debido a la dispersión de cenizas en la atmósfera.

ABSTRACT

We studied phosphorus dynamics in the herbaceous layer of a *Trachypogon* savanna under burning and grazing, through seasonal changes in: a) concentration and accumulation of P in different plant compartments (green, standing dead, litter and roots) and b) fluxes between compartments. The results show that P dynamics is affected by factors such as: a) climatic seasonality, b) requirements for organic matter production during the growing season, c) translocation from senescent to photosynthetic tissue, d) immobilization in the dead organic matter by microorganisms and e) leaching of leaves. The organic matter production required 7.3 kg P ha⁻¹ yr⁻¹, 84% of which was incorporated in aerial matter production. From this amount, 40% is returned to the ecosystem by natural decomposition processes, while the rest is exposed to fire, which allows the release of P immobilized in dead tissues, but increases losses due to ash dispersion in the atmosphere

Palabras clave: *Trachypogon*, sabana, fósforo, vegetación herbácea.

Keywords: *Trachypogon*, savanna, phosphorus, herbaceous vegetation.

INTRODUCCION

Las sabanas de *Trachypogon* se encuentran sobre suelos ácidos con bajo contenido de macronutrientes esenciales, situación que puede ser acentuada por las quemaduras recurrentes de vegetación que promueven la pérdida de los mismos a

través de la formación de compuestos volátiles y la dispersión de cenizas en la atmósfera (Medina y col. 1978, Hernández-Valencia 1996). Las condiciones nutricionales de los suelos han favorecido el establecimiento de plantas con bajas tasas de crecimiento y bajos requerimientos nutricionales, o de aquellas que presentan estrategias que permiten un

uso más eficiente de los nutrimentos disponibles, tales como: alta relación raíz/vástago, asociaciones con micorrizas y organismos fijadores de nitrógeno atmosférico (Medina y Bilbao 1991).

Hasta el momento los experimentos de fertilización no han mostrado resultados firmes sobre las limitaciones del fósforo en la producción primaria de estas sabanas. Medina y col. (1978) señalan que en condiciones naturales, los tenores de P en el suelo son suficientes para cubrir las demandas de las plantas, incluso sugieren la existencia de consumo de lujo de cuando se fertiliza con P no así para el nitrógeno y potasio, en donde la fertilización con estos elementos produce invariablemente un aumento en la producción de las sabanas de *Trachypogon*. Por su parte San José y García Miragaya (1981), encontraron que solo en los casos de fertilización única o combinada con P se obtienen las mayores respuestas de producción de materia orgánica y además con su adición mejora el consumo de N. Lo que ha sido un resultado común, es que el transporte de nitrógeno desde las hojas viejas a las jóvenes es un proceso más eficiente para el nitrógeno que para el fósforo (Medina 1987), hecho que podría indicar que las necesidades de la planta por N son mayores.

En virtud de las evidencias que sugieren que el P es un elemento clave en la producción de las sabanas, o en todo caso su deficiencia pudiera regular el uso de otros elementos esenciales como el nitrógeno, el carbono y el azufre (Walkers y Syers 1976), el presente trabajo tuvo como objetivo caracterizar la dinámica del fósforo en el estrato herbáceo de una sabana de *Trachypogon*. La demanda y eficiencia de uso de P, así como su redistribución y transferencia entre los diferentes tejidos puede revelar aspectos importantes sobre las estrategias que presenta esta vegetación para desarrollarse en suelos muy pobres.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio. El estudio fue realizado en terrenos del Instituto Agrario Nacional (aproximadamente 8° 56'N y 67° 25'E), vecino inmediato de la Estación Biológica de los Llanos en su lado norte y localizado a 8 km al sur de la ciudad de Calabozo (Edo. Guárico, Venezuela). La vegetación del área

corresponde a una sabana abierta, en donde *Trachypogon plumosus* (saeta) es la especie herbácea dominante. El componente leñoso es disperso y está representado principalmente por *Curatella americana* (chaparro), *Byrsonima crassifolia* (manteco) y *Bowdichia virgilioides* (alcornoque). Las sabanas estudiadas han sido destinadas a la ganadería extensiva por lo menos en los últimos 10 años (0.15 unidades animales ha⁻¹) y la quema se ha practicado anualmente en el mismo período.

El área se caracteriza por una marcada estacionalidad climática, en donde los meses de mayo a septiembre concentran el 75% de la precipitación aproximadamente. Los cursos de precipitación y evapotranspiración potencial mensual durante el lapso de muestreo evidenciaron la existencia de un período en donde la precipitación supera a la evapotranspiración potencial y que se ubica entre los meses de mayo a agosto de 1990 y de junio a septiembre de 1991 (Figura 1). Los suelos han sido identificados como haplustox, moderadamente ácidos, con textura predominante franco-arenosa en los primeros 30 cm de suelos, baja concentración general de nutrimentos disponibles y moderada actividad de aluminio intercambiable (Hernández-Valencia y López-Hernández 1997).

Muestreo de vegetación. Los muestreos de vegetación fueron realizados mensualmente desde abril de 1990 hasta febrero de 1992, lo cual incluyó dos períodos de producción, cada uno antecedido por quema de vegetación. Para la estimación de la biomasa aérea se establecieron al azar 10 cuadratas de 1 m². En ellas se retiró la hojarasca manualmente, mientras que el material aéreo se cortó al ras del suelo y luego fue separado en verde y seco. La estimación de la biomasa radical se hizo tomando 10 porciones de suelo con un barrero de 12.5 cm de diámetro y hasta una profundidad de 30 cm (profundidad en donde se encuentra más del 70% de la biomasa radical, San José y col. 1982). La obtención de las raíces de las muestras de suelo fue hecha por lavado con agua a presión en un tanque y posterior separación con una malla de 0.707 mm. Todas las muestras vegetales obtenidas fueron llevadas al laboratorio donde fueron secadas en una estufa a 80 °C hasta alcanzar peso constante. Las muestras vegetales fueron molidas y después se prepararon 3 muestras

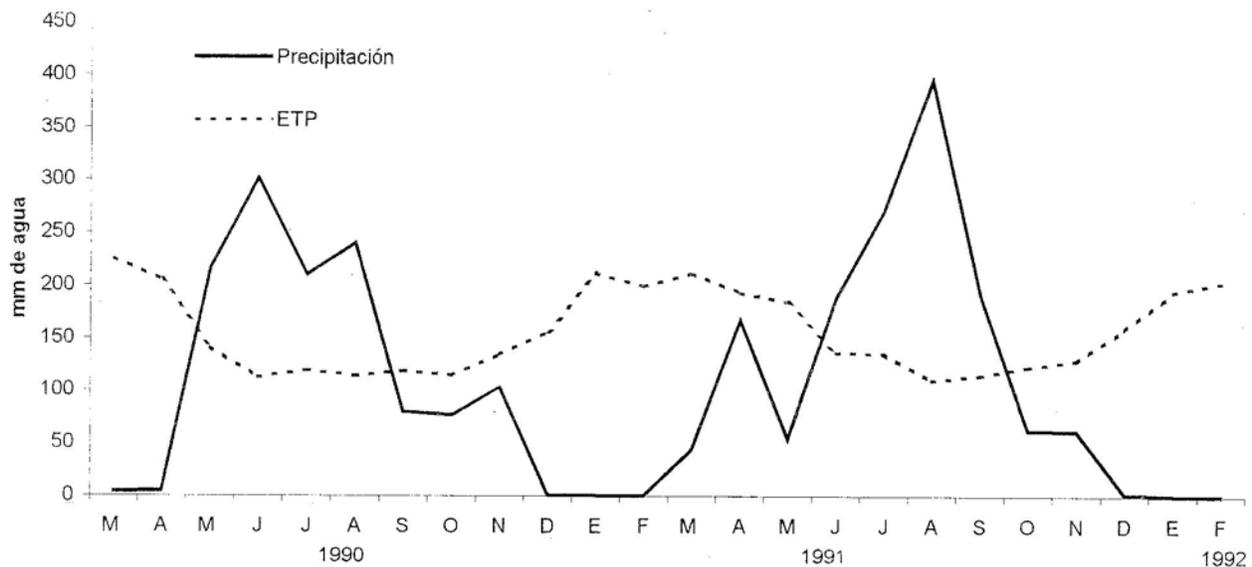


Figura 1. Cursos de evapotranspiración potencial y precipitación para la Estación Biológica de los Llanos desde marzo 1990 hasta febrero 1992.

