



UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**INFLUENCIA DEL CRECIMIENTO DE RAÍCES FINAS EN LOS
RESERVORIOS DE P EN EL SUELO DE LOS BOSQUES
INUNDABLES DE LA PARTE BAJA DEL RIO ORINOCO.
IMPLICACIONES DE LA ESTACIONALIDAD**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela por la bachiller Mildred Nazareth Ascanio Arteaga como requisito parcial para optar al título de Licenciado en biología.

Tutores: Dra. Noemí Chacón
Dra. Marcia Toro

CARACAS - VENEZUELA
OCTUBRE - 2009



ACTA

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Br. MILDRED NAZARETH ASCANIO ARTEAGA, C.I: 16.923.997, titulado **"INFLUENCIA DEL CRECIMIENTO DE RAÍCES FINAS EN LOS RESERVORIOS DE P EN EL SUELO DE LOS BOSQUES INUNDABLES DE LA PARTE BAJA DEL RIO ORINOCO. IMPLICACIONES DE LA ESTACIONALIDAD"**, para optar al título de Licenciada en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos lo consideramos **APROBADO**.

Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los veintiocho días del mes de octubre del año 2009.

Dr^a Noemí Chacón

Tutora

Dr^a Marcia Toro

Tutora

Dr. Danilo López

Jurado

Dr. Armando Ramírez

Jurado

DEDICATORIA

Este trabajo representa la dedicación y el esfuerzo de varios años para el cumplimiento de una meta. Por esta razón, va dedicado a todas aquellas personas que de alguna forma u otra colaboraron para que esto fuera posible.

A mis Padres, que con dedicación, ejemplo y cariño han guiado mis pasos en cada una de las etapas que he vivido, fortaleciendo mis valores y siendo un hombro donde apoyarme cuando debo levantarme para continuar.

A mis hermanos, cada uno con una característica especial y única siempre dispuesto a brindar un consejo, un regaño, una sonrisa y muchas razones para esforzarme cada día.

A mis amigos, con quienes comparto risas, alegrías, tristezas, celebraciones, bromas haciendo placentera y completa esta linda experiencia y muchas otras que fomentaron mi crecimiento como persona.

AGRADECIMIENTOS

- A la Universidad Central de Venezuela por darme el privilegio de ser parte de su comunidad, aprender y crecer en sus aulas formando el profesional que soy hoy día.

- Al Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) por brindarme toda la colaboración posible en la realización de este estudio haciendo uso de sus instalaciones y servicios.

- A mis Tutoras, Dra. Noemí Chacón y Dra. Marcia Toro por su apoyo, confianza y colaboración en la realización de este trabajo. Gracias por creer en mí y por cada uno de los consejos que me brindaron dándome seguridad en las decisiones que he tomado.

- A todo el personal del Laboratorio de Ecología de Suelos (IVIC) por estar siempre dispuestos a colaborar y brindar apoyo fomentando mi crecimiento profesional y personal en un excelente ambiente de trabajo.

- A mi familia por compartir cada una de mis preocupaciones y apuros siempre brindándome su apoyo sin límites para hacerme menos pesada la carga y mucho más agradable la experiencia.

RESUMEN

Fue llevado a cabo un estudio con el propósito de evaluar a lo largo de un hidroperíodo el crecimiento de raíces finas y sus implicaciones en los reservorios de P, la materia orgánica y la actividad de la fosfatasa ácida en el suelo, en un experimento de campo al sur del Estado Anzoátegui, en la parte baja del río Orinoco. El estudio fue realizado en dos zonas de diferente intensidad de inundación: MAX y MIN, las cuales se inundan 8, y 2 meses por año respectivamente, siguiendo un completo hidroperíodo: (i) inicio de lluvias (Junio 2007), (ii) final de la inundación (Noviembre 2007) y (iii) máxima sequía (Abril-2008). Cada zona fue subdividida en 10 subparcelas. Al final de la época seca (mayo 2007) fueron instalados en cada subparcela dos cilindros de crecimiento (CCR) y dos de exclusión (CE) (n= 20 zona/tratamiento). Para dos fechas de muestreo: inicio de lluvias y salida de la inundación, fueron colectados de cada subparcela 1 CCR y 1 CE (n=10/zona/fecha/tratamiento). Con el propósito de evaluar la época seca, fueron instalados en cada zona en Noviembre 2007 1 CCR y 1 CE por subparcela (n=10/zona/tratamiento), los cuales fueron removidos en Abril 2008. Durante las tres fechas de muestreo el suelo de los cilindros fue secado, pesado, toda raíz extraída y pesada. La cantidad de materia orgánica, actividad de la fosfatasa ácida y el P en el suelo en sus distintas formas fueron determinados en el suelo de los cilindros.

Los resultados mostraron que para las tres fechas de muestreo en MAX se obtuvo la mayor productividad. Para ambos tratamientos, la productividad de raíces decrece con la inundación teniendo la mayor productividad en los CCR, sin embargo, el contenido de P en las raíces aumento significativamente durante la inundación. La influencia del crecimiento o no de raíces no parece generar cambios en los distintos

Con formato: Numeración y viñetas

reservorios de P en el suelo, sin embargo las variaciones en el hidroperíodo tienen un efecto significativo.

La presencia de raíces finas no tiene efecto sobre el contenido de materia orgánica y la actividad de la fosfatasa ácida en ambientes inundables. La biodegradación de la materia orgánica y la AFA está regulada por la duración de los períodos de inundación.

ÍNDICE GENERAL

| | pp. |
|---------------------------------|-----|
| INTRODUCCIÓN | 10 |
| MARCO TEÓRICO | |
| Bases teóricas | 12 |
| Antecedentes | 23 |
| Hipótesis | 32 |
| Objetivos de la investigación | 32 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | |
| Área de estudio | 34 |
| Diseño del Experimento | 35 |
| Análisis Químicos y Bioquímicos | 37 |
| Análisis estadísticos | 40 |
| Cronograma de Actividades | 41 |
| RESULTADOS | 42 |
| DISCUSIÓN DE RESULTADOS | 49 |
| CONCLUSIONES | 55 |
| RECOMENDACIONES | 56 |
| BIBLIOGRAFÍA | 57 |
| APÉNDICES | 69 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | pp. |
|---|-----|
| Figura 1. Efecto del pH en la concentración relativa de las tres especies iónicas de fosfatos. | 12 |
| Figura 2. Ciclo del fósforo. | 14 |
| Figura 3. Solubilidad de los hidróxidos de Fe y Al en función del pH. | 15 |
| Figura 4. Papel de la materia orgánica en la dinámica del fósforo | 18 |
| Figura 5. Ubicación del río Mapire en la República Bolivariana de Venezuela. | 34 |
| Figura 6. Gradiente de inundación del río Mapire en la República Bolivariana de Venezuela. | 35 |
| Figura 7. Esquema del Diseño experimental. | 36 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | pp. |
|---|-----|
| Tabla 1. Variaciones en la productividad de raíces ($\text{g.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$) y contenido de P (mg/m^2) entre los tratamientos (CE y CCR), zona de estudio y fecha de colección. | 43 |
| Tabla 2. (a) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) de los cilindros de exclusión en las dos zonas de estudio del bosque inundable, (b) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) de los cilindros de crecimiento en las dos zonas de estudio del bosque inundable. | 46 |
| Tabla 3. (a) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) agrupadas en las formas orgánicas, ocluidas y no ocluidas de los cilindros de exclusión en las dos zonas de estudio del bosque inundable, (b) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) agrupadas en las formas orgánicas, ocluidas y no ocluidas de los cilindros de crecimiento en las dos zonas de estudio del bosque inundable. | 47 |

| | | |
|-----------------|---|----|
| Tabla 4. | Variaciones de las Propiedades del suelo en dos zonas MAX y MIN entre los tratamientos (CE y CCR) y fecha de colección. | 48 |
|-----------------|---|----|

ÍNDICE DE APÉNDICES

| | | |
|--------------------|--|-----|
| | | pp. |
| Apéndice A. | Cálculos de Productividad. | 69 |
| Apéndice B. | Cronograma de Actividades. | 70 |
| Apéndice C. | Esquematización de la determinación de las distintas fracciones de P | 71 |

INTRODUCCIÓN

El fósforo (P) es un elemento crítico en la naturaleza y un macronutriente vital para plantas y animales. Las cantidades de P biodisponible en suelos tropicales son muy bajas (Vitousek y Sanford, 1986) y su suministro depende principalmente de características como la mineralogía, textura y contenido de materia orgánica del suelo (Brady y Weil, 1999).

Los procesos que ocurren en ambientes anaeróbicos han sido extensamente estudiados en bosques inundables, ambientes sedimentarios, cultivos de arroz, entre otros (Patrick y Khalid 1974; Wilett y Higgings 1978; Holford y Patrick 1979; Phillips y Greenway 1998). La mayoría de los estudios sobre relaciones Fe-P en ambientes anaeróbicos se limitan a describir los cambios biogeoquímicos que se producen en el ambiente suelo general, sin embargo, el suelo de la rizósfera debería constituir un ambiente altamente favorable para la reducción microbiana de Fe(III) y consecuente solubilización de P en relación al suelo no rizosférico, si tomamos en cuenta la alta producción de carbono orgánico lábil (Dixon y col. 1994; Grace y col. 2006) y la gran demanda de P por las plantas y los microorganismos en esa zona.

Los reservorios de P en el suelo pueden verse afectados por la presencia de raíces finas debido a que éstas son capaces de alterar la química, bioquímica y biología del sustrato donde crecen, a través de distintos mecanismos como: (i) cambio de pH, (ii) exudación de compuestos orgánicos de bajo peso molecular (reacción de intercambio ligando), (iii) producción de fosfatasa, (iv) aumento de la biomasa microbiana, (v) asociaciones con hongos micorrizogenos.

Por lo anteriormente expuesto, la presente investigación tuvo como principal objetivo proporcionar información sobre el efecto de los cambios estacionales y la presencia de raíces finas en la distribución de P en el suelo de dos zonas de bosque sujetas a contrastante intensidad de inundación, de modo que la información aquí generada pueda ser utilizada para el entendimiento del ciclaje de nutrientes en estos ecosistemas.

MARCO TEÓRICO

Bases Teóricas

El P es considerado un macronutriente esencial para las plantas por cuanto cumple una función importante en su metabolismo y ciclo de vida. En comparación con otros macronutrientes tales como sulfuro y calcio, la concentración de P en la solución del suelo es muy baja, generalmente en un rango de 0.001 mg/L en suelos poco fértiles hasta 1.0 mg/L en suelos ricos. La existencia de una adecuada disponibilidad de P es uno de los factores de mayor influencia en la producción de los ecosistemas. Los suelos en su condición natural tienden a retener fosfatos. Estos se encuentran en el suelo como compuestos orgánicos e inorgánicos, y en la solución del suelo dependiendo del pH como varios aniones del ácido fosfórico. Las raíces de las plantas absorben P disuelto en la solución del suelo, en forma de iones fosfato (HPO_4^{2-} y H_2PO_4^-), la forma iónica tomada por las raíces de las plantas depende del pH del suelo, teniéndose así que a bajos valores de pH (4 – 5.5) predomina la absorción de H_2PO_4^- , mientras que a valores de pH más altos predomina el anión HPO_4^{2-} (Brady y Weil, 1999).

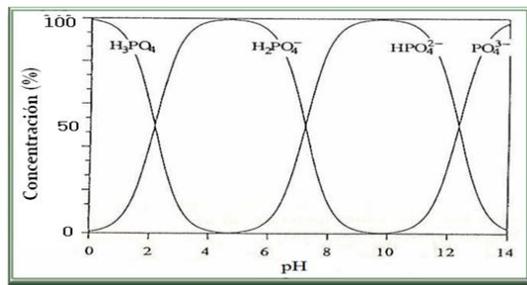


Figura 1: Efecto del pH en la concentración relativa de las tres especies iónicas de fosfatos. (Brady y Weil, 1999)

Ciclo del Fósforo (P), los fosfatos interactúan en un sistema dinámico-heterogéneo que envuelve las raíces de las plantas, la solución y la fase sólida del suelo. Bajo condiciones de crecimiento vegetal activo, la tendencia de los iones fosfatos es a difundir hacia las raíces de las plantas y ser absorbidos por ellas. Una vez en la planta, una parte del P pasa a desarrollar funciones vitales en la floración, fructificación, formación de las semillas, procesos de fotosíntesis, fijación de nitrógeno y maduración, pero ya muertas o consumidas por los animales, el P retorna al suelo en forma de residuo de plantas y desechos de animales. Una vez que la solución del suelo es agotada en fosfatos, desde la fase sólida es liberada cierta proporción del fosfato superficial a través de un proceso de desorción en el cual intervienen aniones orgánicos e inorgánicos comúnmente asociados al ambiente radicular; de la misma manera, la descomposición de los residuos incorpora el P a las células de los organismos descomponedores, lo que está asociado luego a la materia orgánica del suelo, la cual al mineralizarse libera el P en formas inorgánicas aprovechables por las plantas, enriqueciendo en fosfatos la solución del suelo. Si el nivel de fosfatos incrementa, la adsorción de éstos sobre la superficie del suelo o su precipitación como compuestos relativamente insolubles serán los procesos que dominarán el equilibrio del P en solución. Dichos procesos son dependientes de la naturaleza del suelo, del pH y de la temperatura. También los fosfatos recién precipitados (amorfo) pueden ser transformados en formas más insolubles mediante un proceso de inmovilización el cual implica una mayor cristalinidad de los compuestos fosfatados (López-Hernández 1977).

A pesar que todos estos procesos ocurren, las cantidades de P aprovechable generalmente son bajas debido en parte a la precipitación de compuestos secundarios de P de muy baja solubilidad, a los procesos de fijación sobre la superficie de minerales

como los oxi-hidróxidos de hierro (Fe) y aluminio (Al) y minerales de arcilla, que son muy importantes en los suelos ácidos y en menor grado a la pérdida por lavado. Por lo que es preciso adicionar fertilizantes al suelo. (López-Hernández 1977; Hsu 1977; Parfitt y Smart 1978; Brady y Weil 1999; Casanova 2005).

