

## EFFECTO DE DIFERENTES PRESIONES DE CORTE Y FERTILIZACIÓN EN LA BIOMASA SUBTERRÁNEA EN UNA SABANA HIPERESTACIONAL

### EFFECTS OF DIFFERENT INTENSITIES OF CLIPPING AND FERTILIZATION ON BELOWGROUND IN A HYPERSEASONAL SAVANNA

*Marta Pereira da Silva<sup>1</sup> y Rodney de Arruda Mauro<sup>2</sup>*

1. Zoot. Ph.D. Investigadora Embrapa Grado de Corte, Rodovia BR 262, Km. 4, CP: 154, Campo Grande-MS, Brasil, CEP:79002-970, email: martha@cnpqg.embrapa.br. 2. Biol. Ph.D. Investigador. email: rodney@cnpqg.embrapa.br.

#### RESUMEN

En las sabanas de banco, bajío y estero del Hato "El Frio" (7° 45' N, 68° 55' W), región del Alto Apure, Estado Apure, Venezuela, fue instalado un experimento con el objeto de evaluar el comportamiento reproductivo de la biomasa subterránea de una sabana hiperestacional (bajío alto) bajo diferentes intensidades de corte y fertilización, durante el período de crecimiento entre 1996 y 1997. Se escogió un bajío típico, aguas abajo de un dique, parte de un módulo de 6.000 ha. La distribución vertical de las raíces es superficial, encontrándose el 71% en los 10 centímetros superficiales mientras que por debajo de los 50 cm siguientes no se encuentran raíces. La biomasa subterránea fue afectada negativamente por la inundación más intensa y por la ausencia de herbivoría. El proceso de fertilización no tuvo influencia sobre la biomasa de raíces.

#### ABSTRACT

In the "banco", "bajioa" and "estero" savannas of the Hato "El Frio" Biological Station (7° 45' N, 68° 55' W) in the Alto Apure region, Apure State in Venezuela, experiments were carried with the objective of evaluating the productive behaviour of a hyperseasonal lowland under different intensities of clipping and fertilization, during the growth period between 1996 and 1997. A typical lowland, encompassing an area of 6.000 ha, was chosen. Our results suggest that the vertical distribution of the roots in this environment is shallow. About 71% of the roots have been found in the upper 10 cm, while no roots were found below 50 cm. Intense flooding and absence of grazing by herbivores had a negative impact on belowground. Addition of fertilizer had no effect on the root biomass.

**Palabras Clave:** sabana, raíces, biomasa subterránea, crecimiento, corte, fertilización

**Keywords:** Savanna, roots, belowground biomass, growth, clipping, fertilization

#### INTRODUCCION

La biomasa subterránea es el comportamiento más importante y menos conocido del ecosistema de sabana. La importancia en este sistema es debida a la mayor inversión en estructuras subterráneas comparativamente con otros ecosistemas como los bosques, en los cuales la mayor parte de la biomasa es madera. Bulla y Col (1990b) trabajando en sabanas de Mantecal (Edo. Apure), hallaron que en una determinada época del año el peso seco de la biomasa subterránea podía llegar a quintuplicar la biomasa aérea del sistema.

La distribución de la biomasa hipógea de las plantas herbáceas en general se concentra en los

horizontes más superficiales del suelo y esta concentración es aún mayor en suelos mal drenados. En las sabanas de banco, bajío y estero la distribución vertical de las raíces presenta diferencias en función de los distintos gradientes topográficos en las cuales se encuentran. En los bancos, ubicados en las partes más altas menos inundables, las raíces alcanzan profundidades por debajo de los 50 cm (25% de la biomasa en la época de sequía). En bancos modulados la mayor parte de las raíces están en los 10 cm superficiales (63% en la época de sequía y 70% en la de lluvias). En los bajíos, en la época de lluvia la mayor parte de las raíces está en los primeros 10 centímetros de profundidad (50%) y por debajo de

50 cm no hay raíces. En la época seca la distribución es menos superficial, alcanzando mayores profundidades, encontrándose un 17% de las raíces entre 50 y 100 cm (Sarmiento y Vera, 1979).

En estudios sobre la biomasa de sabanas de banco bajo y estero, el comportamiento estacional de las raíces es similar. Alcanza valores mínimos al final de la época de sequía. Al comenzar las lluvias, incrementan su biomasa lentamente y simultáneamente con la biomasa aérea o un poco más tarde. Cuando el período de inundación se alarga u ocurre inundación en zonas normalmente secas, hay mortalidad de las raíces (Bulla y Col., 1981). En el bajo estudiado por Bulla y Col. (1980a), las raíces presentaron comportamiento bimodal con un valor máximo coincidente con el pico de producción al comienzo de las lluvias (467 g/m<sup>2</sup>) y otro antes de la época seca (477 g/m<sup>2</sup>). Los valores mínimos corresponden al pico de inundación (317 g/m<sup>2</sup>) y al final de la época seca (330 g/m<sup>2</sup>). En los esteros la biomasa máxima ocurre en Septiembre (964 g/m<sup>2</sup>) y la mínima en Mayo (378 g/m<sup>2</sup>) (Bulla y Col., 1980b).