compuestas a partir de 3 réplicas, de las cuales se tomaron 200 mg que fueron digeridos en una mezcla binaria de H_2SO_4 concentrado y H_2O_2 al 30% (Anderson e Ingram 1992), seguido de la determinación de P en los extractos (Murphy y Riley 1962).

Estimación de las tasas de liberación de P por descomposición y flujo de P en el material vegetal. Las tasas de liberación de P del material muerto en pie y la hojarasca fueron determinadas con el método de las bolsas de descomposición (Wiegert y Evans 1964). Cinco gramos de material proveniente de cada compartimiento (verde, seco en pie y mantillo) fueron colectados en la fecha de inicio del experimento y se colocaron en bolsas de nylon con apertura de malla de 2 mm, mientras que igual número de réplicas fueron llevadas al laboratorio para determinar su peso seco y contenido de P por los métodos descritos anteriormente. En el caso del material muerto en pie, 4 bolsas fueron suspendidas a 15 cm del suelo por una barra de acero, mientras que en el caso de la hojarasca, 4 bolsas fueron dejadas sobre el suelo. Las bolsas se mantuvieron por espacios de 30 días o aproximados a este período, posteriormente fueron llevadas al laboratorio en donde se secó el material remanente

y finalmente se determinó el contenido de P. En lo que respecta a las raíces no se hicieron experimentos de descomposición debido a lo laborioso del proceso.

Para estimar los flujos de P en los diferentes compartimientos de la vegetación, se usó el modelo continuo propuesto por Bulla y col. (1981), para determinar la productividad primaria neta y cuyos componentes modificados para este caso de estudio fueron:

Variables de estado:

VerdeP: Cantidad de P contenido en la biomasa verde en el tiempo t.

SecoP: Cantidad de P contenido en la materia orgánica seca en pie en el tiempo t.

MantilloP: Cantidad de P contenido en el tiempo t.

Tasas de transferencia

ProduP: Asimilación neta de P en el intervalo t-1, t.

ConsuP: Cantidad de P consumida por los herbívoros en el intervalo t-1, t.

MortP: Cantidad de P contenido en la materia orgánica que muere en el intervalo t-1, t.

FallP: Cantidad de P contenido en la materia orgánica que cae al suelo en el intervalo t-1, t.

DecolP: Cantidad de P liberado del mantillo en el intervalo t-1, t.

DecodeP: Cantidad de P liberado del material seco en pie en el intervalo t-1, t.

Las tasas intrínsecas de liberación de P del material orgánico en descomposición y que se estimaron con la técnica de bolsas de descomposición fueron:

DecodrP: Tasa de liberación del P de la materia orgánica seca en pie en el intervalo t-1, t

DecolrP: Tasa de liberación del P del mantillo en el intervalo t-1, t.

Las expresiones matemáticas de los flujos del modelo son:

$$\text{FallP}(t-1, t) = \text{FallP}'(t-1, t) / e^{-\text{DecolrP} \cdot \Delta t / 2}$$

$$\text{DecolP}(t-1, t) = \text{DecodeP}'(t-1, t) + \text{FallP}(t-1, t) - \text{FallP}'(t-1, t)$$

$$\text{MortP}(t-1, t) = \left(\frac{\text{SecoP}(t) - \text{SecoP}(t-1) \cdot e^{-\text{DecodrP} \cdot \Delta t}}{e^{-\text{DecodrP} \cdot \Delta t / 2}} \right) - \text{FallP}(t-1, t)$$

$$\text{DecodeP}(t-1, t) = \text{DecodeP}'(t-1, t) - \text{MortP}(t-1, t) - \text{FallP}(t-1, t) - \text{SecoP}(t) - \text{SecoP}(t-1) \cdot e^{-\text{DecodrP} \cdot \Delta t}$$

$$\text{ProduP}(t-1, t) = \text{VerdeP}(t) - \text{VerdeP}(t-1) + \text{MortP}(t-1, t) + \text{ConsuP}(t-1, t)$$

En donde:

$$\text{FallP}'(t-1, t) = \text{MantilloP}(t) - \text{MantilloP}(t-1) + \text{DecolP}'(t-1, t)$$

$$\text{DecolP}'(t-1, t) = \text{MantilloP}(t-1) \cdot (1 - e^{-\text{DecolrP} \cdot \Delta t})$$

$$\text{DecodeP}'(t-1, t) = \text{SecoP}(t-1) \cdot (1 - e^{-\text{DecodrP} \cdot \Delta t})$$

Para la determinación del consumo de material por herviboría (ConsuP) se establecieron 4 parcelas cercadas de 6 x 6 metros que sirvieron para excluir el pastoreo. Cada mes se colectaron 10 muestras de 1m² entre las 4 parcelas, para estimar el consumo de P como la diferencia de biomasa entre las parcelas de exclusión y las sabanas bajo pastoreo.

RESULTADOS

Concentración de fósforo en los tejidos vegetales. Después de la quema y con el inicio del ciclo de crecimiento, la concentración de P en los

tejidos verdes alcanza sus valores más altos con un valor promedio en los dos ciclos de 2.462 $\mu\text{g P g}^{-1}$, para luego disminuir en forma paulatina hasta las fechas previas a la quema subsiguiente hasta 860 $\mu\text{g P g}^{-1}$, lo cual representa una reducción aproximada del 66% de la concentración máxima alcanzada al inicio (Figura 2, Tabla 1). La concentración de P en el material seco en pie presenta un comportamiento similar al material verde; es decir, las mayores concentraciones de P al inicio del ciclo. Para todas las fechas los valores de concentración de P en el material seco son menores que el material verde, lo que sugiere el transporte de P desde las hojas senescentes a las activas, además de pérdidas de P del material seco por procesos de descomposición. Las mayores concentraciones de P en el material seco en pie al inicio del ciclo fueron posibles ya que las hojas secas provenientes de las primeras hojas activas del ciclo mantienen una concentración relativamente alta respecto a futuras hojas no activas que se originan de tejidos verdes con menor concentración de P.

Las concentraciones de P en el mantillo fueron siempre superiores al material seco en pie y en algunos casos al material verde. Respecto al material seco en pie (que es de donde se origina el mantillo), los aumentos de concentración llegaron en algunos casos al 440%, y que indica una fuerte inmovilización de P por los bajos tenores que éste presenta en la materia bajo descomposición (alta relación C/P, Swift y col. 1979). Respecto a las tendencias estacionales, se observa que la concentración de P en el mantillo es menor durante la época húmeda y mayor en la época seca, hecho que podría estar relacionado con el lavado de P por la precipitación o una mayor intensidad de la inmovilización de P en la época seca.