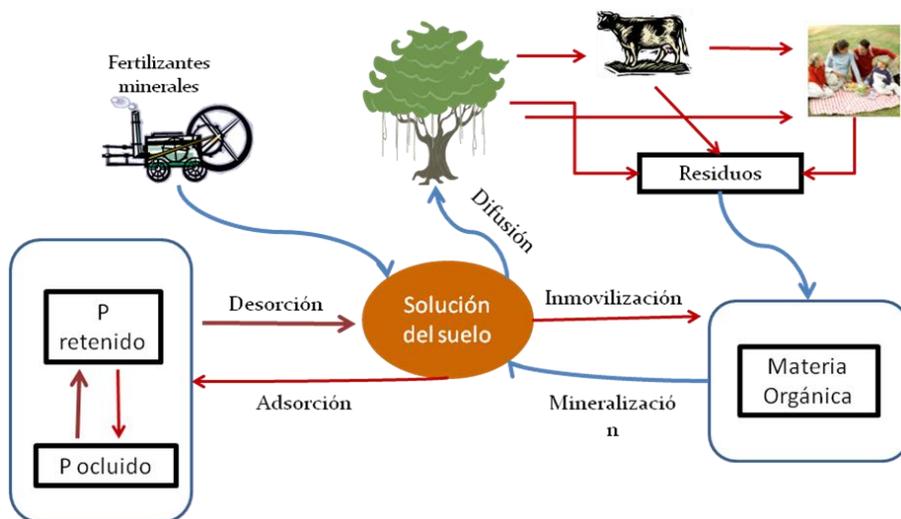


Figura 2: Ciclo del Fósforo

Factores que controlan la movilidad del P en el suelo:

Fase Sólida Inorgánica del Suelo: los suelos tropicales y fuertemente meteorizados, contienen óxidos hidratados de Al (III) y Fe (III), silicatos laminares y aluminosilicatos de estructura desordenada (alófanos), que representan el área de superficie inorgánica reactiva en estos suelos. Dentro de estas superficies los oxi-hidróxidos de Fe y Al han sido descritos como un sistema anfotérico, es decir que presentan carga negativa o positiva producto de la ionización de los grupos hidroxilos,

lo cual es una consecuencia de la variación de algunas propiedades de la solución del suelo como el pH, la fuerza iónica, entre otras (Bohn y col. 1993).

El punto de carga cero (valor del pH donde hay neutralización de las cargas de la superficie), para el óxido de Fe es cercano a pH = 8,00 y para el óxido de Al está alrededor de pH= 9,00; por debajo de estos valores de pH los óxidos están cargados positivamente, pudiéndose indicar que el desarrollo de la carga positiva es más alta que la negativa, de manera que en los suelos tropicales ácidos tienen en condiciones naturales, una capacidad de adsorción aniónica significativa (Bohn y col. 1993; Casanova 2005).

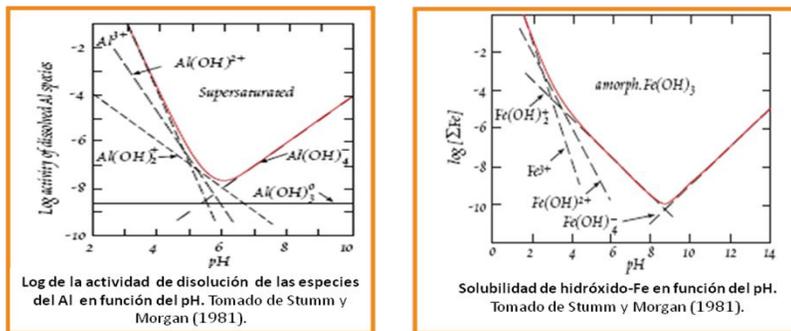
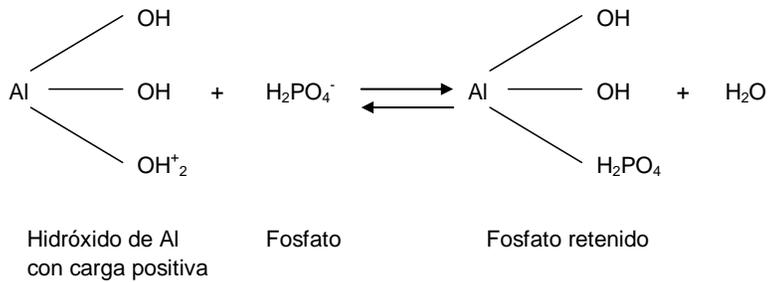
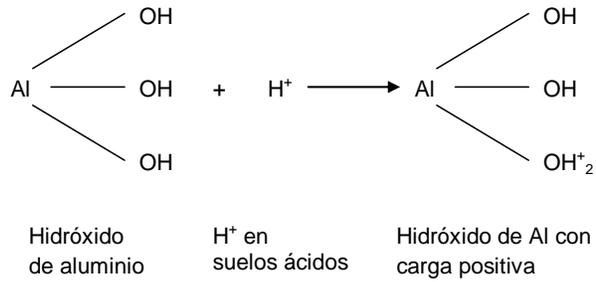
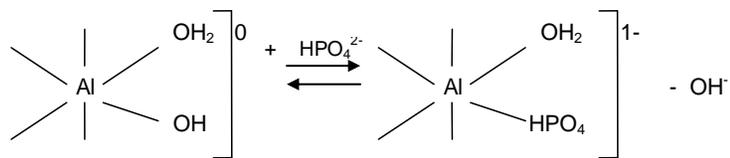


Figura 3: Solubilidad de los hidróxidos de Fe y Al en función del pH.

La retención de fosfatos ocurre bajo ciertos mecanismos que en forma general es un intercambio de adsorción entre el ion hidroxilo (OH^-) y/o moléculas de agua de las superficies reactivas de las partículas del suelo y la especie iónica de fosfato, todo ello está influenciado por el pH del medio, como sigue:

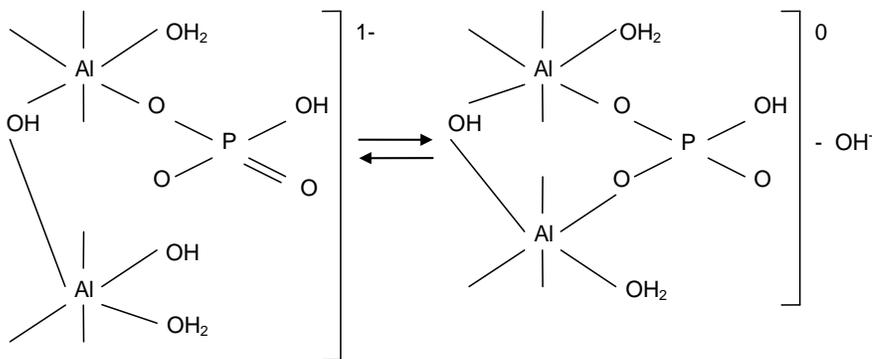


Alternativamente, el ion fosfato puede reemplazar un ion hidroxilo estructural para enlazarse químicamente a la superficie del oxi-hidróxido: El ion fosfato puede reemplazar un ion hidroxilo estructural para enlazarse químicamente a la superficie del oxi-hidróxido:



En cierto tiempo ocurre otra posible reacción de formación de un complejo fosfato aluminio binuclear en el cual un segundo oxígeno del ion fosfato puede reemplazar a un

segundo ion hidroxilo, así que el fosfato es enlazado químicamente a dos aluminios adyacentes en la superficie del oxi-hidróxido, haciendo al ion fosfato menos disponible para ser liberado a la solución del suelo (Rajan 1975; Brady y Weil 1999).



En esta misma línea, los minerales de arcilla pueden también reaccionar con el P bajo un mecanismo similar al descrito anteriormente, siendo mayor la adsorción en los bordes rotos de estos minerales (Brady y Weil 1999; Casanova 2005).

Fase Sólida Orgánica del Suelo: en cuanto al papel del componente orgánico frente a los iones fosfato en solución, esta parece ejercer una doble función (Figura 4). Por una parte la materia orgánica puede promover la biodisponibilidad del P, ya que los ácidos orgánicos pueden competir por los sitios de adsorción de P e inhibir la cristalización de óxidos de hierro y aluminio, reduciendo de ese modo la tasa de occlusión de P, pero por otra parte puede reducir la disponibilidad de P en la solución del suelo, debido a que a través de la formación de complejos órgano-minerales, se

incrementa la adsorción de los fosfatos en solución (López-Hernández 1977; Chacón y Dezzeo 2004).

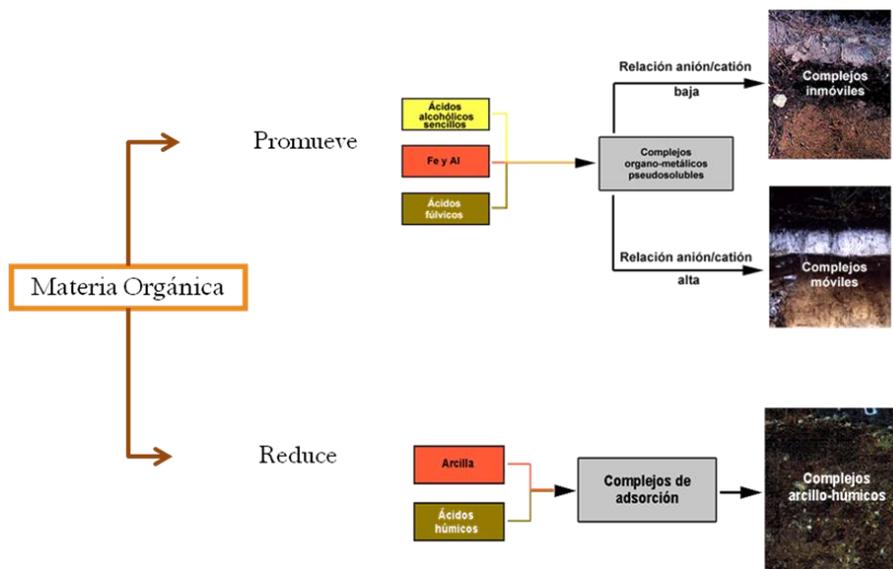


Figura 4: Papel de la Materia Orgánica en la dinámica del P
(Tomado de www.unex.es/edafo/ECAP/ECAL4FSCOHumificacion.htm)

La biomasa microbiana del suelo juega un importante papel en la degradación de la materia orgánica y en el reciclado de nutrientes en suelos inundados. Los componentes de la biomasa microbiana tienen el potencial de ser indicadores sensibles de la dinámica de la materia orgánica, puesto que la fracción microbiana cambia comparativamente rápido y la diferencia de estos cambios son detectables. Varios procesos bio-geoquímicos que ocurren en el suelo son mediados por enzimas producidas por la población microbiana y las raíces de las plantas (McLatchey y Reddy 1998).

Las enzimas son proteínas cuyo papel es catalizar las reacciones químicas en los sistemas vivos, actúan sobre sustratos específicos transformándolos en productos necesarios para los ciclos biológicos. Los organismos y las plantas liberan enzimas al suelo por secreción y por lisis celular después de su muerte. Las enzimas del suelo han sido ampliamente usadas como indicadores de la actividad biológica, aunque bien es cierto que la medición de una actividad enzimática no necesariamente esta correlacionada de manera directa con la microflora activa desde el punto de vista metabólico; ya que las enzimas pueden ser inmovilizadas por los coloides del suelo (arcillas, óxidos de hierro y aluminio y sustancias húmicas) (Nannipieri y col. 1990).

Las enzimas fosfatasas son las encargadas de hidrolizar fósforo en forma orgánica hasta formas inorgánicas, haciéndolo por tanto asimilable por las plantas. Las fosfatasas constituyen un grupo de enzimas que catalizan la hidrólisis de ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Speir y Ross 1978). Fueron clasificadas de acuerdo al pH óptimo para su actividad en fosfatasas ácidas ó fosfomonoesterasas y fosfatasas alcalinas. Estas enzimas constituyen un índice de la potencialidad de un suelo para mineralizar el P orgánico y también estimar la actividad biológica de los suelos (Eivazi y Tabatabai 1977).

La mayoría de las investigaciones realizadas sobre el tema atribuyen un origen microbiano a la fosfatasa en el suelo, aunque en muchas ocasiones su actividad es temporal y se pierde con rapidez. La presencia de vegetación puede incrementar dicha actividad debido a una estimulación de la actividad microbiana y por la propia secreción de la enzima a través de las raíces (Dick y Tabatabai 1993). La producción y actividad de la fosfatasa ácida es inhibida por elevados niveles de P inorgánico. Esto quiere decir

que la actividad de la fosfatasa ácida incrementa cuando las plantas están deficientes en P (Hollander 1971).

En los suelos tropicales, el P disponible es principalmente liberado por la mineralización del P. La fosfatasa extracelular secretada por las plantas y los microorganismos juega un importante papel en la mineralización del P, con producción del ión fosfato (PO_4^{3-}), el cual, es la única forma de P tomada por las plantas y los microorganismos. Por lo tanto, la actividad de la fosfatasa ácida ha sido considerada un buen indicador de la mineralización de P orgánico en suelos ácidos (Chacón y Col. 2005, Chacón y col. 2006 a).

El pH del Suelo, influye en el equilibrio de los hidróxidos, carbonatos, sulfatos, fosfatos y silicatos en suelos sumergidos. Este equilibrio regula la precipitación y disolución de sólidos, la sorción y desorción de iones, la concentración de nutrientes o sustancias como Al(III), Fe(II), H_2S , H_2CO_3 y ácidos orgánicos no disociados. Las variaciones de pH determinan la solubilidad de los oxi-hidróxidos de Fe y Al, los cuales, son responsables en gran medida de la adsorción del P en suelos ácidos. El fosfato forma compuestos de Al^{3+} y Fe^{3+} poco solubles a pH bajo, compuestos de Ca^{2+} y Mg^{2+} más solubles a valores de pH cercanos a la neutralidad y compuestos de Ca^{2+} pocos solubles a pH más altos (Bohn y col. 1993).