En estudios sobre la biomasa subterránea realizados en la región de Calabozo, San José y Medina (1977) encontraron 270 g/m<sup>2</sup> en el área protegida y 170 g/m<sup>2</sup> en el área sometida a quemadas periódicas. En los Llanos de Barinas la biomasa hipogea es mayor, alcanzando valores de 900 a 1400 g/m<sup>2</sup> en los primeros 20 centímetros, 1100 a 1900 g/m<sup>2</sup> en los primeros 20 centímetros y entre 1100 a 1900 g/m<sup>2</sup> en todo el perfil. Las sabanas del sur del Estado Guárico también presentan biomasa subterránea dentro de estos intervalos (Sarmiento y Vera, 1979).

El Comportamiento de las raíces de las sabanas africanas de Kenia (Kinyamario e Imbampa, 1992) y Serengeti (McNaughton y Col., 1998) difieren en parte de las sabanas Neotropicales, debido a que presentan valores mínimos en la estación húmeda y máximo en la transición estación húmeda-seca. Este comportamiento, según McNaughton y Col., (1998) indica que la biomasa de las raíces disminuye en el inicio de la estación húmeda y alcanzando el máximo al final de la misma, con la translocación de nutrientes desde la biomasa aérea al entrar en el período de reposo. Este material almacenado en las raíces es utilizado en el inicio de la siguiente estación de producción para la captación de nutrientes y crecimiento de la parte aérea.

Los principales factores que influyen en la producción de las sabanas son la humedad del suelo, los nutrientes, la herbivoría y el fuego (Huntley y Walker, 1982; Sarmiento, 1984). Muchos trabajos demuestran la dependencia del agua por las raíces para su crecimiento. En áreas con disponibilidad de agua restringida durante un período, la respuesta de las raíces es inmediata, iniciando su crecimiento rápidamente con la consiguiente absorción de agua y nutrientes (Hunt y Nicholls, 1986; Andren y Pautian, 1987; Pandley y Singh, 1992). También la alta mineralización en el suelo promueve la rápida proliferación de raíces, resultando en un aumento en la absorción de nutrientes (Jackson y Caldwell, 1993).

La respuesta de la biomasa subterránea al pastoreo, así como la de la biomasa aérea, está asociada a varios factores, como: propiedades adaptativas de la interacción planta-herbívoro; b) el efecto de estas adaptaciones sobre las interacciones entre los dos niveles tróficos; y c) variaciones geológicas/meteorológicas (McNaughton y Col., 1998).

La respuesta de las raíces a la intensidad de la herbivoría es muy contradictoria. Algunos estudios indican que la herbivoría no tiene efecto sobre la biomasa de raíces (Cargill y Jeffries, 1984; Milchunas y Lauenroth, 1989; McNaughton y Col., 1988). Otros como Sims y Singh (1978), afirman que la herbivoría aumenta la biomasa de raíces, y muchos afirman que tiene efecto negativo, es decir, reduce la biomasa de raíces (Pandley y Singh, 1991; Oosterheld, 1992). Esta reducción depende de la severidad y frecuencia de la defoliación (Alberston y Col., 1953).

La afirmación clásica de que invariablemente un aumento en el crecimiento de los vástagos, debido a la defoliación, conduciría a una disminución del crecimiento de raíces está basado en dos hipótesis: a) plantas no sometidas a defoliación funcionan con la máxima capacidad fisiológica, mejor dicho el pastoreo reduce la capacidad fisiológica de las plantas; b) el crecimiento de raíces/vástagos y la alocación son procesos de suma cero. McNaughton y Col., (1998), criticando esta segunda afirmación concluyen que, si la misma fuera correcta, la defoliación invariablemente disminuiría el crecimiento y desviaría recursos de las raíces para el crecimiento de los vástagos, indicando que esta hipótesis es no válida para una escala de tiempo ecológica.

Nuestras hipótesis para este trabajo son las siguientes: a) el aumento de la intensidad de utilización de la sabana hiperestacional afecta negativamente la biomasa de raíces; b) el aumento en la disponibilidad de nutrientes afecta positivamente el desarrollo de las raíces.

## MATERIALES Y METODOS

**Descripción del área.** El área de estudio está ubicada en el Hato "El Frío" (7° 45' N, 68° 55' W), situado en los Llanos Inundables, región del Alto Apure, entre los pueblos de El Saman y Mantecal, con un área de 80.000 ha.

El relieve es plano con una pendiente mínima en sentido Este de 0.02%. El clima es marcadamente estacional con un período de lluvias entre los meses de mayo y octubre, siendo este período responsable por el 90 % de la precipitación anual y un período de estrés hídrico extremo entre enero y abril. La precipitación promedio es de 1465.7 mm, en el año 1996 este valor estuvo muy por encima del promedio, 1826 mm, ocasionando inundación en toda el área de bajo-estero, incluso banco por un período de aproximadamente 45 días, llegando a más de 1 m de altura. En 1997, la precipitación fue inferior al promedio, 1348.4 mm.