Las concentraciones de P en las raíces fueron en promedio inferior a las concentraciones en el material verde y el mantillo y ligeramente superiores al material seco en pie (Figura 2, Tabla 1). Respecto a su dinámica se observaron dos picos, el primero posterior a la quema y el segundo en las fechas de máxima precipitación. El primer pico puede estar asociado a la activación del sistema radical para la toma de P, una vez producida la quema y en respuesta a próximos requerimientos de P para la producción de biomasa aérea o bien a una mayor proporción de raíces no funcionales con

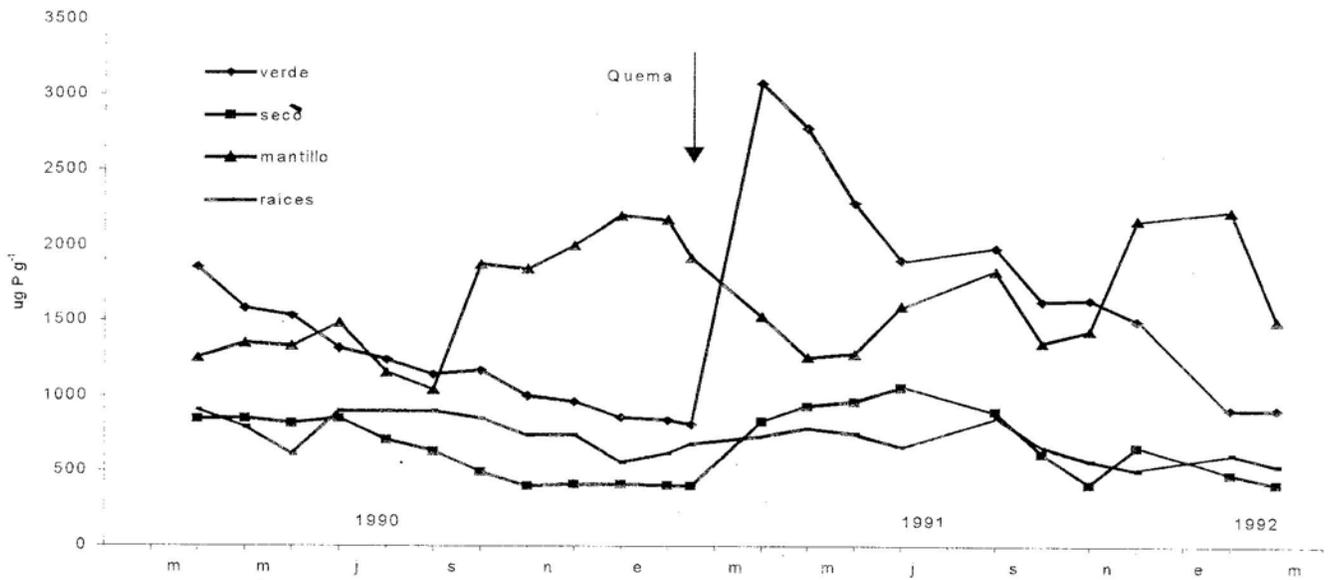


Figura 2. Concentración de fósforo en los tejidos vegetales.

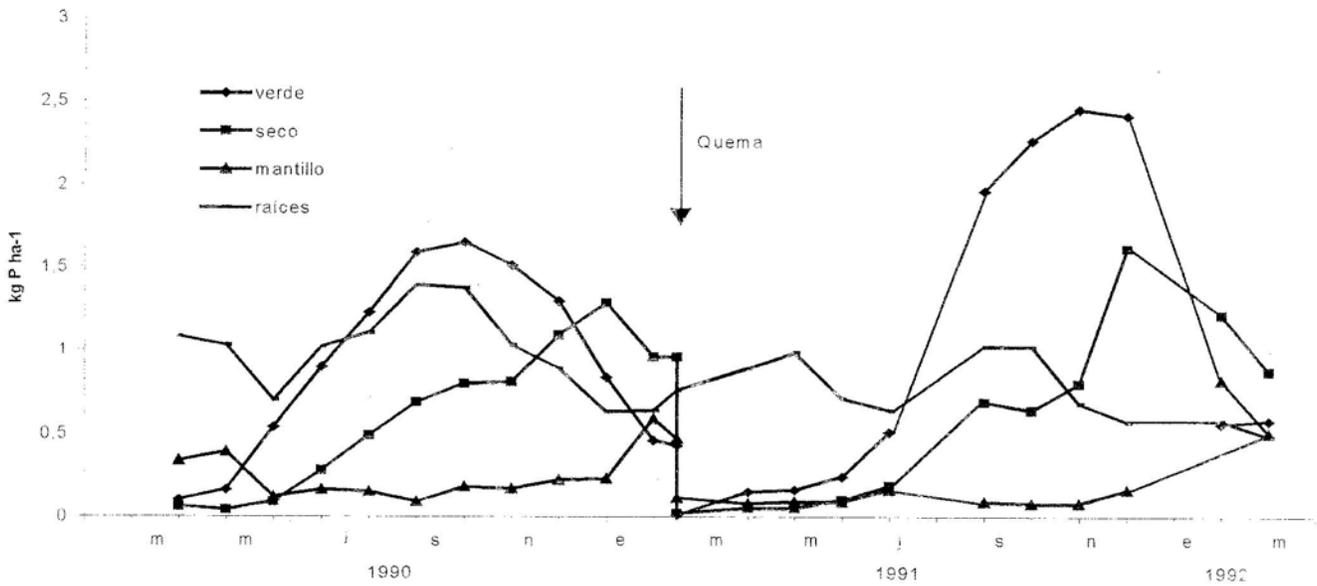


Figura 3. Cantidad de fósforo acumulada en los tejidos vegetales.

Tabla 1. Concentración y cantidad acumulada de fósforo en los tejidos vegetales

Fecha	Concentración de fósforo $\mu\text{g g}^{-1}$				Cantidad de fósforo acumulada kg ha^{-1}			
	Verde	Seco	Mantillo	Raíces	Verde	Seco	Mantillo	Raíces
Primer ciclo								
30.03.90	1853	843	1253	907	0.10	0.06	0.34	1.08
28.04.90	1578	852	1348	793	0.16	0.04	0.39	1.03
28.05.90	1530	817	1328	611	0.54	0.09	0.12	0.70
28.06.90	1318	850	1480	899	0.90	0.28	0.16	1.02
28.07.90	1240	710	1154	898	1.22	0.49	0.15	1.10
29.08.90	1141	630	1041	898	1.59	0.69	0.09	1.39
28.09.90	1168	492	1872	852	1.65	0.80	0.18	1.37
27.10.90	998	398	1839	739	1.51	0.81	0.17	1.03
29.11.90	965	410	2000	742	1.29	1.09	0.22	0.89
28.12.90	856	410	2197	557	0.84	1.28	0.23	0.63
31.01.91	837	402	2170	618	0.46	0.96	0.59	0.64
16.02.91	810	397	1915	680	0.43	0.96	0.47	0.76
Segundo ciclo								
16.02.91	810	397	1915	680	0.01	0.02	0.11	0.76
27.03.91	3071	830	1522	732	0.15	0.05	0.08	0.89
28.04.91	2773	930	1256	782	0.16	0.05	0.09	0.98
30.05.91	2277	960	1278	748	0.24	0.10	0.09	0.71
28.06.91	1898	1056	1591	661	0.51	0.19	0.16	0.64
28.08.91	1980	895	1825	862	1.96	0.69	0.09	1.02
27.09.91	1625	615	1348	657	2.26	0.64	0.08	1.02
30.10.91	1635	406	1428	565	2.45	0.80	0.08	0.68
30.11.91	1496	657	2168	503	2.41	1.61	0.16	0.57
30.01.92	910	477	2223	611	0.56	1.21	0.82	0.58
27.02.92	910	410	1496	530	0.58	0.87	0.50	0.48

alta concentración de P por inmovilización. El segundo pico se ubica en la época húmeda en donde se favorece la producción de biomasa y una mayor asimilación de P por las raíces.