El Potencial Redox del Suelo, las variaciones temporales de agua en los suelos, asociadas al régimen pluviométrico, determinan la alternancia en las condiciones de oxidación y reducción de los suelos. Esto afecta la forma y reactividad de los compuestos de Fe en el suelo y entre ellos los compuestos formados por el P.

Bajo condiciones de saturación del suelo, el agua restringe la difusión de los gases y limita la disponibilidad de O_2 en el suelo (Smith y Tiedje 1979), disminuyendo con ello el potencial redox (Gambrell y Patrick 1978). En suelos donde el O_2 ha sido agotado, las comunidades microbianas son capaces de utilizar aceptores de electrones alternativos durante la descomposición de la materia orgánica, como son NO_3^- , Fe^{3+} , Mn^{4+} , SO_4^{2-} y CO_2 (Lovley y Phillips 1986; Moore y col. 1992; McLatchey y Reddy 1998; Quantín y col. 2001).

La reducción bacteriana de estos aceptores de electrones puede afectar el ciclo de nutrientes esenciales como el P. Cuando el suelo se inunda, se establecen condiciones reductoras, las cuales determinan el paso de Fe (III) a Fe (II), aumentando el pH en los suelos ácidos y la solubilidad de los compuestos de Fe con el P. Durante períodos de condiciones anóxicas del suelo, la reducción de los óxidos de Fe conduce a la liberación de P orgánico ocluido en estos minerales. Por lo tanto, las condiciones anóxicas del suelo tienden a incrementar la actividad de la fosfatasa ácida (Chacón y col. 2006 a, Chacón y col. 2008).

Al retornar las condiciones de oxidación, el Fe precipita bajo la forma de óxidos de alta capacidad de reaccionar con los iones fosfato, disminuyendo su solubilidad y por consiguiente su disponibilidad para las plantas (Ferrando y col. 2002).

Por lo tanto, bajo condiciones reductoras ó cuando los suelos se encuentran saturados en agua, el incremento en la liberación de P de diversas fuentes geoquímicas, puede ser resumido de la siguiente manera: (i) reducción y disolución de fosfatos de Fe (III); (ii) hidrólisis y disolución de fosfatos de Fe y Al; (iii) liberación de fosfatos asociados a las arcillas a través de intercambio aniónico; (iv) liberación de P orgánico (atribuido en cierta medida a la muerte de las células de la biomasa

microbiana del suelo seguido por el re-humedecimiento del mismo, luego de un período de sequía) (Ponnamperuma 1972; Baldwin y Mitchell 2000).

Los procesos que ocurren en ambientes anaeróbicos han sido extensamente estudiados en bosques inundables, ambientes sedimentarios, cultivos de arroz, entre otros (Patrick y Khalid 1974; Wilet y Higgings 1978; Holford y Patrick 1979; Phillips y Greenway 1998). La mayoría de los estudios sobre relaciones Fe-P en ambientes anaeróbicos se limitan a describir los cambios biogeoquímicos que se producen en el ambiente suelo general, sin embargo, el suelo de la rizósfera debería constituir un ambiente altamente favorable para la reducción microbiana de Fe(III) y consecuente solubilización de P en relación al suelo no rizosférico, si tomamos en cuenta la alta producción de carbono orgánico lábil (Dixon y col. 1994; Grace y col. 2006) y la gran demanda de P por las plantas y los microorganismos en esa zona.

Interacción suelo-raíz, las raíces de las plantas absorben nutrientes inorgánicos de la solución del suelo. Los nutrientes son transportados a la superficie de las raíces por difusión y flujo de masas, el mecanismo de transporte para los fosfatos es la difusión (Oliver y Barber 1996). Las raíces inducen modificaciones químicas en la rizósfera que ocasionan la movilización y explotación de formas solubles de P en el suelo. Dependiendo de la fracción dominante de P, la solubilización del P puede incrementar por la raíz, inducida por la acidificación (Ca-P) o alcalinización (Al-P, Fe-P) de la rizósfera (Gahoonia y col, 1992; Riley y Barber, 1971). Una alta actividad de la fosfatasa ácida en la rizósfera tiene un papel importante en la hidrólisis de la fracción de P orgánico (Li y col, 1997; Tarafdar y Jungk, 1987). Los ácidos carboxílicos (especialmente el ácido cítrico) que son frecuentemente encontrados en los exudados de las raíces, se emplean para la movilización del P mediante una reacción de

intercambio de ligando, disolución y ocupación de los sitios de sorción de P (Fox y col 1990; Gerke, 1995).

Antecedentes de la Investigación

Desde una perspectiva biológica, el suelo constituye un ecosistema diverso en el cual las raíces de las plantas y los microorganismos compiten fuertemente por los nutrientes minerales. La habilidad de las plantas para obtener agua y nutrientes esenciales como el P de la solución del suelo, está relacionado a su capacidad para desarrollar un extenso sistema de raíces con una estructura apropiada para su desenvolvimiento en ambientes sometidos a condiciones de estrés (Taiz 2002).

En virtud de ello, Saleque y Kirk (1995) estudiaron la liberación de fosfatos inducida por las raíces en la rizósfera de arroz, encontrando que la acidificación de la rizósfera causada por los protones generados en la oxidación de Fe^{2+} por el O_2 y los H^+ liberados por las raíces para aumentar el balance de cationes sobre aniones, juega un rol determinante en el aumento de la toma de P por las raíces.

Las variaciones del potencial redox del suelo tienen una importante influencia en los cambios de reactividad de los óxi-hidróxidos de Fe y por ende afecta la disponibilidad del P en el suelo. Basados en el hecho de que bajo condiciones anaeróbicas, los depósitos de hidróxido de hierro en la superficie de las raíces del arroz han tenido efecto en la toma de algunos nutrientes, Zhang y col. (1999) estudiaron el efecto de los hidróxidos de hierro en la superficie de las raíces de arroz (*Oryza sativa* L.) en la toma de nutrientes, específicamente el P. Para ello indujeron diferentes

cantidades de estos depósitos de hierro en las raíces del arroz suministrando diferentes concentraciones de $\text{Fe}(\text{OH})_3$ en las solución de nutrientes, y se investigó su efecto en la toma de P. Encontrando que: (i) los depósitos de Fe absorben el P del medio de crecimiento, y que la cantidad de P absorbida está relacionada con la cantidad de los depósitos de Fe; (ii) las concentraciones de P en los vástagos incrementa en un 72% luego de las 72 horas a concentraciones de Fe $(\text{OH})_3$ en la solución de nutriente de 0 a 30 mg Fe/L. Sin embargo, a concentraciones de Fe $(\text{OH})_3$ de 50 mg Fe/L la concentración de P en los vástagos disminuye, por lo que se observa que la cantidad de depósitos de Fe afecta la toma de P; (iii) los exudados de las raíces no movilizan el P adsorbido en los depósitos de Fe. Los autores concluyeron que los depósitos de Fe en las raíces de plantas de arroz pueden considerarse un reservorio de P.

Existen estudios sobre la disponibilidad del P en el suelo para las plantas, en relación con los cambios en la reactividad de los óxidos de Fe, luego de períodos cortos de reducción de los suelos. Tal es el caso de Ferrando y col. (2002) quienes analizaron tres suelos a los cuales se les determinó el P asimilable, Fe en óxidos totales, Fe en oxalato de amonio y retención de P. Los suelos fueron incubados bajo diferentes regímenes hídricos y a dos niveles de concentración de P agregada al comienzo de los tratamientos. Al final de cada régimen hídrico se sembró raigrás, evaluando la absorción de P. Los autores observaron que durante el período de exceso de agua de los suelos se establecieron condiciones reductoras, las cuales condujeron a un aumento en los contenidos y proporciones de óxidos de Fe amorfos. Luego de la oxidación del suelo, dichos niveles se mantuvieron altos, lo que indica su permanencia bajo formas poco cristalinas (amorfos) durante las condiciones de oxidación posteriores, mientras que los niveles de P asimilable disminuyeron a valores aún por debajo de los iniciales (antes de

inundar). Esto fue explicado como consecuencia de la re-adsorción del P en superficie de óxidos de Fe poco cristalinos recientemente precipitados. Esta menor disponibilidad de P fue también evidenciada en menor contenido de P en las plantas, respecto a las situaciones donde no hubo exceso de agua previo.

Las bacterias bajo condiciones reductoras obtienen la energía necesaria para su crecimiento a partir de la oxidación de fuentes de C orgánico lábil, los electrones liberados mediante este proceso son captados por los principales aceptores de electrones en ambientes anaeróbicos, entre los cuales se encuentran los oxi-hidróxidos de Fe, como principal aceptor de electrones en ambientes sedimentarios. En tal sentido, Weiss y col. (2003) realizaron un estudio basados en la hipótesis de que las bacterias oxidantes de Fe(II) (FeOB) y las bacterias reductoras de Fe(III) (FeRB) son componentes importantes de la comunidad microbiana de la rizósfera de plantas inundadas. Específicamente establecieron como finalidad: (i) determinar si FeOB se encuentran en la rizósfera de plantas acuáticas junto a una variedad de ambientes biogeoquímicamente distintos; (ii) comparar la abundancia de FeOB, FeRB y bacterias totales en la rizósfera y el suelo sumergido y, (iii) establecer la escala de abundancia de FeOB y FeRB a nivel de ecosistema. Ellos utilizan el término rizósfera como la zona de influencia de la raíz en la oxidación de Fe(II) y usan la presencia de depósitos de Fe para delimitar esta zona. Encontraron que un grupo de 13 hábitats inundados y acuáticos de la región del Medio Atlántico, las FeOB están presentes en la rizósfera del 92% de las especies de plantas colectadas (n=37) lo que representa 25 especies de plantas. En un siguiente estudio de 6 de los hábitats, se encontró que el suelo tiene significativamente más bacterias totales que las raíces en peso seco (1.4×10^9 cel/g suelo vs. 8.6×10^7 cel/g raíz; $p < 0.05$). La abundancia absoluta de FeOB aeróbicas y litotróficas es

mayor en el suelo que en la rizósfera (3.7×10^6 /g suelo vs. 5.9×10^5 /g raíz; $p < 0.05$) pero no es estadísticamente distinto en términos de abundancia relativa. En la rizósfera, para FeRB se cuenta con un promedio de 12% de todas las células bacterianas mientras que en el suelo se cuenta con menos del 1% del total de bacterias. Ellos concluyeron que las FeOB son abundantes en ecosistemas inundados, y que las FeRB son miembros dominantes de la comunidad microbiana de la rizósfera.

Posterior a esto Weiss y col. (2005), estudiaron la deposición y reducción de Fe (III) en la rizósfera de la especie *Juncus affusus*, planta dominante en ambientes inundados, con el propósito de determinar in situ la tasa de: (i) reducción de Fe (III) en la rizósfera y en el suelo no rizosférico; (ii) la deposición de Fe (III) en las raíces durante la época de crecimiento, y (iii) la descomposición de las raíces y de la materia orgánica. Establecieron como hipótesis que en la rizósfera el reservorio de Fe es más dinámico que el reservorio de Fe del suelo no rizosférico. Los autores determinaron que los reservorios de C y Fe no cambiaron significativamente a lo largo del año, pero el C y el Fe total en la masa de raíces disminuyó por 40 y 70% respectivamente. Observaron que la pérdida de Fe total está ajustada por cambios en la relación de Fe(II)/Fe(III), y más del 95% del Fe(III) en la rizósfera es reducido durante los doce meses de estudio, a una tasa máxima de $0,6 \text{ mg Fe(III) gsd}^{-1}$. Estas estimaciones exceden la tasa neta de acumulación de Fe(III) en las raíces durante la época de crecimiento de $0,3 \text{ mg Fe(III) gsd}^{-1}$. Concluyeron que la rizósfera tiene el potencial de reducir tan rápidamente como de depositar Fe bajo condiciones de campo.

Los cambios estacionales en la disponibilidad de agua puede alterar los ciclos de P, afectando la estabilidad de la materia orgánica y la biogeoquímica del Fe y el Al, ya

que las condiciones anaeróbicas asociadas a la inundación restringen la descomposición de la materia orgánica y favorecen las reacciones redox. Sin embargo, la estacionalidad podría también jugar un papel importante en la distribución del P en el suelo. Por esta razón, Chacón y col. (2005) realizaron un estudio de las relaciones entre la distribución de P en el suelo, el carbono orgánico y la biogeoquímica del Fe y el Al, a lo largo de un gradiente del bosque inundable en la parte baja del río Orinoco, Venezuela. Las muestras fueron colectadas durante la época seca en tres zonas sujetas a diferentes intensidades de inundación máxima, media y mínima, las cuales se inundan durante 8, 5 y 2 meses por año respectivamente. Los resultados mostraron que el efecto combinado de un largo período de inundación y un alto contenido de carbono orgánico en la zona máxima, podrían ser condiciones apropiadas para la reducción microbiana de las formas estables de Fe con la consecuente liberación de P. De acuerdo a estos autores, la disponibilidad de P en este ecosistema está mediada por la intensidad de inundación y para ello proponen que la zona sujeta al mayor período de inundación (máxima) los procesos de mineralización parecen estar limitados, mientras que la disolución microbiana de los óxidos de Fe es una importante fuente de P para las plantas y microorganismos de ese bosque. En la zona expuesta a 2 meses de inundación (mínima), el suministro de P está vinculado con la estabilidad de la materia orgánica en el suelo.

Asimismo, Peretyazhko y Sposito (2005) realizaron un estudio basado en la hipótesis de Miller et al. (2001), la cual señala que la pérdida de P biodisponible por precipitación de fosfatos insolubles de Fe y Al y por la fuerte adsorción de oxi-hidróxidos de Fe, puede ser balanceada por acumulación de P orgánico bajo un régimen de

humedad > 3350 mm de precipitación anual. Con la finalidad de examinar esta hipótesis, estudiaron bajo condiciones de laboratorio la asociación del comportamiento biogeoquímico del Fe y el P en suelos de bosques altamente meteorizados, bajo un régimen de humedad de 3000-4000 mm de precipitación anual. En el estudio cuantificaron la reducción de Fe (III) y la solubilización de P, suponiendo un balance entre la disolución de oxi-hidróxidos de Fe y la acumulación de la materia orgánica, mediado por la variación de las condiciones redox del suelo; ello puede controlar la distribución de P en períodos de sequía y humedad (Miller y col. 2001). Los autores también examinaron la influencia de un compuesto transportador de electrones, la antraquinona-2,6-disulfonato (AQDS) el cual simula las sustancias húmicas del suelo en el proceso de la reducción microbiana de los óxidos de Fe (III). Las formas químicas de Fe (II) y P producido bajo condiciones anóxicas, ambos con y sin aplicación de AQDS fueron determinadas. Los resultados mostraron una correlación positiva entre la producción de Fe (II) y el P liberado, lo cual fue atribuido a la reducción de los oxi-hidróxidos de Fe (III) y la solubilización de P. El Fe (II) producido fue principalmente particulado, evidentemente debido a la formación de fases sólidas de Fe (II). A través de cálculos termodinámicos determinaron la precipitación de siderita. En presencia del AQDS ocurrió la precipitación de vivianita bajo condiciones reductoras. El P soluble inorgánico liberado durante la incubación fue muy bajo, indicando que el P soluble producido fue principalmente en forma orgánica, lo cual es consistente con la hipótesis de que el P se acumula en el humus del suelo. La producción de CO₂, consumo de H₂ y producción de Fe (II), sugiere que el proceso de reducción de los oxi-hidróxidos de Fe fue un proceso de aceptación de electrones por un terminal acoplado al consumo de H₂ y a la oxidación de C orgánico por la población nativa de microorganismos del suelo.

La adición de AQDS aceleró la producción de Fe (II) y la liberación de P soluble. El estudio concluyó que el AQDS acoplado a la población microbiana nativa del suelo cataliza la reducción de Fe (III) con la consecuente liberación de P principalmente en su forma orgánica.

La reducción microbiana de los óxidos de Fe contribuye con la desorción de P en ambientes sedimentarios. Sin embargo, reacciones secundarias de la bioproducción Fe(II) con P en solución, puede ocasionar una disminución en la concentración del P soluble. Por consiguiente, Chacón y col. (2006a) en un experimento de laboratorio, examinaron el efecto que sobre la concentración de P en solución tiene la reducción microbiana de los óxidos de Fe. Para ello, emplearon suelo procedente de los bosques inundables localizados en la parte baja del río Orinoco. Los resultados de este estudio mostraron que el estado anaeróbico en los suelos de esta zona, estimula la reducción microbiana de los óxidos de Fe. La reducción microbiana de estos óxidos no condujo a un incremento significativo en la concentración del P en solución, sin embargo, los autores determinaron una alta y positiva correlación entre las concentraciones de Fe (II) y P, resultado que les permitió concluir que la movilización de P en el suelo de estos bosques está íntimamente conectada a la disolución de los óxidos de Fe (III). En este estudio, se determinó también que la reducción microbiana de los óxidos de Fe (III) estuvo acompañada de un incremento en la actividad de la fosfatasa ácida. Este incremento puede ser una respuesta a la liberación del P orgánico que se encontraba ocluido en los óxidos de Fe (III) una vez que estos son reducidos por la actividad microbiana. Como conclusión de este trabajo, los autores indican que en este tipo de ambiente sedimentario el ciclo del P está acoplado a los ciclos del C y el Fe.

En otro estudio, Chacón y col. (2006b), determinaron, mediante un experimento de incubación anaeróbica en el laboratorio, el efecto de la adición de dos fuentes de C orgánico lábil (glucosa y acetato) sobre la reducción microbiana de los oxi-hidróxidos de Fe (III) y la liberación de P en el suelo de un bosque húmedo tropical. Los resultados de este estudio mostraron que en los suelos ferralíticos característicos de los bosques húmedos tropicales, la disponibilidad del P está fuertemente influenciado por el ciclo del C y el Fe. Así mismo, determinaron que la adición de pulsos de C orgánico lábil generó un incremento significativo en el pH del suelo y en las concentraciones de Fe^{2+} y P extraíble. Estos pulsos también contribuyeron a promover la precipitación de complejos hidróxido-ferrosos los cuales podrían incrementar la capacidad de adsorción del P, aunque sus resultados sugirieron que la velocidad de solubilización del P excedía su re-adsorción. Como conclusión de este trabajo, los autores señalan que para este tipo de ecosistema, las condiciones reductoras en el suelo acopladas con el insumo periódico de C lábil pueden estimular la reducción del Fe, puesto que estos pulsos de C lábil actúan como fuente de energía para las bacterias e incrementan la movilización de P desde el reservorio geoquímico. Este mecanismo puede proveer una importante fuente de P para las plantas y microorganismos de estos ecosistemas.

La rizósfera es considerada por algunos autores como un microhábitat redox activo en el que la ausencia del oxígeno (O_2) puede acoplar la oxidación de depósitos rizosféricos a la reducción de especies redox activas como el Fe, mediante una reducción biogénica que conduce a la translocación y oxidación del Fe, acompañado de un sustancial flujo de protones. Estas reacciones redox de la rizósfera promueven las reacciones ácido-ligando como el principal proceso biogeoquímico que controla la

meteorización de la corteza. Basados en esto, Fimmen y col. (2008) realizaron observaciones de campo en dos suelos derivados de una litología granítica y basáltica, con la finalidad de demostrar la hipótesis de que la actividad redox de la rizósfera ejerce efectos sustanciales en la disolución de minerales y translocación coloidal en algunos suelos someros. De acuerdo a los autores en la rizósfera se inicia el ciclo redox del Fe en el suelo, el cual es un sistema biogeoquímico que conduce a la meteorización de los minerales. Los autores destacan que la principal importancia del ciclo redox del Fe y C en el suelo está marcado por la profundidad y extensión de las raíces y manchas en el subsuelo a través de un amplio rango de comunidades de plantas, litologías, humedad y régimen de temperatura.

Recientemente en un estudio de campo realizado en la planicie de inundación de los bosques de la parte baja del río Orinoco, Chacón y col. (2008) determinaron cómo afectan las fluctuaciones naturales del hidropériodo en la distribución y disponibilidad del P en el suelo, en relación a la bio-geoquímica del Fe y Al. Para este estudio las muestras fueron colectadas siguiendo un completo hidropériodo: final de la época de sequía, final de la época lluviosa y final de la subsiguiente época seca, en tres zonas de bosque sujetas a diferentes intensidades de inundación: máxima, media y mínima, las cuales son zonas inundadas durante 8, 5 y 2 meses por año respectivamente. Los resultados mostraron que 8 meses de inundación incrementan la biodisponibilidad del P en el suelo comparado con los períodos cortos de anegación (2 a 5 meses). Este incremento del P parece estar estrechamente ligado a los procesos de disolución de los oxi-hidróxidos de Fe. El estudio también demostró que las raíces finas o de absorción se ven fuertemente afectadas por los eventos de inundación. Sin embargo, tal efecto es

menos pronunciado en la zona sometida al mayor período de inundación, probablemente debido a un mejor suministro de P en esa zona durante el período de inundación.

Hipótesis:

Los reservorios de P en el suelo se verán afectados por la presencia de raíces finas debido a que estas son capaces de alterar la química, bioquímica y biología del sustrato donde crecen.

En este sentido los objetivos de investigación que guiaron el estudio son:

Objetivo General:

Determinar el efecto de los cambios estacionales y la presencia de raíces finas en la distribución de P en el suelo de dos zonas de bosque sujetas a contrastante intensidad de inundación, en la parte baja del río Orinoco, sur del estado Anzoátegui.

Objetivos Específicos:

1. Determinar el efecto de las oscilaciones en el hidropériodo sobre la productividad de raíces finas en dos zonas de bosque sujetas a contrastante intensidad de inundación.

2. Estudiar en dos zonas de bosque sujetas a diferentes intensidades de inundación, el efecto de la presencia o no de raíces finas sobre la distribución de P en el suelo en las distintas épocas del año (sequía y lluvia).
3. Determinar para las distintas épocas del año y en las distintas zonas de estudio, el efecto de la presencia de raíces finas en el suelo sobre la materia orgánica y la actividad de la fosfatasa ácida como indicador de la mineralización del P orgánico en el suelo.
4. Estudiar la relación que existe entre los distintos parámetros a determinar (productividad de raíces finas, distribución de P en el suelo, materia orgánica, actividad de la fosfatasa ácida) y la influencia o no de raíces en el suelo, estacionalidad y zona de muestreo.

MARCO METODOLÓGICO

Área de Estudio

La planicie de inundación del río Mapire está localizada al SE de Venezuela, entre 7°30' – 8°30' N y 64°30' – 65°00' W. Este río es un tributario de la parte baja del río Orinoco, y su cuenca constituye una región de bajo relieve localizado en la formación mesa del Pleistoceno (Carbón y Schubert 1994).

El río Mapire se ha clasificado como río de aguas negras debido a su color marrón y a su carácter oligotrófico en términos de nutrientes, carga y productividad primaria del sedimento (Vegas-Vilarrúbia 1988).



Figura 5. Ubicación del río Mapire en la República Bolivariana de Venezuela

De acuerdo al clima-diagrama de la región la temperatura media anual es 27,4 °C y la precipitación media anual 1333 mm, con un período seco entre los meses de Noviembre y Abril y un período de lluvia de Mayo a Octubre (Vegas-Vilarrúbia y Herrera 1993).

El estudio se realizó en dos zonas de un gradiente de inundación perpendicular al río Mapire: una zona de máxima inundación (MAX) donde se alcanza un máximo de 12 m de altura en un período de 8 meses (de Mayo a Diciembre); y una zona de mínima inundación (MIN) con un máximo de inundación de 1 m de altura por 2 meses (de Julio a Septiembre) (Chacón et al. 2008) (Figura 6).

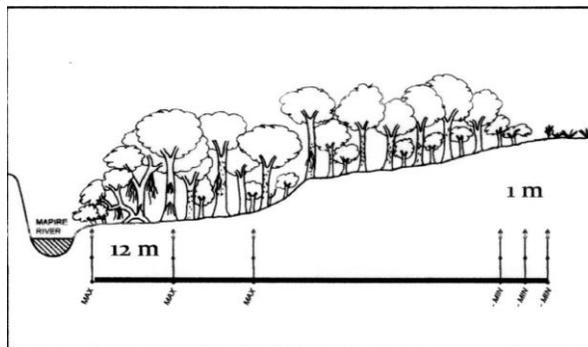


Figura 6. Gradiente de inundación del río Mapire en la República Bolivariana de Venezuela. MAX: zona de máxima inundación; MIN: zona de mínima inundación. (Tomado de Chacón y col. 2008).

Diseño del Experimento

La esquematización del diseño del muestreo es mostrado en la Figura 7. En esta figura se observa que cada una de las zonas a estudiar (MAX y MIN) fue subdividida en 10 sub-parcelas dispuestas al azar. Al final de la época seca (Mayo-2007) fueron instalados en cada sub-parcela dos cilindros de crecimiento de raíces (CCR),

elaborados en plásticos PBC tipo malla de 10cm de altura con 7cm de diámetro que permiten la entrada de raíces externas y dos cilindros de exclusión (CE), elaborados en plástico PBC sellado de 10cm de altura con 7 cm de diámetro que impide la entrada de raíces externas, para dar un total de 20 CCR y 20 CE por zona. Los cilindros fueron previamente llenados con suelo de la zona, libre de raíces y de hojarasca. Para dos fechas de muestreo: inicio de las lluvias (Junio-2007) y salida de la inundación (Noviembre-2007), fueron colectados de cada sub-parcela y para cada zona 1 CCR y 1 CE para dar un total de 10 CCR y 10 CE por fecha y zona. Con el propósito de evaluar el hidroperíodo entre la salida de la inundación y el máximo de la época seca, fueron instalados en cada sub-parcela durante el mes de Noviembre de 2007, 1 CCR y 1 CE para dar un total de 10 CCR y 10 CE por zona, los cuales fueron removidos en el mes de abril de 2008.

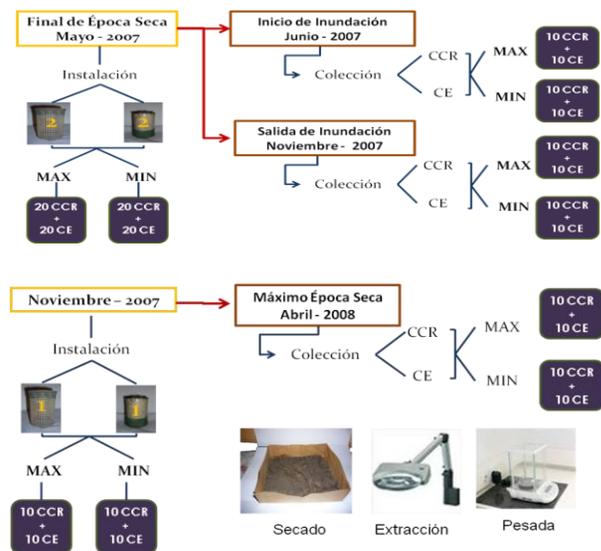


Figura 7. Esquema del Diseño experimental.

El suelo contenido en cada cilindro y colectado de las diferentes zonas, durante las tres fechas de muestreo, fue secado al aire, pesado y toda raíz visible manualmente extraída, secada y pesada para la obtención de la productividad en el tiempo.

Productividad Primaria Neta:

Los cálculos se realizaron aplicando la fórmula:

$$PPN = \frac{\text{Biomasa (g)}}{\text{Área (m}^2\text{) x días (d)}}$$

Donde La Biomasa es el peso seco de las raíces en gramos (Apendice A). El área es igual para todas las muestras ya que las dimensiones de los cilindros son iguales (Área= $\pi \cdot r^2$). Los días variaron según los días que permanecieron los cilindros enterrados: Inicio de las lluvias fueron 30 días (Mayo – Junio), salida de la inundación 150 días (Mayo – Octubre), máximo de sequía 150 días (Noviembre- Abril).