Acumulación de P en la materia orgánica.

Posterior a la quema y con el inicio de la época de lluvias ocurre una acumulación progresiva de P en los tejidos vegetales aéreos, especialmente en el material fotosintéticamente activo. Luego con el inicio de la temporada seca y el consecuente incremento de la mortalidad de hojas, la fracción seca constituye el mayor compartimiento de acumulación de P (Figura 3, Tabla 1). La cantidad de P acumulada en la biomasa aérea se correlaciona con la acumulación de materia orgánica (Hernández-Valencia y López-Hernández 1997) con un máximo promedio en los dos ciclos de $3.4 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ al final de la época de lluvias para luego decaer a $1.9 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en las fechas previas a la quema.

Las cantidades de P presentes en las raíces varían entre 0.6 a 1.4 kg ha^{-1} , con picos en los períodos de mayor pluviosidad (1.4 kg P ha^{-1} y 1.0 kg P ha^{-1} para el primero y segundo ciclo respectivamente) y de mayor acumulación de biomasa radical (Hernández-Valencia y López-Hernández 1997). En general, la fracción aérea es la que acumula la mayor cantidad de P, exceptuando los 3-4 meses subsiguientes a la quema en donde la biomasa aérea es baja. Por el contrario, desde las fechas de máxima biomasa total (septiembre-octubre) hasta las fechas previas a la quema de vegetación (enero-febrero), entre un 12 a 27% del P se encuentra en las raíces, lo cual es indicativo de la importancia de la fracción aérea en la acumulación de este elemento. Cabe destacar además que esta es la fracción que se encuentra expuesta a las quemaduras periódicas, aspecto que debe ser considerado para evaluar el impacto de la quema en el balance nutricional de estos ecosistemas.

Cuando se comparan las cantidades totales de P en el material aéreo respecto al subterráneo se observa que la disminución en la cantidad de P aéreo después del pico de máxima cosecha no se traduce en un aumento en la cantidad de P en las raíces. En consecuencia la reducción en el contenido de P aéreo se debe principalmente a la herbivoría, caída de material seco o descomposición pero no al transporte de P al sistema radical.

Tasas de desaparición del fósforo en el material muerto. La Figura 4 y la Tabla 2 muestran las tasas de desaparición de P en el mantillo y el material seco en pie. Destacan de los datos tres aspectos: 1) para un mismo lapso, las tasas de desaparición de P en el mantillo son superiores a las del material seco en pie, 2) las mayores tasas de desaparición se registraron en la época húmeda, tanto para el mantillo como para el material seco en pie, lo cual coincide con lo encontrado por Hernández-Valencia y López-Hernández (1997) para la materia orgánica y 3) los cambios en las tasas de desaparición son más pronunciados en el mantillo. Las tasas mínimas de desaparición del mantillo fueron de 1.73 a 4.09 mg P g⁻¹ P día⁻¹ en la época seca (diciembre-abril, Figura 3) y las máximas entre 24.24 mg P g⁻¹ P día⁻¹ y 55.66 mg P g⁻¹ P día⁻¹ en el pico de lluvias (junio-septiembre). En el caso del material seco en

pie las tasas mínimas fueron 0.29 mg P g⁻¹ P día⁻¹ (marzo, época seca) hasta 19.10 mg P g⁻¹ P día⁻¹ (julio-agosto, máxima precipitación).

Flujo de fósforo en la vegetación. La figura 5 muestra las tasas de transferencias diarias de P en el compartimiento epigeo. La asimilación de P (ProduP) es mayor durante la época de lluvias (Figura 5a, Tabla 2). Para el primer ciclo se evidencia la existencia de dos picos de asimilación en la época húmeda, el primero es de 26.2 g P ha⁻¹ día⁻¹ y se ubica en las fechas de mayor precipitación (27/07/90-29/08/90). El segundo pico coincide al final del período lluvioso con el desarrollo de las inflorescencias (29/08/90-28/09/90) con la incorporación de 16.2 g P ha⁻¹ día⁻¹. Para el segundo ciclo se presenta una tendencia creciente en la tasa de asimilación de P hasta alcanzar un máximo para las fechas de inducción floral (30/10/91-30/11/91) con 51.6 g P ha⁻¹ día⁻¹.

El consumo de P por herbivoría (ConsuP) es unimodal para los dos ciclos (Figura 5a, Tabla 2), con máximos de 4.2 g P ha⁻¹ día⁻¹ (28/05/90-29/08/90) y 7.5 g P ha⁻¹ día⁻¹ (28/04/91-30/05/91). Vale destacar que el mayor consumo de P coincide con la época de lluvias, en donde el material verde posee un mayor contenido de P y el pasto es más aceptable por el ganado.

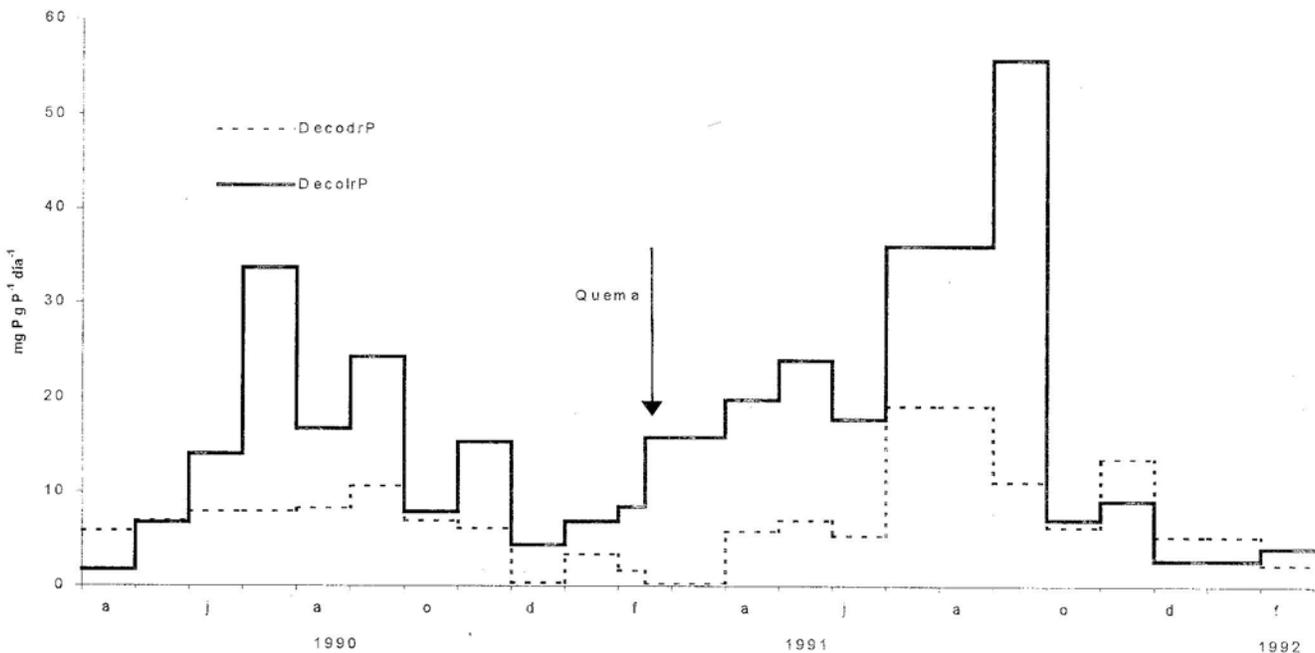


Figura 4. Tasas intrínsecas de liberación de fósforo del material seco en pie y el mantillo

Tabla 2. Tasas de liberación de P y flujos de P en la biomasa aérea

Periodo	DecodirP (mgP gp ⁻¹ día ⁻¹)	DecolirP (mgP gp ⁻¹ día ⁻¹)	DecodeP (kg P/ha ⁻¹)	DecolP (kg P/ha ⁻¹)	FallP (kg P/ha ⁻¹)	MortP (kg P/ha ⁻¹)	ConsumP (kg P/ha ⁻¹)	ProduP (kg P/ha ⁻¹)	ProduB (t ha ⁻¹) *
Primer ciclo									
20/03/90-28/04/90	5.89	1.73	0.01	0.02	0.08	0.07	0.05	0.10	0.09
28/04/90-28/05/90	7.02	6.77	0.02	0.08	-0.21	0.06	0.04	0.15	0.34
28/05/90-28/06/90	7.95	14.09	0.05	0.06	0.10	0.34	0.13	0.67	1.31
28/06/90-27/07/90	7.94	33.63	0.09	0.16	0.15	0.45	0.11	0.76	0.93
27/07/90-29/08/90	8.28	16.76	0.16	0.06	0.00	0.36	0.11	0.67	0.09
29/08/90-28/09/90	10.7	24.24	0.28	0.11	0.19	0.55	0.15	0.71	0.89
28/09/90-27/10/90	7.02	7.89	0.17	0.04	0.03	0.21	0.05	0.23	0.47
27/10/90-29/11/90	6.19	15.39	0.18	0.10	0.15	0.61	0.05	0.93	1.38
29/11/90-28/12/90	0.36	4.42	0.01	0.03	0.03	0.24	0.03	0.47	-0.02
28/12/90-30/01/91	3.41	6.88	0.13	0.10	0.46	0.33	0.04	0.05	-0.38
30/01/91-16/02/91	1.68	8.42	0.02	0.06	-0.07	0.03	0.01	0.05	0.07
Segundo ciclo									
16/02/91-27/03/91	0.29	15.83	0.00	0.03	0.00	0.04	0.08	0.15	0.10
27/03/91-28/04/91	5.85	19.73	0.01	0.04	0.05	0.04	0.08	0.13	0.07
28/04/91-30/05/91	7.01	23.83	0.02	0.07	0.07	0.13	0.24	0.41	0.22
30/05/91-28/06/91	5.39	17.73	0.03	0.09	0.16	0.27	0.18	0.54	0.37
28/06/91-28/08/91	19.10	35.92	0.21	0.23	0.16	0.84	0.35	1.70	1.61
28/08/91-27/09/91	11.08	55.66	0.26	0.06	0.04	0.54	0.08	0.57	0.84
27/09/91-30/10/91	6.28	7.03	0.18	0.05	0.05	0.66	0.08	0.90	1.35
30/10/91-30/11/91	13.63	9.00	0.43	0.04	0.12	0.72	0.07	1.60	1.11
30/11/91-30/01/92	5.31	2.73	0.69	0.24	0.90	1.97	0.11	1.68	-0.28
30/01/92-27/02/92	2.30	4.09	0.34	0.06	-0.27	-0.28	0.004	-0.30	0.07

* Tomado de Hernández-Valencia y López-Hernández 1997

El flujo de P desde el material activo al seco en pie (MortP) presenta características diferentes en los dos ciclos estudiados. En el primero se observan tres picos bien marcados durante la época de lluvias cuyos valores oscilan entre 15.5-19.7 g P ha⁻¹ día⁻¹ (Figura 5b, Tabla 2). Por el contrario, en el segundo ciclo, el flujo incrementa progresivamente y alcanza su máximo en la época seca (32.3 g P ha⁻¹ día⁻¹). Este último comportamiento parece ser el más realista, ya que con el desarrollo de la vegetación y aproximación a la estación seca aumenta la mortalidad de tejidos activos.

El flujo de P por caída de material seco (FallP), muestra comportamientos muy similares para los dos cursos (Figura 5b, Tabla 3). Con el inicio del ciclo los aportes son inferiores 7.0 g P ha⁻¹ día⁻¹,

posteriormente se verifica un pico con el comienzo de la época seca (13.5- 14.8 g P ha⁻¹ día⁻¹) y que se relaciona con la acumulación de material seco en pie y aumento de la mortalidad de tejidos vivos. Es importante destacar que este pico de incorporación de P al suelo se correlaciona muy bien con la disminución de P en el material en pie.

La liberación de P del material seco en pie (DecodeP), también presenta comportamientos diferentes para los dos ciclos (Figura 5c, Tabla 2). En el primero se observa un máximo en plena época de lluvias (9.3 g P ha⁻¹ día⁻¹) entre 29/08/90-28/09/90, lo cual parece estar favorecido por las altas tasas de liberación de P y la alta mortalidad de hojas. En el segundo ciclo la liberación de P incrementa en forma sostenida y alcanza su máximo valor en la