Análisis Químicos y Bioquímicos:

Una vez seco el suelo y extraídas todas las raíces visibles, se realizaron los siguientes análisis químicos:

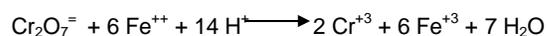
Materia Orgánica: El contenido de materia orgánica del suelo fue determinado a través del método de Walkley y Black (1934). Para el análisis se tomaron 0,5 g de suelo seco al cual se le añadieron 10mL de una solución de dicromato de potasio ($K_2Cr_2O_7$) 1N, una pequeña cantidad de agua destilada y 20mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado. La mezcla de digestión se dejó en reposo durante 20 a 30 minutos. A la solución resultante de la oxidación de la materia orgánica se le añadieron 125mL de agua destilada, 10mL de ácido fosfórico (H_3PO_4) concentrado, 0,2g de

fluoruro de sodio (NaF) y 5-10 gotas del indicador difenilamina. Posteriormente se procedió a valorar la disolución por retroceso con una solución de sulfato ferroso amoniacal 0,5N. Simultáneamente se realizaron dos ensayos de valoración en blanco (sin suelo). El punto de equivalencia en esta valoración es obtenido cuando ocurre el cambio de un color verde oscuro a verde brillante.

La reacción completa entre la materia orgánica, el dicromato de potasio y el ácido sulfúrico, puede ser representada mediante la siguiente ecuación:



Estequiométricamente, en la ecuación anterior puede determinarse la cantidad de dicromato en exceso que no interviene en la reacción, mediante la técnica de valoración. Normalmente, con esta técnica se utiliza una solución de sulfato ferroso amoniacal de concentración conocida y la difenilamina como sustancia indicadora del punto de equivalencia o punto final, esto de acuerdo a la reacción de óxido reducción siguiente:



La determinación consiste en la oxidación del carbono orgánico por una mezcla oxidante de $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ y H_2SO_4 concentrado, acelerada por el calor de dilución del ácido en agua. El ácido fosfórico se emplea para lograr mayor nitidez en el cambio del color de azul a verde. Walkley y Black encontraron que por este método sólo el 75% del carbono orgánico es oxidado.

Fraccionamiento de P: Las fracciones de P en el suelo fueron obtenidas siguiendo el método propuesto por Headley y col. (1982) con modificaciones de Tiessen y Moir (1993). Para el análisis se tomaron alícuotas de 0,5 g de suelo las cuales fueron sujetas a una extracción secuencial la cual consistió en una extracción inicial con membranas de intercambio aniónico. Seguidamente, las muestras fueron tratadas con NaHCO_3 0,5 M, NaOH 0,1 M, HCl concentrado y en caliente y finalmente una digestión completa del residuo con una mezcla de H_2SO_4 concentrado y H_2O_2 . En alícuotas de los extractos de NaHCO_3 , NaOH y HCl concentrado-caliente, fue determinado el P total a través de una digestión con persulfato de amonio y H_2SO_4 para convertir todas las formas de P orgánico (Po) a formas de P inorgánicas (Pi). Otras alícuotas de los diferentes extractos fueron usadas para medir el Pi después de una acidificación con H_2SO_4 para precipitar la materia orgánica. La diferencia entre el P total y el Pi en cada extracto dará lugar al Po. La concentración de P en cada extracto se determinó a través del método colorimétrico molibdato-ácido ascórbico de Murphy y Riley (1962), luego de ajustar el pH de cada solución extractora a 4.

De acuerdo a Tiessen y Moir (1993), las fracciones de P obtenidas por este procedimiento han sido asociadas con reservorios definidos de P en el suelo: (i) P extraído con resina, es frecuentemente considerado el Pi lábil; (ii) P extraído en bicarbonato e hidróxido es considerado como el Pi asociado a los oxihidróxidos de Fe y Al; (iii) P obtenido en el extracto de HCl concentrado-caliente y en la digestión completa del residuo, es definido como el Pi altamente resistente y no biodisponible (Apéndice C)

Contenido de P en las raíces: para el análisis fue realizada una digestión total, colocando 0,25g de raíz en 5mL de ácido sulfúrico concentrado mezclado en el vortex, posteriormente se colocaron en el bloque digestor calentando a 360°C por 30 minutos, luego se retiró del digestor y se dejó enfriar por 30 minutos. Una vez frío, se añadieron 0.5mL de peróxido (H₂O₂), se agitó en el vortex y se calentó nuevamente a 360°C por 30 minutos. Estos ciclos de calentamiento/enfriamiento se repitieron hasta completar seis adiciones de H₂O₂. Después de la última adición de H₂O₂, la digestión se realizó por una hora, para asegurar que todo el H₂O₂ se ha evaporado. Finalizada la digestión se dejaron enfriar las muestras y se añadió agua hasta completar el volumen de enrase del tubo. El P se determinó por el método colorimétrico de Murphy y Riley (1962).

Actividad de la Fosfatasa Ácida: Se peso 1,0 g de suelo seco para determinar la actividad de la fosfatasa ácida de acuerdo al método de Tabatabai y Bremner (1969). El método consiste en la determinación colorimétrica del p-nitrofenol liberado cuando el suelo es incubado con una solución tamponada (pH 6,5) de p-nitrofenilfosfato y sustrato a 37°C por una hora. La estimación de p-nitrofenol liberado se basa en el hecho de que las soluciones alcalinas de dicho fenol muestran un intenso color amarillo que absorbe a una longitud de onda de 420 nm.

Motivado al hecho de que las muestras tienen tiempo de ser colectadas y aisladas de sus condiciones naturales, alterando la actividad de los microorganismos y además las enzimas pueden ser inmovilizadas por las superficies reactivas del suelo, se realizó una segunda medición luego de activar el suelo. Dos semanas antes de la medición, se paso el suelo a través de un tamiz de 2mm, rejuveneciendo el suelo

llevándolo al 60% de capacidad de campo y adicionando glucosa (1% p/p, en una solución de sales minerales).

Análisis Estadísticos

El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo a través de un análisis de la varianza (ANAVA). Transformaciones logarítmicas fueron usadas en aquellos datos que no cumplan con los supuestos para el ANAVA. En el caso en que los datos no pudieron ser normalizados, una prueba no-paramétrica (Mann Whitney) fue usada para determinar las diferencias estadísticas. Una prueba de Tukey (HSD) fue empleada como un procedimiento de separación de medias entre el conjunto de datos. Correlaciones lineales simples fueron usadas para determinar la relación entre los diferentes parámetros a estudiar (biomasa de raíces, materia orgánica, actividad de la fosfatasa ácida y distribución de P en el suelo) y la influencia o no de raíces en el suelo, estacionalidad y zona de muestreo. Los análisis estadísticos se realizaron empleando el paquete estadístico STATISTICA para Windows (6.0) a un nivel de significancia del 95%.

RESULTADOS

Variación estacional en la productividad y contenido de P de las raíces:

La productividad de raíces y sus variaciones entre las zonas y durante las tres fechas de colección son sintetizadas en la Tabla 1. Comparando los valores de productividad entre los cilindros de exclusión (CE) y los cilindros de crecimiento (CCR) durante las tres fechas de muestreo se observa en ambas zonas de estudio la tendencia esperada de una mayor productividad en los CCR. La productividad de raíces finas fue significativamente mayor ($P < 0.05$) en la zona MAX que en la zona MIN durante las distintas fechas de colección y los distintos tratamientos (CE y CCR).

A lo largo del período de estudio la productividad de raíces finas presentó cambios estacionales en las dos zonas de estudio, siendo significativamente mayor en el inicio de las lluvias (Junio 2007) que al final de la inundación (Noviembre 2007) y el máximo de sequía (Abril 2008). Este patrón de variación estacional fue observado tanto en los CCR como en los CE.

El contenido de P en las raíces extraídas de los CCR, aumentó significativamente ($P < 0,05$) al final de la inundación (noviembre 2007). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre el inicio de las lluvias (Junio 2007) y el máximo de la época seca (Abril 2008). Aunque en una menor proporción el contenido de P en las raíces presentes en los CE, mostró las mismas tendencias observadas para los CCR en ambas zonas

Tabla 1. Variaciones en la productividad de raíces ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) y contenido de P (mg/m^2) entre los tratamientos (CE y CCR), zona de estudio y fecha de colección.

| Zona/ Tratamiento | Junio 2007 | Noviembre 2007 | Abril 2008 |
|---------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------|
| <i>MAX</i> | | | |
| Productividad CE | 5.6 ± 1.9^{b1A} | 2.2 ± 1.0^{b2A} | 1.9 ± 1.0^{b2A} |
| Productividad CCR | 11.8 ± 3.0^{a1A} | 3.7 ± 1.7^{a2A} | 3.3 ± 1.8^{a2A} |
| P en las raíces CE | 64.6 ± 46.1^{b2A} | 119.4 ± 47.7^{b1A} | 96.5 ± 56.8^{b12A} |
| P en las raíces CCR | 107.6 ± 44.3^{a2A} | 201.1 ± 106.4^{a1A} | 107.8 ± 104.1^{a12A} |
| <i>MIN</i> | | | |
| Productividad CE | 2.4 ± 0.8^{b1B} | 1.0 ± 0.3^{b2B} | 1.3 ± 0.8^{a2A} |
| Productividad CCR | 5.4 ± 1.6^{a1B} | 2.3 ± 0.8^{a2B} | 1.7 ± 1.0^{a2B} |
| P en las raíces CE | 29.3 ± 6.6^{b2B} | 57.6 ± 29.6^{b1B} | 62.3 ± 32.9^{a12A} |
| P en las raíces CCR | 67.7 ± 40.6^{a2A} | 163.7 ± 63.8^{a1A} | 92.0 ± 57.3^{a2A} |

Diferentes letras minúsculas en una misma columna, denotan diferencias significativas entre los tratamientos para una misma zona y fecha de colección. Diferentes números en una misma fila, denotan diferencias significativas entre fechas de colección para una misma zona y tratamiento. Diferentes letras mayúsculas en una misma columna, denotan diferencias significativas entre zonas para un mismo tratamiento y fecha de muestreo (ANOVA $P < 0.05$). CE = cilindros de exclusión; CCR = cilindros de crecimiento; MAX = zona máxima; MIN = zona mínima.

Variaciones estacionales en la distribución de P en el suelo

La variación estacional de las fracciones de P en el suelo de las dos zonas del gradiente de inundación está sintetizada en la Tabla 2. Para los dos tratamientos en la zona MAX la concentración de Pi-resina resultó significativamente alta ($P < 0,05$) al inicio de las lluvias (Junio-2007). Posteriormente durante el cambio en el hidropérido, siguió un patrón estacional, observándose que en la salida de la inundación (Noviembre-2007) el P en esta fracción fue significativamente mayor que lo obtenido durante la época seca (Abril-2008). En la zona de mínima inundación (MIN) el patrón de

disminución en esta fracción hacia la época seca fue observado solo en los CCR, ya que en los CE no hubo variación estacional.

Para ambas zonas de estudios, los CE mostraron un pulso en las fracciones de Pi- NaHCO_3 y de Pi- NaOH al inicio de las lluvias (Junio 2007), sin embargo en los CCR ese patrón fue solo observado en MIN (Tabla 2). El contenido de P en las raíces obtenidas en los CCR fue alto y significativamente correlacionado con el Pi- NaOH , sin embargo en MAX esa correlación se presentó en las muestras colectadas luego de la inundación (Noviembre-2007), mientras que en MIN fue obtenida al inicio de las lluvias (Junio-2007) (MAX: $r= 0,80$; MIN: $r= 0,71$, $P < 0,05$).

El reservorio de Po- NaHCO_3 en ambas zonas de estudios, fue una fracción notablemente afectada por el hidropériodo, siendo las concentraciones de P en la máxima época de sequía significativamente mayor ($P < 0,05$) que lo obtenido al final de la inundación. El inicio de las lluvias también condujo a una alta concentración en esta fracción en relación a la salida de la inundación. Este patrón fue observado tanto en los CCR como en los CE. El reservorio de Po- NaOH disminuyó en MAX luego de la inundación, sin embargo, en MIN disminuye hacia la sequía. Ambas zonas mostraron el mismo patrón entre los tratamientos (CE y CCR) establecidos.

Las fracciones de P agrupadas dentro de las formas no ocluidas (Pi-resina + Pi- NaHCO_3 + Pi- NaOH), orgánicas (Po- NaHCO_3 + Po- NaOH + Po- HCl) y ocluidas (HCl concentrado – extractable + residual) como una proporción del P total son mostradas en la Tabla 3. Para ambas zonas de estudio, el inicio de las lluvias promovió las formas de P no-ocluidas, mientras que las formas ocluidas de este elemento fueron significativamente altas a la salida de la inundación, sin observarse

variaciones entre los tratamientos (CE y CCR). El P en el reservorio orgánico disminuyó luego de la inundación. Sin observarse ningún efecto del crecimiento de las raíces.

Cambios estacionales de la Materia Orgánica y Actividad de la Fosfatasa Ácida

El porcentaje de materia orgánica (MO) no se vio influenciado por el tratamiento (CE y CCR, Tabla 4). En las dos zonas de estudio presentó altos valores al inicio de las lluvias pero luego disminuye significativamente ($P < 0.05$) entre la salida de la inundación (Noviembre 2007) y el máximo de sequía (abril 2008). Durante las tres fechas de muestreo la zona MAX presentó el mayor contenido de MO debido a que los tipos de suelos de ambas zonas son diferentes.

La actividad de la fosfatasa ácida (AFA) en suelo seco (AFAss) fue significativamente menor ($P < 0.05$) que la actividad de la fosfatasa ácida en suelo rejuvenecido o activado (AFAsa). Sin embargo, el patrón de variación observado para las dos zonas de estudio fue siempre el mismo en ambas mediciones (AFAss y AFAsa). Es decir, en la zona MAX ambas actividades fueron altas al inicio de las lluvias (Junio-2007) y disminuyeron significativamente ($P < 0.05$) entre la salida de la inundación (Noviembre-2007) y el máximo de sequía (Abril-2008), mientras que en la zona MIN resultaron bajas al inicio de las lluvias e incrementaron durante la inundación. Este incremento se sostuvo hacia el máximo de sequía (Tabla 4). La zona MAX presentó una mayor AFA que la zona MIN para las tres fechas de colección (Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (CE y CCR).