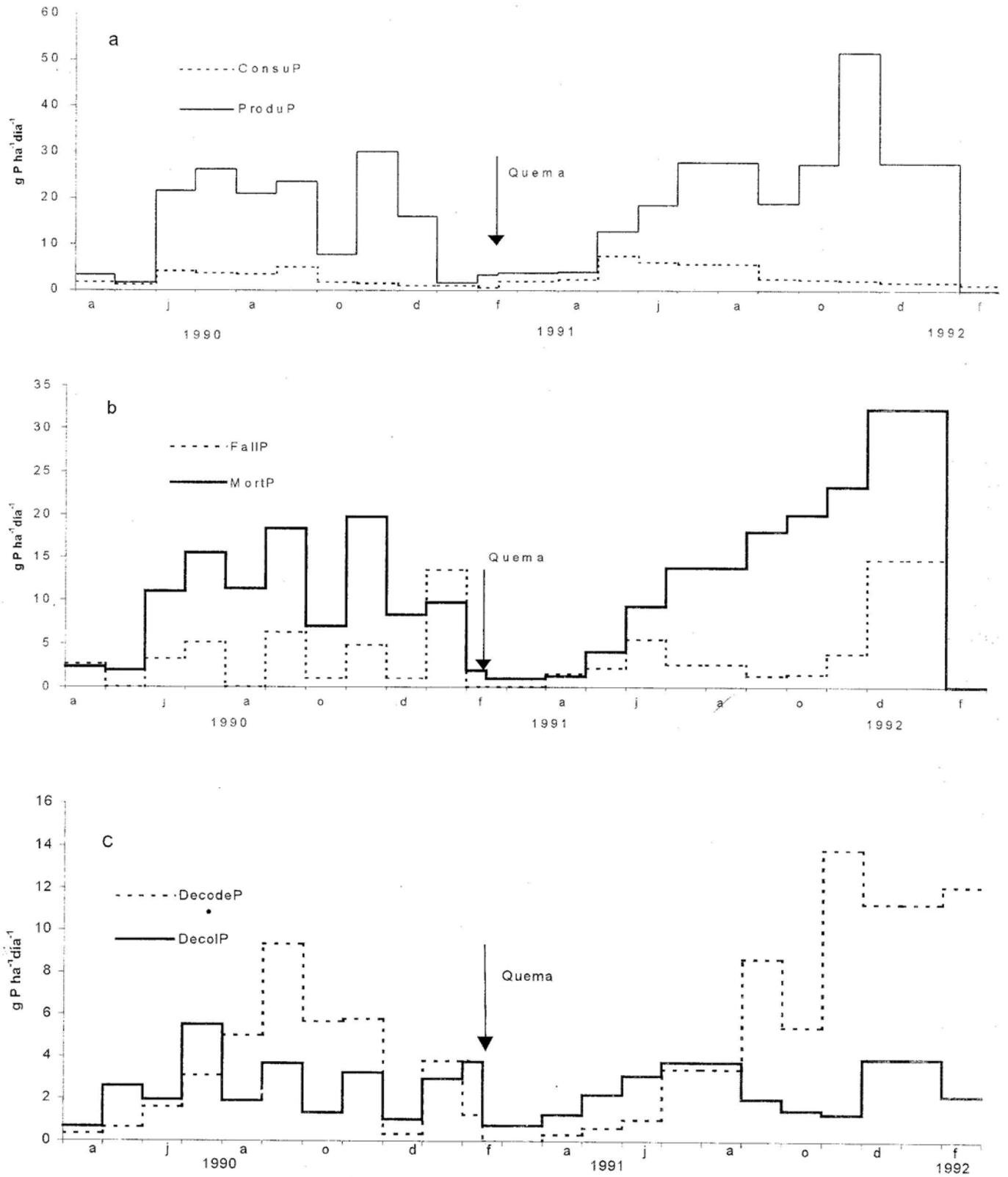


Figura 5. Flujos de fósforo

época seca (11.3-13.9 g P ha⁻¹ día⁻¹) cuando la mortalidad de hojas es mayor. Estos resultados sugieren que en el primer ciclo, la cantidad de P liberado del material seco en pie depende más de las condiciones ambientales (reflejado en las altas tasas de desaparición en la época húmeda), mientras que en el segundo ciclo se relaciona con la cantidad de P acumulado en la materia seca.

La liberación de P del mantillo (DecolP) está relacionada con los períodos en donde hay mayores aportes de P por caída de material seco al suelo (FallP). Los valores varían entre 0.67 a 5.51 g P ha⁻¹ día⁻¹ (Figura 5c, Tabla 2), en donde los más altos se observaron durante la época seca.

El flujo anual promedio de P en la biomasa aérea para los dos ciclos se muestra en la figura 6. La producción de biomasa aérea requirió 6.1 kg P ha⁻¹ año⁻¹, de los cuales 1.0 kg P ha⁻¹ año⁻¹ fueron consumidos por el ganado. De la cantidad remanente 4.1 kg P ha⁻¹ año⁻¹ se transfirieron al material seco en pie y de ellos 1.1 kg P ha⁻¹ año⁻¹ se incorporaron al mantillo. Del material seco en pie, 1.6 kg ha⁻¹ año⁻¹ fueron liberados descomposición, mientras que de el mantillo lo hicieron 0.9 kg P ha⁻¹ año⁻¹. Estos resultados muestran que aproximadamente el 40% del P asimilado por la biomasa aérea es reintegrado por los procesos de descomposición natural, mientras que el remanente queda expuesto a la acción del fuego.

Asimilación de fósforo para la producción de biomasa radical. Tomando en cuenta el pico de máxima cantidad de P acumulado en las raíces se puede estimar que la producción de las mismas requiere por lo menos de 1.0 a 1.4 kg. P ha⁻¹ año⁻¹, ello representa un 16% del total asimilado para la producción total de materia orgánica. Si los procesos de producción y descomposición radical se encuentran en equilibrio, tal como lo mostró San José y col. (1982), se puede suponer que la misma cantidad retorna al suelo por descomposición. Desafortunadamente no se pudo establecer con precisión en que períodos es mayor la demanda, y de esta manera proyectar cuales son las fechas de mayor asimilación por toda la vegetación. Sin embargo, como se observó que la fracción aérea es la que acumula la mayor proporción de P, se justifica concluir que la dinámica de asimilación en gran parte esta dirigida por esta fracción.

Tasas de asimilación, requerimientos y eficiencia en el uso de fósforo. Algunos de los flujos obtenidos por el modelo de Bulla y col. (1981) son útiles para obtener índices de productividad y asimilación comunes en los estudios de fisiología vegetal. Así, el flujo ProduP puede ser considerado como una tasa de asimilación neta. A diferencia de otros índices de asimilación (Hunt 1978), se calcula con un balance de masa que no solo considera la acumulación de P en material verde y el seco (en pie y mantillo), sino también las cantidades consumidas por hervíboros y las liberadas por descomposición.

Los requerimientos de P por la vegetación (RP) también pueden ser estimados a partir de la relación entre P acumulado (g ha⁻¹) y la biomasa producida (kg ha⁻¹). Así:

$$RP = \frac{\sum_{t=0}^n \text{ProduPi}}{\sum_{t=0}^n \text{ProduBi}}$$

La figura 7 muestra la evolución de los requerimientos de fósforo para la biomasa aérea para los dos ciclos y en donde los datos de producción de materia orgánica fueron tomados de Hernández-Valencia y López-Hernández (1997). Se observa la presencia de máximos en los inicios del ciclo de crecimiento, cuando se demanda más P para la formación de materia orgánica. Este resultado es característico de la mayoría de los cultivos y explica la necesidad de aplicar fertilización en las primeras etapas del desarrollo (Infante 1988).

La eficiencia en el uso de P (EUP) puede ser calculada como la relación entre la tasa de materia orgánica producida y la cantidad de nutrimento incorporado en un intervalo de tiempo determinado. Así:

$$EUP = \text{ProduB}(t-1, t) / \text{ProduP}(t-1, t)$$

La figura 8 muestra que para el primer ciclo la eficiencia en el uso de P es alta al inicio y disminuye progresivamente, comportamiento que ha sido reportado en otros estudios similares (Infante 1988) e indica que las plantas presentan su mayor eficiencia en el uso de nutrimentos en sus fases iniciales cuando tienen una alta actividad para la