Tabla 2. (a) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) de los cilindros de exclusión en las dos zonas de estudio del bosque inundable, (b) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) de los cilindros de crecimiento en las dos zonas de estudio del bosque inundable.

| Zona/Fecha Colección | Pi-Resina | Pi- NaHCO_3 | Pi- NaOH | Pi- $\text{HCl}(\text{con})$ | P-Residual | Po- NaHCO_3 | Po- NaOH | Po- $\text{HCl}(\text{con})$ | P Total (Σ) |
|----------------------|------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------------|--------------------------|
| (a) | | | | | | | | | |
| <i>MAX</i> | | | | | | | | | |
| Jun 2007 | 25.7±7.2 ^{a1} | 6.3±2.6 ^{a1} | 28.1±14.89 ^{a1} | 7.7±1.1 ^{ab1} | 85.0±11.0 ^{a1} | 31.0±9.2 ^{b1} | 78.4±22.4 ^{ab1} | 5.2±2.3 ^{a1} | 187.8±33.1 ^{a1} |
| Nov 2007 | 15.7±2.2 ^{b1} | 3.0±1.9 ^{b1} | 15.2±4.1 ^{b1} | 8.7±0.8 ^{a1} | 64.1±16.4 ^{b1} | 13.5±9.2 ^{c1} | 65.9±19.4 ^{b1} | 4.4±2.1 ^{a2} | 190.5±25.2 ^{a1} |
| Abr 2008 | 10.0±1.7 ^{c1} | 4.8±2.8 ^{ab1} | 19.0±3.1 ^{ab1} | 7.0±1.2 ^{b1} | 38.9±11.1 ^{c1} | 44.9±11.4 ^{a1} | 94.1±20.5 ^{a1} | d.l.d | 218.8±23.3 ^{a1} |
| <i>MIN</i> | | | | | | | | | |
| Jun 2007 | 6.1±2.6 ^{a2} | 5.8±2.1 ^{a1} | 21.4±3.6 ^{a1} | 5.8±1.6 ^{ab2} | 49.8±12.4 ^{a1} | 15.3±6.3 ^{a2} | 34.0±9.7 ^{ab2} | 4.1±1.6 ^{a1} | 96.5±14.2 ^{a2} |
| Nov 2007 | 5.6±1.7 ^{a2} | 1.8±2.3 ^{b1} | 11.6±3.3 ^{c2} | 7.1±1.3 ^{a2} | 33.1±9.8 ^{b2} | 1.1±2.5 ^{b2} | 44.4±8.2 ^{a2} | 2.1±1.5 ^{b1} | 106.7±18.5 ^{a2} |
| Abr 2008 | 4.1±2.9 ^{a2} | 3.8±3.1 ^{ab1} | 19.7±5.3 ^{b1} | 5.5±1.0 ^{b2} | 15.7±4.6 ^{c2} | 14.4±9.6 ^{a2} | 23.1±12.3 ^{b2} | 2.1±1.8 ^b | 88.5±25.2 ^{a2} |
| (b) | | | | | | | | | |
| <i>MAX</i> | | | | | | | | | |
| Jun 2007 | 25.7±5.2 ^{a1} | 6.8±3.0 ^{a1} | 23.1±4.2 ^{a1} | 8.3±1.1 ^{a1} | 84.5±11.7 ^{a1} | 35.5±8.3 ^{b1} | 94.4±21.2 ^{a1} | 5.1±2.1 ^{a1} | 204.1±29.6 ^{a1} |
| Nov 2007 | 16.6±1.3 ^{b1} | 4.1±2.6 ^{a1} | 19.1±7.1 ^{a1} | 8.3±1.0 ^{a1} | 69.6±27.9 ^{a1} | 19.2±4.9 ^{c1} | 67.1±9.2 ^{b1} | 6.6±2.6 ^{a1} | 210.7±32.1 ^{a1} |
| Abr 2008 | 9.3±2.3 ^{c1} | 5.2±3.2 ^{a1} | 21.7±4.0 ^{a1} | 7.3±1.2 ^{a1} | 40.0±12.1 ^{b1} | 51.6±8.9 ^{a1} | 77.2±10.6 ^{a1} | d.l.d | 212.5±28.7 ^{a1} |
| <i>MIN</i> | | | | | | | | | |
| Jun 2007 | 6.8±2.4 ^{a2} | 6.6±2.6 ^{a1} | 22.7±3.9 ^{a1} | 6.3±1.5 ^{ab2} | 53.1±9.2 ^{a2} | 17.1±8.2 ^{a2} | 43.3±12.1 ^{a2} | 3.4±1.2 ^{a2} | 109.6±17.6 ^{a2} |
| Nov 2007 | 5.9±2.1 ^{a2} | 2.1±1.5 ^{b1} | 12.9±3.0 ^{b2} | 7.7±1.6 ^{a1} | 44.8±10.3 ^{a1} | 1.5±4.7 ^{b2} | 42.3±7.8 ^{a2} | 3.4±3.8 ^{a1} | 120.7±14.6 ^{a2} |
| Abr 2008 | 3.0±2.8 ^{b2} | 3.8±3.3 ^{ab1} | 19.9±8.3 ^{a1} | 5.0±0.9 ^{b2} | 20.9±5.6 ^{b2} | 14.3±9.2 ^{a2} | 31.5±9.0 ^{b2} | 2.8±2.2 ^a | 101.3±27.4 ^{a2} |

Diferentes letras minúsculas en una misma columna, denotan diferencias significativas entre las fechas de colección para una misma zona y tratamiento (cilindros de exclusión y cilindros de crecimiento). Diferentes números en una misma columna, denotan diferencias significativas entre zonas para una misma fecha y tratamiento (cilindros de exclusión y cilindros de crecimiento) (ANAVA $P < 0.05$). MAX = zona máxima; MIN = zona mínima; Pi= fósforo inorgánico; Po: fósforo orgánico.

Tabla 3. (a) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) agrupadas en las formas orgánicas, ocluidas y no ocluidas de los cilindros de exclusión en las dos zonas de estudio del bosque inundable, (b) Valores estacionales de las fracciones de P en el suelo (mg Kg^{-1}) agrupadas en las formas orgánicas, ocluidas y no ocluidas de los cilindros de crecimiento en las dos zonas de estudio del bosque inundable.

| Zona/Fecha Colección | P No Ocluido | P Ocluido | P Orgánico |
|----------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| (a) | | | |
| <i>MAX</i> | | | |
| Jun 2007 | 60.2 ± 13.6 ^a | 12.9 ± 2.0 ^c | 114.7 ± 24.3 ^b |
| Nov 2007 | 33.9 ± 4.9 ^b | 72.8 ± 16.8 ^a | 83.8 ± 16.9 ^c |
| Abr 2008 | 33.9 ± 4.1 ^b | 45.9 ± 11.6 ^b | 139.0 ± 17.6 ^a |
| <i>MIN</i> | | | |
| Jun 2007 | 33.2 ± 6.4 ^a | 9.9 ± 0.7 ^c | 53.4 ± 13.2 ^a |
| Nov 2007 | 19.0 ± 5.5 ^b | 40.1 ± 10.0 ^a | 47.6 ± 8.6 ^a |
| Abr 2008 | 27.6 ± 8.7 ^{ab} | 21.2 ± 5.1 ^b | 39.7 ± 19.1 ^a |
| (b) | | | |
| <i>MAX</i> | | | |
| Jun 2007 | 55.7 ± 7.0 ^a | 13.4 ± 1.8 ^c | 135.0 ± 26.8 ^a |
| Nov 2007 | 39.9 ± 8.7 ^b | 77.9 ± 27.9 ^a | 93.0 ± 10.2 ^b |
| Abr 2008 | 36.3 ± 7.7 ^b | 47.4 ± 12.5 ^b | 128.8 ± 13.4 ^a |
| <i>MIN</i> | | | |
| Jun 2007 | 36.1 ± 4.8 ^a | 9.7 ± 1.1 ^c | 63.8 ± 16.6 ^a |
| Nov 2007 | 20.9 ± 3.2 ^b | 52.5 ± 10.3 ^a | 47.3 ± 8.3 ^b |
| Abr 2008 | 26.7 ± 12.3 ^{ab} | 26.0 ± 6.0 ^b | 48.6 ± 15.3 ^{ab} |

Diferentes letras minúsculas en una misma columna, denotan diferencias significativas entre fechas de colección para una misma zona y tratamiento (cilindros de exclusión y cilindros de crecimiento) (ANAVA $P < 0.05$). CE = cilindros de exclusión; CCR = cilindros de crecimiento; MAX = zona máxima; MIN = zona mínima.

Tabla 4. Variaciones de las Propiedades del suelo en dos zonas MAX y MIN entre los tratamientos (CE y CCR) y fecha de colección.

| Zona | Tratamiento | Junio 2007 | Noviembre 2007 | Abril 2008 |
|---|-------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| <i>MAX</i> | | | | |
| MO (%) | CE | 8.4 ± 0.3 ^{a1} | 7.2 ± 0.7 ^{az} | 5.1 ± 0.3 ^{a3} |
| | CCR | 8.3 ± 0.6 ^{a1} | 7.5 ± 0.7 ^{a2} | 5.4 ± 0.8 ^{a3} |
| AFAss (µg p-NP.g ⁻¹ .h ⁻¹) | CE | 290.2 ± 53.3 ^{b1} | 220.6 ± 70.0 ^{a2} | 186.5 ± 53.3 ^{a2} |
| | CCR | 257.1 ± 41.8 ^{a1} | 211.1 ± 52.2 ^{a2} | 197.0 ± 65.1 ^{a2} |
| AFAsa (µg p-NP.g ⁻¹ .h ⁻¹) | CE | 957.3 ± 206.0 ^{a1} | 540.5 ± 111.8 ^{a2} | 422.5 ± 101.9 ^{a3} |
| | CCR | 815.2 ± 152.9 ^{a1} | 444.9 ± 129.8 ^{a2} | 435.4 ± 47.1 ^{a3} |
| <i>MIN</i> | | | | |
| MO (%) | CE | 6.1 ± 0.3 ^{b1} | 5.6 ± 0.3 ^{b2} | 5.4 ± 1.2 ^{a1z} |
| | CCR | 6.1 ± 0.2 ^{b1} | 5.2 ± 0.2 ^{b2} | 4.7 ± 1.5 ^{a1z} |
| AFAss (µg p-NP.g ⁻¹ .h ⁻¹) | CE | 56.2 ± 20.0 ^{a2} | 93.6 ± 19.9 ^{b1} | 81.8 ± 30.6 ^{b1} |
| | CCR | 28.5 ± 10.7 ^{b2} | 82.2 ± 17.6 ^{b1} | 89.5 ± 35.3 ^{b1} |
| AFAsa (µg p-NP.g ⁻¹ .h ⁻¹) | CE | 468.3 ± 117.6 ^{b2} | 684.4 ± 191.5 ^{b1} | 514.8 ± 231.2 ^{b1} |
| | CCR | 142.1 ± 102.5 ^{b2} | 533.1 ± 241.9 ^{b1} | 505.2 ± 240.2 ^{b1} |

Diferentes letras en una misma columna, denotan diferencias significativas entre zonas para un mismo tratamiento y fecha de muestreo. Diferentes números en una misma fila, denotan diferencias significativas entre fechas de colección para una misma zona y tratamiento (ANAVA P< 0.05). CE = cilindros de exclusión; CCR = cilindros de crecimiento; MAX = zona máxima; MIN = zona mínima; MO = materia orgánica; AFAss = actividad de la fosfatasa ácida en suelo seco; AFAsa = actividad de la fosfatasa ácida en el suelo activado.

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Productividad de raíces finas y su relación con la dinámica del P en el suelo

Ha sido documentado que la biomasa y producción de raíces en bosques de planicies de inundación responde a la magnitud, duración y tiempo de los eventos de inundación (Day 1987, Powell y Day 1991; Megonigal y Day 1992; Baker y col. 2001, Chacón y col. 2008). Es decir, la inundación continua reduce la asignación de carbono hacia las raíces en relación a condiciones de no inundación o de inundación periódica. Los resultados en este estudio confirman lo que los autores han propuesto observándose un decrecimiento en la productividad de raíces finas a consecuencia del evento de inundación. La productividad de raíces finas a lo largo del gradiente del bosque inundable no recuperó los niveles previos a la inundación en el máximo de la época seca, en concordancia con los resultados obtenidos por Chacón y col. (2008), demostrando que la productividad de las raíces esta modulada por los eventos anuales de inundación.

En ambientes sedimentarios la condición anaeróbica del suelo promueve la reducción microbiana de los óxidos de Fe con la consecuente liberación del P asociado (Chacón y col. 2006a, 2008). En este estudio esa mayor disponibilidad de P en el suelo, probablemente trae como consecuencia un incremento en el contenido de P en las raíces luego del período de inundación.

Efecto de la variación estacional en la distribución de P

Las plantas pueden alterar los reservorios de P en el suelo a través de varios mecanismos inducidos por sus raíces. Varios de esos mecanismos implican la toma

activa por las raíces (Marschner y col. 1986), alteración del pH de la rizósfera (Nye, 1981), exudación de quelatos orgánicos (Hinsinger 1998), producción de fosfoesterasas (Tarafdar y Jungk 1987) y simbiosis micorrízica (Hinsinger 1998). En este estudio, la influencia del crecimiento o no de raíces parece generar cambios en las fracciones de P inorgánico asociados a la forma lábil (Pi resina) y las de moderada disponibilidad (Pi NaHCO₃, Pi-NaOH) asociada con los oxi-hidroxidos de Fe y Al (Tiessen y Moir 1993). De hecho, la fracción de P inorgánico asociada a los oxi-hidróxidos de Fe y Al se correlacionó alta y positivamente con el contenido de P en las raíces de los cilindros de crecimientos de ambas zonas de estudio. Sin embargo, desde los resultados de este estudio no se puede definir un patrón único asociado a la presencia o no de las raíces. Es probable que la influencia de los cambios estacionales esté enmascarando el papel de las raíces en la modulación de las fracciones de P inorgánico en el suelo. Comparaciones de estos resultados con otros trabajos es difícil de establecer debido a que de acuerdo a la revisión realizada, no se han reportado estudios que analicen el efecto combinado del crecimiento de raíces y estacionalidad en la distribución del P en el suelo.