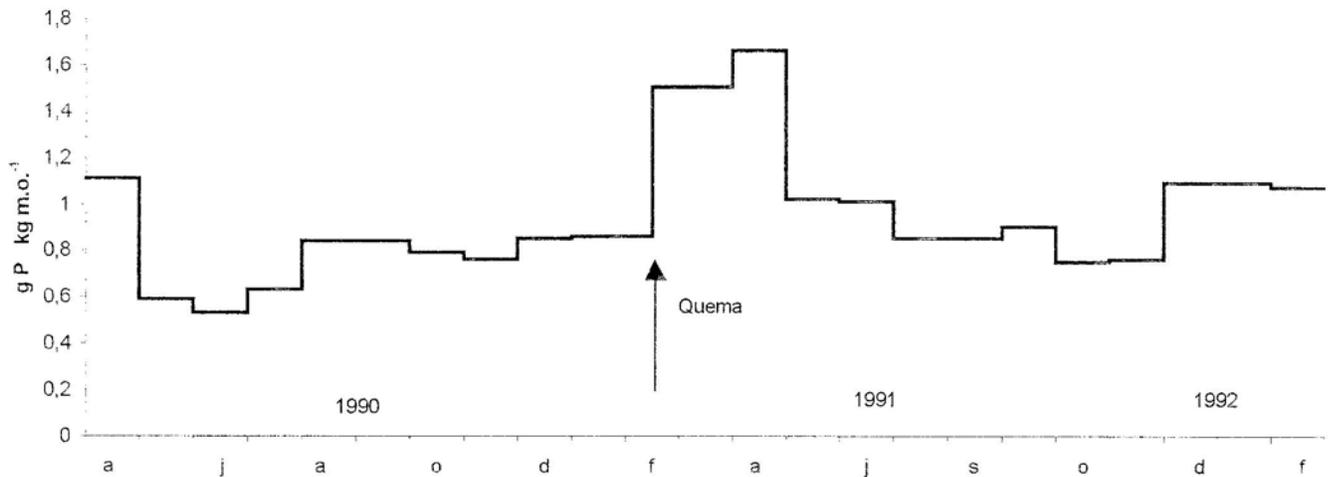


Figura 6. Flujo anual de fósforo en la biomasa aérea

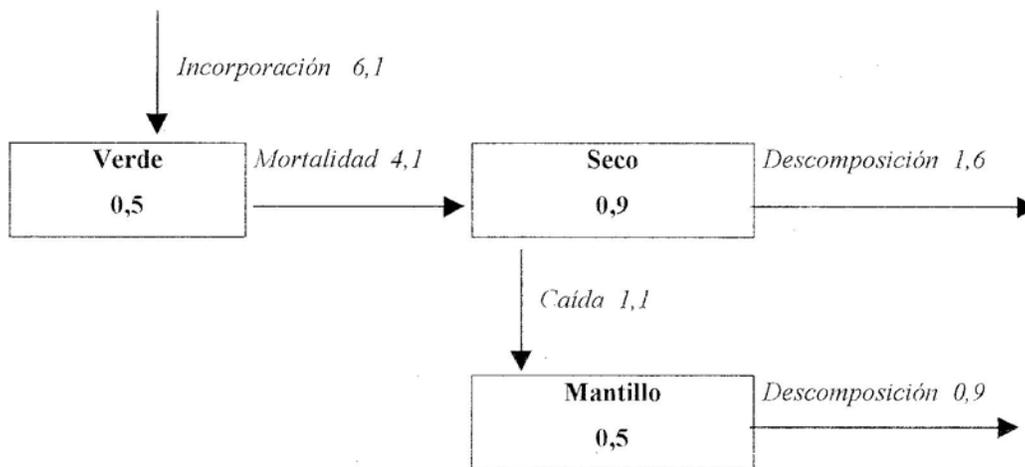


Figura 7. Requerimientos del fósforo

formación de tejido vegetativo (Medina y col. 1978). En nuestro caso esta tendencia se revierte entre los meses de octubre y noviembre con el desarrollo de la inflorescencia. Así la curva podría diferenciarse en tres fases, las cuales pueden asociarse a procesos fisiológicos específicos. La primera fase incluye el período inicial de desarrollo hasta las fechas previas a la fase de inducción floral y muestra como disminuye la eficiencia en el uso de P en la formación de las partes vegetativas. La segunda fase viene representada por el pico asociado a la inducción floral, evento que es promovido por el fotoperíodo y que favorece la producción de

biomasa a expensas de parte del P acumulado en forma menos eficiente por el crecimiento vegetativo previo. Finalmente una tercera fase donde nuevamente decae EUP debido a la baja producción de materia orgánica por déficit hídrico. Para el segundo ciclo sólo resalta el pico relacionado con la inducción floral

DISCUSION

En las sabanas de *Trachypogon*, la quema y la estacionalidad climática generan períodos definidos

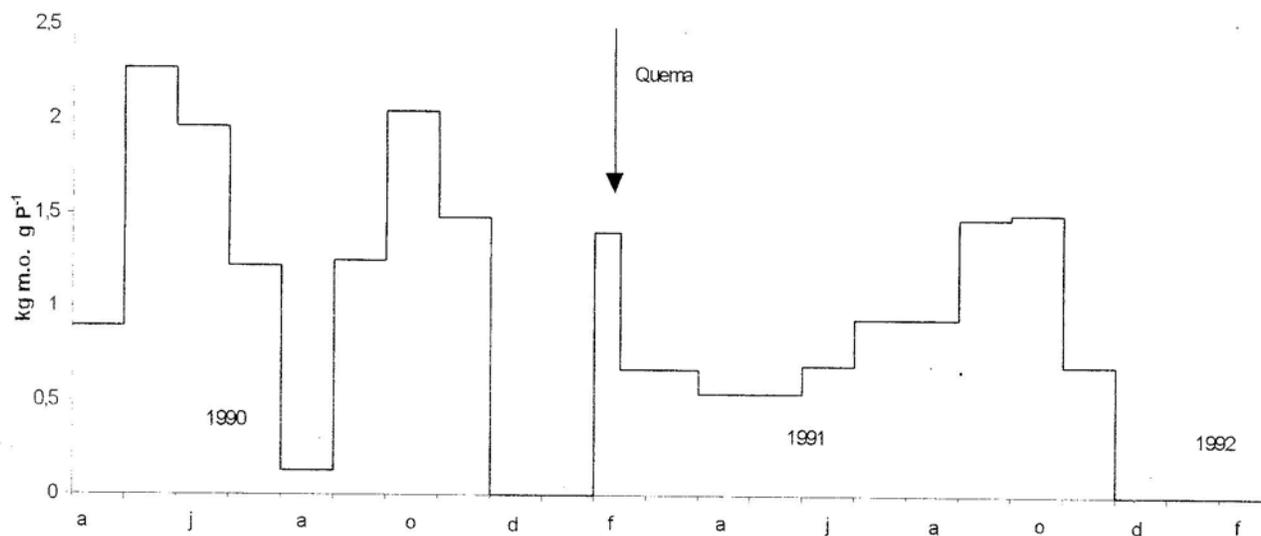


Figura 8. Eficiencia en el uso del fósforo

de producción de materia orgánica y asimilación de P por parte de la vegetación. Bajo este esquema general de funcionamiento que posiblemente no es distinto de otros ecosistemas con un régimen climático estacional, existen particularidades que vienen definidas por la quema y la baja fertilidad de los suelos. Como particularidades asociadas a la baja fertilidad de los suelos se encuentra la baja demanda de nutrientes para la producción de materia orgánica y los mecanismos de transporte de P desde las hojas senescentes a las vivas, que sin duda permiten la economía del elemento. Medina y col. (1978) sugieren que el P no es limitante para la producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon*, en consecuencia un mecanismo de este tipo para el fósforo sería superfluo. Sin embargo, hay que acotar que el transporte de nutrientes desde tejidos en senescencia hacia los activos se presenta en muchas especies aún en condiciones de buena fertilidad (p.e. caña de azúcar, Sequera 1988), lo que sugiere que su existencia no se debe siempre a una limitación del elemento transportado y que sencillamente opera ya que es un mecanismo alterno para una hoja activa obtener elementos de las hojas maduras. La baja calidad nutricional del material seco sobre el suelo, provoca la liberación retardada del P en relación a la materia orgánica, en respuesta a la necesidad de los microorganismos de alcanzar relaciones C/P fa-

vorables para sus actividades metabólicas. En este caso se evidencia la conservación de P por los microorganismos, en respuesta a la pobreza nutricional del material orgánico sujeto a descomposición. Como contrapartida, esta liberación también retarda los aportes de P al suelo, por una acumulación del mismo en la hojarasca.

La dinámica del P en una hoja se puede resumir de la siguiente manera: Al inicio, los nuevos tejidos presentan la mayor concentración por la alta actividad metabólica relacionada con la expansión foliar. Luego con el crecimiento de la lámina, el fósforo se diluye en los tejidos y al alcanzar su madurez comienza a transportar P hacia otros tejidos más jóvenes. Este fenómeno, ha sido ampliamente reseñado para las sabanas de *Trachypogon* (Medina y col. 1978, Sánchez y col. 1985, Chacón 1988).