El crecimiento de raíces no parece haber tenido un efecto apreciable en los reservorios de P orgánico en el suelo, debido a que para ambos tratamientos el patrón de cambio en esta fracción fue similar y su variación puede ser explicada estrictamente por los cambios en el hidroperíodo. La posible influencia de las raíces en el P inorgánico y no así en el P orgánico es un resultado esperado tomando en cuenta que las raíces de las plantas solo son capaces de aprovechar el P en su forma inorgánica (Stevenson 1986).

La distribución del P total en el suelo en formas no-ocluidas, ocluidas y orgánicas fue inicialmente estudiada durante los procesos de pedogénesis (Walker y Syers 1976; Cross y Schelesinger 1995). Esta distribución también ha sido usada para explicar el efecto de las perturbaciones en el bosque tropical, sobre el tamaño de los reservorios de P en el suelo (García-Montiel y col. 2000; Chacón y Dezzeo 2004) y para entender cómo las fluctuaciones en el hidroperíodo pueden alterar la distribución de este nutriente en suelos de bosques de planicies de inundación (Chacón et al. 2008). Los resultados en el presente estudio claramente mostraron el efecto del hidroperíodo, sin embargo no reflejaron ningún efecto asociado al mayor o menor contenido de raíces en el suelo.

El incremento de las formas de P no-ocluidas al inicio de las lluvias es lógico considerando que el suelo ha permanecido un largo período bajo condiciones de sequía, una vez que ocurre el rehumedecimiento a consecuencia del inicio de las lluvias, se ocasiona un shock osmótico sobre las poblaciones de microorganismos, lo cual hace que las células microbianas se rompan y liberen su contenido intracelular a la solución del suelo (Halverson y col. 2000; Turner y col. 2002), aumentando el contenido de P en el medio. Para este tipo de ecosistema el inicio de las lluvias podría considerarse un pulso de P disponible. El incremento de las formas de P inorgánico ocluido luego de la inundación podría estar reflejando procesos de re-adsorción de P sobre las arcillas, óxidos ferrosos y compuestos de Fe(II)-Fe(III) recién precipitados, la precipitación de P soluble como fosfatos ferrosos, inmovilización microbiana y formación de complejos órgano minerales con el P (Patrick y Mahapatra 1968, Willet y Higgins 1978, Darke y Walbridge 2000, Ferrando y col. 2002). Un patrón similar de reacciones secundarias (re-adsorción y/o oclusión en óxidos y minerales de arcilla)

debía esperarse con el P orgánico luego de la inundación. Desafortunadamente desde los resultados de este estudio no se puede explicar el decrecimiento en este reservorio luego de la fase de inundación.

No se cumple la hipótesis preliminar. El crecimiento de raíces no tiene efectos apreciables en la distribución de P en los distintos reservorios en el suelo. Se requiere de un estudio con un período de tiempo más largo para poder apreciar estos cambios que ocurren muy lentamente. Sin embargo, es notorio el efecto del hidroperíodo y del tipo de suelo en la distribución de P.

Relación de la materia orgánica y actividad de la fosfatasa ácida con la dinámica del P

La lisis celular producto del re-humedecimiento del suelo seco incrementa el reservorio de C asociado a la biomasa microbiana (Kieft y col. 1987; Fierer y Schimel 2003), el proceso de re-humedecimiento también re-libera la materia orgánica físicamente protegida, incrementando el contenido de materia orgánica extractable (Fierer y Schimel 2003). Ambos, el reservorio de C asociado a la biomasa microbiana y la materia orgánica protegida, contribuyen con el incremento del reservorio de C lábil en el suelo re-humedecido (Fierer y Schimel 2003, Chacón y col. 2006). Los resultados de este estudio corroboran lo postulado por los anteriores autores, debido a que el inicio de las lluvias condujo a los mayores valores de materia orgánica en el suelo de ambas zonas.

En condiciones de inundación se ha demostrado que la descomposición anaeróbica de la MO está limitada (Gale y Gilmour 1988; Updegraff y col. 1995; Baker y col. 2001) y es regulada principalmente por la suplenencia de aceptores de electrones, la

actividad de los microorganismos anaeróbicos y la duración del período de inundación (Irmiler y Furch 1980; Lockaby et al. 1996; McLatchey y Reddy 1998; Baker y col. 2001). Los resultados de este estudio demuestran que la inundación en las dos zonas de estudio conlleva a un decrecimiento en el contenido de MO. Es probable, que durante la fase de inundación los microorganismos hayan oxidado parte de la materia orgánica lábil del suelo para su crecimiento. Bajo condiciones anaeróbicas la degradación de la MO conduce a la producción de electrones que pueden ser luego transferidos a aceptores de electrones como los óxidos de Fe un importante aceptor de electrones en los suelos inundables (Lovley y Phillips, 1986; Quantin y col. 2002; Stemmler y Berthelin 2003; Chacón y col. 2006a).

En este estudio la mayor masa de raíces en los CCR no incrementó el contenido de MO en relación a lo obtenido en los CE. Para varias especies de plantas la exudación de compuestos orgánicos es baja y su influencia en el suelo es insignificante (Jones 1998), así mismo, la descomposición de raíces e incorporación al suelo como materia orgánica, puede ser un proceso que tome un largo período (Marschner 1986). Tomando en consideración ambos aspectos es lógico que los contenidos de MO en el suelo de ambas zonas no se vieran influenciados por la mayor o menor biomasa de raíces en el suelo.

La inundación de los suelos incrementa la lixiviación de nutrientes del tejido de las plantas senescentes (Brujinzeel y Veneklaas 1998), la inundación puede también cambiar el pH, disminuir el Eh, la biomasa microbiana y alterar la composición y actividades de las comunidades microbianas (Ponnamperuma 1972; Gambrel y Patrick 1978; McLatchey y Reddy 1998; Magnunsson 1992). Todos estos cambios conducen a un decrecimiento en la actividad enzimática (McLatchey y Reddy 1998). El

decrecimiento de la fosfatasa ácida en MAX hacia la época de inundación podría ser una consecuencia de los factores antes mencionados. La ausencia de este patrón en MIN, probablemente obedece a la menor intensidad de inundación que experimenta esta zona en relación a MAX, lo cual no conduce a que varios de estos procesos tomen lugar.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio permitieron alcanzar las siguientes conclusiones:

- La productividad de raíces es significativamente afectada por las oscilaciones en el hidroperíodo, obteniéndose los mayores valores antes de la inundación, justo al inicio de las lluvias y un pronunciado decrecimiento durante la fase de inundación.
- Las oscilaciones en el hidroperíodo con la consecuente variación en el potencial redox del suelo es otro factor que altera el reservorio de P inorgánico. Procesos de disolución de óxidos de Fe pueden estar controlando esta dinámica.
- La presencia de raíces finas no tiene efecto sobre el contenido de materia orgánica y la actividad de la fosfatasa ácida en ambientes inundables. La biodegradación de la materia orgánica y la AFA está regulada por la duración de los períodos de inundación.

RECOMENDACIONES

A continuación se mencionan algunas recomendaciones que se consideran puedan ser útiles para trabajos posteriores:

- Para conocer con exactitud la fracción de P inorgánica usada por las raíces en las distintas épocas del hidropériodo, es oportuno realizar un fraccionamiento de P al suelo rizosférico colectado en las distintas zonas.
- Para determinar la AFA en estos suelos, es recomendable realizar las mediciones al momento de ser colectadas, evitando así la inmovilización de la enzima por las distintas superficies del suelo.

BIBLIOGRAFÍA

- Baker, T. T., Graeme, L., Conner, W., Meier, C., Stanturf, J. y Burke, M. 2001. Leaf litter decomposition and nutrients dynamics in four southern forested floodplain communities. *Soil Sci. Soc Am. J.* **65**: 457-467.
- Baldwin, D.S y Mitchell, A.M. 2000. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: a synthesis. *Regulat. Rivers: Res. Mgmt.* **16**: 457-467.
- Bohn, H., McNeal, B. y O'Connor, G. 1993. Química del Suelo. Primera Edición. Editorial LIMUSA. México, D. F.
- Brujinzeel, L.A. y Veneklaas, E.J. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology.* **79**: 3-9.
- Brady, N. y Weil, R. R. 1999. The nature and properties of soils. Doceava edición. USA: Prentice Hall. 600 p.
- Carbón, J., Schubert, C. 1994. Late Cenozoic history of the Eastern Llanos of Venezuela: geomorphology and stratigraphy of the mesa formation. *Quatern Int.* **21**:91-100.
- Casanova, E. 2005. Introducción a la Ciencia del Suelo. Segunda Edición. Universidad Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela.

- Chacón, N. y Dezzee, N. 2004. Phosphorus fractions and sorption processes in soil samples taken in a forest- savanna sequence of the Gran Sabana in southern Venezuela. *Biol. Fertil. Soils* **40**:14-19.
- Chacón, N., Dezzee, N. y Flores, S. 2005. Effect of particle-size distribution, soil organic carbon content and organo-mineral aluminum complexes on acid phosphatases of seasonally flooded forest soils. *Biology and Fertility of Soils*. **41**: 69-72.
- Chacón, N., Flores, S. y González, A. 2006 a. Implications of iron solubilization on soil phosphorus release in seasonally flooded forests of the lower Orinoco river, Venezuela. *Soil Biol Biochem* **38**:1494-1499.
- Chacón, N. Silver, W.L. Dubinsky, E.A y Cusack, D.F. 2006 b. Iron reduction and soil phosphorus solubilization in humid tropical forests soils: the roles of labile carbon pools and an electron shuttle compound. *Biogeochemistry*. **78**: 67-84.
- Chacón, N., Dezzee, N., Rangel, M., Flores, S. 2008. Seasonal changes in soil phosphorus dynamics and root mass along a flooded tropical forest gradient in the lower Orinoco river, Venezuela. *Biogeochemistry*. **87**:167-168.
- Cross, A.F. y Schlesinger, W.H. 1995. A literature review and evaluation of the fractionation: applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*. **64**: 197-214.
- Darke, A.K. y Walbridge, M.R. 2000. Al and Fe biogeochemistry in a floodplain forest: implications for P retention. *Biogeochemistry*. **51**: 1- 32.

- Day, F.P. 1987. Effects of flooding and nutrient enrichment on biomass allocation in *Acer rubrum* seedlings. *Amer J Bot.* **74**: 1541-1554.
- Dick, W.A. Tabatabai, M.A. 1993. Significance and potential Uses of Soil Enzymes. *Soil Microbial Ecology Applications in Agricultural and Environmental Management*. Marcel Dekker, New York. 95-127.
- Dixon, R., Brown, S., Houghton, R., Sólomon, A., Trexler, M. and Wisniewski, J. 1994. Carbons pool and flux of global carbon cycle. *Science.* **263**: 185-190.
- Eivazi, F. y Tabatabai, M.A. 1977. Phosphatases in soils. *Soil Biol. Biochem.* **9**: 167-172.
- Fabre, A., Pinay, G. y Ruffinoni, C. 1996. Seasonal changes in inorganic and organic phosphorus in the soil of a riparian forest. *Biogeochemistry.* **35**: 419-432.
- Ferrando, M., Mercado, G. y Hernández, J. 2002. Dinámica del hierro y disponibilidad de fósforo durante períodos cortos de anaerobiosis en los suelos. *Agrociencia.* **1**: 1-9.
- Fierer, N. y Schimel, J.P. 2003. A proposed mechanism for the pulse in carbón dioxide. Production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Sci Soc Am J.* **67**: 798-805.
- Fimmen, R.L., Richter, D deB., Vasudevan, D., Williams, M.A. y West, L.T. (2008). Rhizogenic Fe-C redox cycling: a hypothetical biogeochemical mechanism that drives crustal weathering in upland soils. *Biogeochemistry.* **88**: 157-168.
- Fox, TR., Comerford, NB. y McFee, WW. 1990. Phosphorus and aluminium release from a spodic horizon mediated by organic acids. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **54**: 1763 – 1767.

- Gahoonia, T.S., Claassen, N. y Jungk, A. 1992. Mobilization of phosphate in different soils by ryegrass supplied with ammonium or nitrate. *Plant Soil*. **140**: 241 – 248.
- Gale, P.M. y Gilmour, J.T. 1988. Net mineralization of carbon and nitrogen under aerobic and anaerobic conditions. *Soil Sci. Soc Am J*. **53**: 883-890.
- Gambrell, R.P. and Patrick W.H. 1978. Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments. In: Hook D.D., Crawford R.M.M. (eds) *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor Science Publ Inc., Ann Arbor.
- García- Montiel, D.C., Nelly, C.H., Melillo, J., Thomas, S., Steudler, P.A., Cerri, C.C. (2000). Soil phosphorus transformations following forest clearing for pasture in the Brazilian Amazon. *Soil Sci Soc Am J*. **64**: 1792-1804.
- Gerke, J. 1995. Chemische Prozesse der Nährstoffmobilisierung in der Rhizospäre und ihre Bedeutung für den Übergang vom Boden in die Pflanze. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Grace, J., San José, J., Meir, P., Miranda, H. and Montes, R. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*. **33**: 387-400.
- Halverson, L.J., Jones, T.M., Fireston, M.K. 2000. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Sci. Soc Am J*. **64**: 1630-1637.
- Hedley, M.J., Stewart, J.W.B., Chauhan, B.S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Sci Soc Am J*. **46**: 970- 976.

- Hinsinger, P. 1998. How do plant roots acquire minerals nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv.Agron.* **64**: 225-265.
- Holford, IC. y Patrick, W.H.Jr. 1979. Effects of reduction and pH changes on phosphate sorption and mobility in an acid soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **43**: 292-297.
- Hsu, P. 1977. Aluminum oxides and oxyhydroxides. In: Dixon J. B. y Weed S. B. (eds.), *Minerals in Soil Environments. Soil Sci. Soc.Am.J.*, pp. 99-143.
- Irmiler, U. y Furch, K. 1980. Weight, energy, and nutrient changes during the decomposition of leaves in the emersion phase of central-Amazonian inundation forest. *Pedobiología.* **20**: 118-130.
- Jones, D.L. 1998. Organic acids in the rhizosphere- a critical review. *Plant and Soil.* **205**: 24-44.
- Kieft, T., Soroker, E., Firestone, M. 1987. Microbial biomass response to a rapid increased in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol and Biochemistry.* **19**:119-126.
- Li, M., Shinano, T. y Tadano, T. 1997. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* **43**: 237 – 245.
- Lockaby, B.C., Murphy, L. y Somers, G.L. 1996. Hydroperiod influences on nutrient dynamics in decomposing litter of a floodplain forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **60**: 1267-1277.
- López Hernández, I.D. 1977. La química del fósforo en suelos ácidos. Ediciones de la biblioteca de la Universidad Central de Venezuela, Caracas.

- Lovley, DR., Phillips, EJP. 1986. Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments. *Appl Environ Microbiol.* **51**: 683-689.
- Magnunson, T. 1992. Studies of the soil atmosphere and related physical site characteristics in mineral forest soils. *J Soil Sci.* **43**: 767-790.
- Marschner, H. 1986. Mineral Nutrition of Plants. Academic Press, Inc. *Adaptation of Plants to Adverse Chemical Soil Conditions*. San Diego. Pp 477-542.
- Marschner, H., Roemheld, V., Horst, W.J. y Martin, P. 1986. Root induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* **149**: 441-456.
- McLatchey, G.P. y Reddy, K.R. 1998. Regulation of organic matter decomposition and nutrient release in a wetland soil. *J Environ Qual.* **27**: 1268-1274.
- Megonigal, J.P. y Day, F.P. 1992. Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures. *Ecology.* **73**: 1182-1193.
- Miller, A.J., Schuur, EAG., y Chadwick, O.A. 2001. Redox control of phosphorus pools in Hawaiian montane forest soils. *Geoderma.* **102**: 219-237.
- Moore, PA., Reddy, KR., Graetz DA. 1992. Nutrient transformations in sediments as influenced by oxygen supply. *J Environ Qual.* **21**: 387-393.
- Murphy, J., Riley, JP. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta.* **27**:31- 36.
- Nannipieri, P. Ceccanti, B. Grego, S. 1990. Ecological significance of the biological activity in soil. *Soil Biochemistry.* **6**: 293-355.

- Nye, P.H. 1981. Changes of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant and Soil*. **61**: 7-26.
- Oliver, S. y Barber, S.A. 1966. An evaluation of mechanisms governing the supply of Ca, Mg, K and Na to soybean roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **30**: 82 – 86.
- Parfitt, R. y Smart, R. 1978. The mechanism of sulfate adsorption on iron oxides. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **42**: 48-50.
- Patrick, W.H. y Mahapatra, I.C. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen and phosphorus in waterlogged soils. *Adv. Agrn.* **20**: 323-359.
- Patrick, W.H. and Khalid, R.A. 1974. Phosphate release and sorption by soils and sediments: Effect of aerobic and anaerobic conditions. *Science*. **186**: 53-55.
- Peretyazhko, T. y Sposito, G. (2005). Iron (III) reduction and phosphorous solubilization in humid tropical forest soils. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. **69 (14)**: 3643-3652.
- Phillips, I.R. and Greenway, M. 1998. Changes in water-soluble exchangeable ions, cation exchange capacity, and phosphorus max in soils under alternating waterlogged and drying conditions. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **29**: 51-65.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Adv. Agronomic.* **24**: 29-96.
- Powell, S.W. y Day, F.P. 1991. Root production in four communities in the great Dismal Swamp. *Am. J. Bot.* **78**: 288-297.
- Quantin, C., Becquer, T., Roullier, J.H., Berthelin, J. 2001. Oxide weathering and trace metal release by bacterial reduction in a New Caledonia Ferralsol. *Biogeochemistry*. **53**: 323-340.

- Quantin, C., Becquer, T., Roullier, JH., Berthelin, J. 2002. Redistribution of metals in a New Caledonia Ferralson after microbial weathering. *Soil Sci Soc Am J.* **66**: 1797-1804.
- Rájan, S. S. S. 1975. Adsorption of divalent phosphate on hydrous aluminium oxide. *Nature.* **253**: 434-436.
- Riley, D. y Barber, SA. 1971. Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. *Planta.* **196**: 102 – 110.
- Saleque, M. A. y Kirk, D.J.D. 1995. Root- induced solubilization of phosphate in the rhizosphere of lowland rice. *New Phytol.* **129**: 325-336.
- Smith, M. S. and Tiedje, J. M. 1979. Phases of denitrification following oxygen depletion in soil. *Soil Biol. Biochem.* **11**: 261-267.
- Statistica 2001. Statistica para Windows. StatSoft Inc., Tulsa OK.
- Stemmler, S.H. y Berthelin, J. 2003. Microbial activity as a major factor in the mobilization of iron in the humid tropics. *European Journal of Soil Science.* **54**: 725-733.
- Stevenson, J.J. 1986. Cycles of soil: C, N, P, S, micronutrients. John Wiley, New York.
- Stumm y, W., Morgan, JJ. 1981. Aquatic chemistry. Segunda Edición. Chichester: Wiley-Interscience.
- Tabatabai, M.A., Bremner, J.M. 1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* **1**: 301-307.
- Taiz, L. 2002. Plant Physiology. 3ra ed. Sinauer Associates, Inc. *Mineral Nutrition.* New York. Pp 67-86.

- Tarafdar, J.C. y Jungk A. 1987. Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biol. Fertil. Soils*. **3**: 1190 – 1204.
- Tiessen, H., Moir, J.O. 1993. Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter MR (ed) Soil sampling and methods of analysis (special publication of the Canadian Society of Soil Science). Lewis, Boca Ratón, pp 75-86.
- Turner, B.L., Mckelvie, I.D. y Haygarth, P.M. 2002. Characterization of water extractable soil organic phosphorus by phosphatase hydrolysis. *Soil Biol. Bioch.* **34**: 27-35.
- Updegraff, K., Pastor, J., Bridgham, S.D. y Johnston, C.A. 1995. Environmental and substrate control over carbon and nitrogen mineralization in northern wetlands. *Ecological Applications*: **5**: 151-163.
- Vegas- Vilarrúbia, T. 1988. Aproximación a una clasificación de los ríos de aguas negras venezolanos atendiendo a las características de sus sustancias húmicas y de sus variables físico-químicas. M.Sc. Thesis, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, DC.
- Vegas- Vilarrúbia, T., Herrera, R. 1993. Effects of periodic flooding on the water chemistry and primary production of the Mapire systems (Venezuela). *Hydrobiologia*. **262**: 31-42.
- Vitousek, P.M., Sandfor, R.L. 1986. Nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*. **65**: 285-298.
- Walkley, A. y Black, I.A. 1934. An Examination of Degtjareff Method for Determining Soil Organic Matter and a Proposed Modification of the Chromic Acid Titration Method. *Soil Sci.* **37**:29-37.

- Walker, T.W. y Syers, J.K. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*. **15**: 1-19.
- Weiss, J.V., Emerson, D. y Megonigal, J.P. 2005. Rhizosphere Iron (III) deposition and reduction in a *Juncus effesus* L.- Dominated Wetland. *Soil Sci. Soc.Am.J.* **69**:1861-1870.
- Weiss, J.V., Emerson, D., Backer, S.M. y Megonigal, J.P. 2003. Enumeration of Fe(II)-oxidizing and Fe(III)-reducing bacteria in the root-zone of wetland plants: Implications for a rhizosphere Fe cycle. *Biogeochemistry*. **64**:77-96.
- Willett, I.R. y Higgins, M.L. 1978. Phosphate sorption by reduced and reoxidized rice soils. *Aust J. Soil Res.* **16**:319-326.
- Zhang, X., Zhang, F. y Mao, D. 1999. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.): Phosphorus uptake. *Plant and Soil*. **209**:187-192.

APÉNDICE A

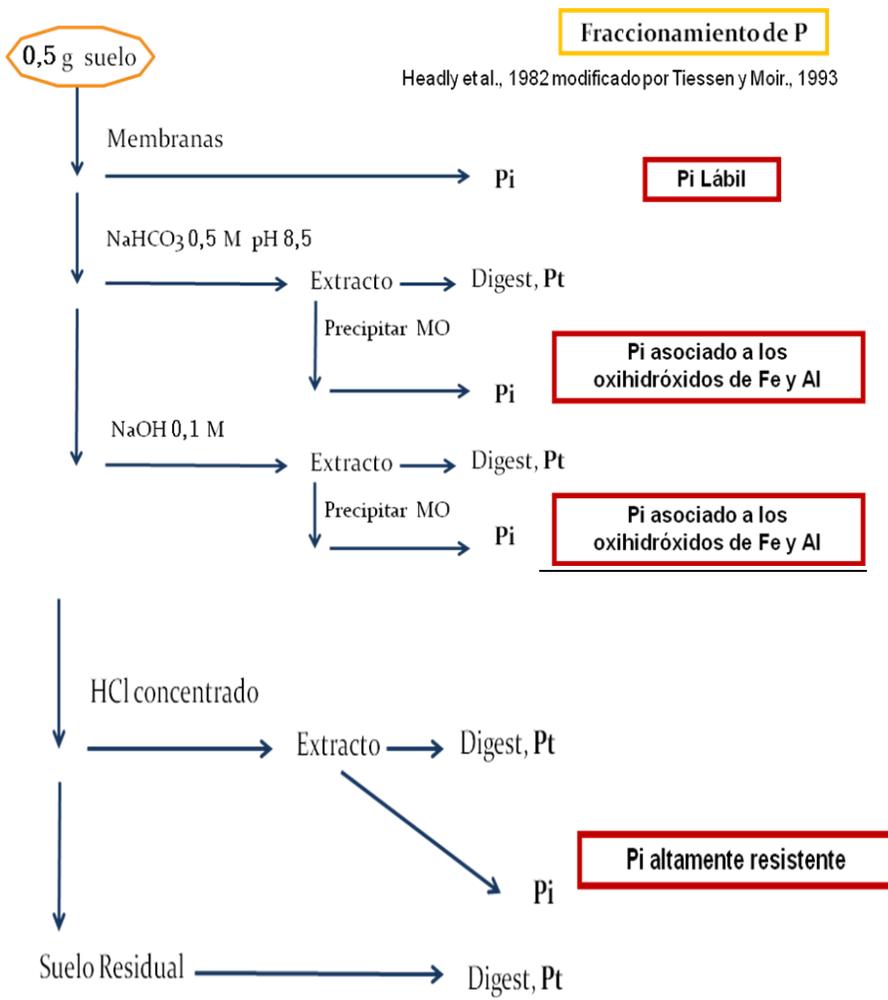
Pesos de las raíces extraídas

| Período de Colección | Zona / Tratamiento | Muestras- Replicas | | | | | | | | | | Promedio | DS |
|----------------------|--------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|----------|------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Inicio de Lluvias | MIN-CE | 0,1191 | 0,3433 | 0,2940 | 0,3188 | 0,2601 | 0,3179 | 0,2937 | 0,2073 | 0,4333 | 0,1609 | 0,27 | 0,09 |
| | MIN-CCR | 0,7740 | 0,3858 | 0,9242 | 0,8863 | 0,6329 | 0,5462 | 0,5398 | 0,5988 | 0,5645 | 0,3822 | 0,62 | 0,19 |
| | MAX-CE | perdida | 0,6894 | 0,5719 | 0,6204 | 0,6130 | 0,5930 | 0,6945 | 0,4314 | 1,1521 | 0,4078 | 0,64 | 0,22 |
| | MAX-CCR | 1,4966 | 1,3072 | 0,9906 | 1,2990 | 1,3147 | 1,5685 | 1,2540 | 1,2034 | 2,2026 | 1,0376 | 1,37 | 0,34 |
| Salida de Inundación | MIN-CE | 0,2944 | 0,7249 | 0,8301 | 0,6357 | 0,4701 | 0,4209 | 0,7735 | 0,8475 | 0,3599 | 0,5409 | 0,59 | 0,20 |
| | MIN-CCR | 1,0211 | 1,3689 | 1,4164 | 1,2446 | 0,8973 | 0,8464 | 2,2853 | 1,0624 | 1,8157 | 1,3045 | 1,33 | 0,44 |
| | MAX-CE | perdida | 1,3031 | 0,8681 | 1,3544 | 1,2623 | 0,9553 | 1,2295 | 0,9539 | 2,7571 | 0,6853 | 1,26 | 0,60 |
| | MAX-CCR | perdida | 1,7275 | 1,2453 | 1,4789 | 2,2445 | 1,8144 | 3,9310 | 2,2055 | 3,5421 | 1,0870 | 2,14 | 0,99 |
| Máximo de Sequía | MIN-CE | 0,8377 | 0,7518 | 0,5063 | 0,6872 | 1,1056 | 0,8824 | 1,8367 | 0,3285 | 0,4031 | 0,4401 | 0,78 | 0,44 |
| | MIN-CCR | 2,0906 | 0,9685 | 0,6028 | 1,5414 | 1,2618 | 1,2019 | 0,6504 | 0,7804 | 0,4227 | 0,3018 | 0,98 | 0,55 |
| | MAX-CE | 0,8988 | 1,5350 | 0,8184 | 0,8506 | 0,7749 | 0,8856 | 1,1582 | 0,4907 | 0,8661 | 2,4899 | 1,08 | 0,57 |
| | MAX-CCR | 1,7957 | 1,2371 | 1,0936 | 3,6479 | 1,2552 | 1,2603 | 3,9272 | 1,4435 | 1,2034 | 1,9610 | 1,88 | 1,04 |

MAX = zona máxima; MIN = zona mínima; DS = Desviación Estándar.

APÉNDICE B

Esquema Experimental: Determinación de las Fracciones de P.



Determinación de P

(Murphy y Riley, 1962)