El proceso de transporte puede ser continuo desde la madurez de la lámina hasta que deja de ser activa, en donde alcanza los mínimos tenores. La hoja no activa posee una alta relación C/P y cuando cae al suelo, sufre una intensa colonización microbiana que favorece la inmovilización de P y la liberación de C, con el consecuente aumento de la concentración del primero, tal como se observó para el mantillo. Esta dinámica coincide con lo pro-

puesto por Vitousek (1982), quien concluye que en suelos pobres la reabsorción de nutrimentos aumenta la eficiencia en el uso de los mismos, así el material no activo que se genera presenta una alta relación carbono/nutrimento. Esto a su vez retrasa la mineralización del elemento en cuestión, con una reducción de las formas disponibles en el suelo, lo que intensifica las limitaciones nutricionales. En el caso de nuestras sabanas, el proceso de inmovilización es revertido por la quema de vegetación que permite la rápida mineralización de los nutrimentos liberados más lentamente por la descomposición de materia orgánica.

En la época seca el transporte del P contenido en las hojas maduras hacia las raíces puede asociarse también como una forma de conservación de parte del elemento que podría ser perdido por la quema de vegetación. Si ello fuera cierto, debería detectarse un incremento en la concentración de P en las raíces durante la época seca. Los resultados indican por el contrario una disminución en la concentración y cantidad acumulada de P radical; sin embargo se debe destacar que para la época seca se encuentra una fracción mayor de raíces no funcionales y el esperado incremento de concentración se reflejaría mejor en las raíces funcionales. En consecuencia los resultados no son completamente concluyentes.

Como particularidades asociadas a la quema tenemos que las tasas de liberación del P en la materia orgánica son superiores en los períodos húmedos, no obstante las cantidades que retornan al sistema no lo son, ya que la quema elimina buena parte del material seco y por tanto para la época de lluvia es poca la materia orgánica muerta que se puede descomponer. Por el contrario en la época seca, pese a las bajas tasas de desaparición, las cantidades descompuestas son altas debido a la gran acumulación de materia seca. En el caso de sabanas no sometidas a quemas todo el material muerto producido en la época seca generaría un pulso importante de descomposición para las próxi-

mas lluvias. Así, la quema anticipa en tiempo muy corto, los aportes de nutrimentos de ciclo sedimentario (**P, Ca, Mg, K, Na**) al sistema que ocurrirían en forma más lenta por la descomposición natural. Este anticipo en el pulso de P no está sincronizado en el tiempo con las demandas de la vegetación, por lo que el P mineralizado vía quema puede sufrir transformaciones en el suelo hacia compuestos de menor disponibilidad a la biota (Hernández Valencia 1996).

La quema de vegetación acelera la mineralización de la materia orgánica; sin embargo, en virtud de las pérdidas que se producen por la dispersión de cenizas (Hernández-Valencia 1996), su eficiencia para retornar los nutrimentos contenidos en la materia seca debe ser menor al proceso de descomposición natural. Como ejemplo, si consideramos las cantidades de P acumuladas en el mantillo y el material seco en pie en las fechas previas a la quema y estimamos su liberación por del material vegetal por procesos de descomposición natural en un período de 192 días (duración de los días con agua para disponibilidad de las plantas en Calabozo, Medina y Silva 1990) y suponemos tasas de desaparición de $31.8 \text{ mg P g}^{-1} \text{ P día}^{-1}$ para el mantillo y $6.5 \text{ mg P g}^{-1} \text{ P día}^{-1}$ para el material seco en pie (tasas promedio al inicio de la época de lluvias, Tabla 2), se obtiene que el proceso de descomposición retorna al sistema 0.8 kg P ha^{-1} el primer año, valor dentro del mismo orden de magnitud al aporte de P al suelo por quema de vegetación ($0.6 \text{ kg de P ha}^{-1}$ Hernández-Valencia 1996). Para los años sucesivos los retornos de P serán mayores por la acumulación creciente de materia seca y con la ventaja adicional que el suelo incrementaría su contenido de materia orgánica. La principal desventaja es de tipo práctico y económico para el establecimiento de la actividad ganadera, ya que se acumula una importante proporción de material seco, no aceptable para el ganado y que disminuye la productividad de la vegetación debido al sombreo y la acumulación de nutrimentos.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, J. E. INGRAM, J.
1992. *Tropical Soil Biology and Fertility: A handbook of methods*. C.A.B. International. U.K. 221 p.
- BULLA, L.; PACHECO, J. Y MIRANDA, R.
1981. A simple model for the measurement of primary production in grasslands. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 139: 281-304.
- CHACON, P.
1988. Dynamique de la matiere organique et de l'azote dans une savanne a' *Trachypogon* du Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Paris 6. Paris. Francia. 187 p.
- HERNANDEZ-VALENCIA, I.
1996. Dinámica del fósforo en una sabana de *Trachypogon* de los Altos Llanos Centrales de Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UCV. 179 p.
- HERNANDEZ-VALENCIA, I. Y D. LÓPEZ-HERNANDEZ.
1997. Flujo de materia orgánica en el estrato herbáceo de una sabana de *Trachypogon* sometida a quema y pastoreo: *Acta Biol. Venezuel.*, 17(4): 23-34.
- HUNT, R.
1978. Plant growth analysis. *Studies in Biology* No 96. Edward Arnold. Londres. Inglaterra.
- INFANTE, C.
1988. Ciclo del nitrógeno en un cultivo de caña de azúcar. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UCV. 176p.
- MEDINA, E.
1987. Nutrients requirement, conservation and cycles in the *Trachypogon* herbaceous layer. In: *Determinant of savannas*. Walker, B. (Ed.). pp. 39 -65. IUBS Monographs Series. IRL Press Ltd. Oxford. UK.
- MEDINA, E. Y B. BILBAO
1991. Significance of nutrient relation and symbiosis for the competitive interaction between grasses and legume in tropical savannas. In: *Modern Ecology: basic and applied aspects*. G. Esser & D. Overdieck (Eds.). pp. 295-319. Elsevier Publ. B.V. Amsterdam.
- MURPHY, J. Y J. P. RILEY.
1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 14: 318-319.
- SANCHEZ, P.V., GUINAND, M. Y V. GONZALEZ
1985. Efectos del fuego sobre el balance nutricional de una sabana de *Trachypogon* del Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 12(1): 1-8.
- SAN JOSÉ, J. J., BERRADE, F. Y J. RAMIREZ
1982. Seasonal changes of growth mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* savanna grass. *Acta Oecol. Ecol. Plant.* 3(17): 347-358.
- SAN JOSE, J. J. Y J. GARCIA MIRAGAYA
1981. Factores ecológicos operacionales en la producción de materia orgánica de las sabanas de *Trachypogon*. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 36 (139):347-374.
- SEQUERA, D.
1988. Ciclo del fósforo en un agroecosistema de caña de azúcar. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UCV. 223 p.
- SWIFT, M. J., O.W. HEAL Y J. M. ANDERSON
1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology*. Vol. 5. University of California Press. Berkeley.
- VITOUSEK, P.
1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*, 119(4): 553-572.
- WALKERS, T. W. Y J.K. SYERS
1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*. 15: 1-19
- WIEGERT, R. G. Y F. C. EVANS
1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on an old field in south eastern Michigan. *Ecology*, 45 (1): 49-63.