En estas sabanas se pueden separar topográfica, edáfica y florísticamente tres unidades: la parte alta y no inundable conocida localmente como "banco", la parte baja inundable "estero" y un área intermedia llamada "bajo" (Tejos y Col., 1990). Los bajos constituyen entre 60-70 % del área (Fergusson-Laguna, 1985). Son áreas planas con una leve pendiente en dirección a los esteros. Se inunda en los meses de lluvia de forma superficial, de 10-40 cm y discontinua perdiendo agua rápidamente al cesar las lluvias. El substrato que compone los bajos está formado principalmente por arcilla ferruginosa del Cuaternario Medio, en donde predomina la caolinita (Fergusson-Laguna, 1985). Su contenido de nutrientes y materia orgánica es mayor, y la fertilidad más elevada que las áreas de banco. Estos suelos son clasificados como *Vertic Tropaequalfs* y *Udorthentic Pellusterts* (Bulla, 1980a).

La composición florística puede cambiar según la microtopografía, las partes más elevadas que se

inundan parcialmente y durante periodos muy breves o, a veces, no llegan a inundarse, y las comunidades de las partes más bajas (depressiones y charcos). En la primera, ocurre la instalación de una comunidad denominada *Spilantho-Paspaleum orbiculati*, debido fundamentalmente a las especies hemicriptofíticas, tales como: *Paspalum orbiculatum*, *Panicum laxurn*, *Luziala pittieri*, *Spilanthus uligmosa*, *Eragrostis acutiflora* y por algunas especies terofíticas (anuales) como *Cyperus flavescens*, *Firnbristylis dichotoma*, *F. miliacea*, *Sacciolepis myurus*. En las comunidades de las partes más bajas (depressiones y charcos), mantienen la inundación por un cierto tiempo, pero la constancia del agua y la profundidad no permiten la instalación de comunidades de estero. Estas están ocupadas por comunidades de la asociación *Sagittario-Marsilietum deflexae*, integrada por hidrófitas enraizadas de hojas flotantes en la superficie del agua (Castroviejo y Lopez, 1985).

El Hato "El Frío" está dedicado a la cría de ganado de manera extensiva, basado en la utilización de pasturas naturales, en una área con módulo y otra sin módulo. Posee 38.000 cabezas de ganado, con una densidad de 0.25-0.5 UA/ha, una fauna nativa de herbívoros estimada en 27.000 chiguire, 6.000 caballos y 5.000 venados (Ramia, 1972; Herrera, 1992).

**Métodos.** El experimento se inició en noviembre de 1995, con una duración de 2 años. Se realizaron estudios sobre el comportamiento productivo de una sabana hiperestacional bajo diferentes frecuencias de corte.

Los muestreos fueron realizados en áreas de bajos durante el período de producción, o sea desde el inicio de las lluvias, cuando la vegetación alcanzaba una altura superior a 10 cm, hasta el final del período lluvioso. En el año 1996 éste período fue de 255 días y en 1997 de 225 días.

Las pasturas en esta área estaban sometidas a una carga animal de 0.4 UA/ha durante todo el año. El experimento se hizo en parcelas de 5x10 m, con 4 repeticiones distribuidas en bloques, totalmente al azar, dentro de los siguientes tratamientos:

1. T1 Corte cada 4 semanas;
2. T2 Corte cada 8 semanas;
3. T3 Corte cada 12 semanas (solamente en el año 1996);
4. T4 Corte cada 4 semanas con fertilizante (solamente en el año 1997);
5. Control con animal - carga actual (0.4 UA/ha);
6. Control sin animal - exclusión.

En el año 1997 se implantó el tratamiento de corte cada 30 días con fertilizante, donde fueron fertilizadas 4 parcelas de 5 x 10 m con 150 kg de N, 100 kg de  $P_2O_5$ , 100 kg de  $K_2O$  y 100 kg de S en una única aplicación en son promedios de 20 muestras.

Para conocer la distribución vertical de la biomasa subterránea se hizo un muestreo en julio de 1997, a través de una calicata de 2 metros de profundidad. Los muestreos se hicieron de acuerdo con los horizontes determinados en la calicata. Se tomaron 3 muestras en cada horizonte. Los procedimientos de laboratorio fueron iguales al descrito anteriormente.

Los efectos de las frecuencias de corte y de los controles con y sin animales, sobre la biomasa subterránea total, fueron analizados con un diseño factorial de varianza con tres factores: tratamiento y controles; bloque; época del año entre años, a través de un modelo lineal estadístico (SAS, 1985). Se realizó un análisis de medias (Snedecor y Cochran, 1980) en los casos en que hubo diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

## RESULTADOS

**Distribución vertical de las raíces.** En la Figura 1 se presentan los promedios de biomasa de raíces y su distribución en los horizontes del suelo en el inicio de la época húmeda de 1997. La mayor parte de las raíces se encuentra en los 10 centímetros superficiales  $1028.75 \text{ g/m}^2$  (70.74 %),  $313.00 \text{ g/m}^2$  (21.52 %) entre 10 y 30 centímetros y  $112.50 \text{ g/m}^2$  (7.73%) entre 30 y 50 centímetros. No se encontraron casi raíces per debajo de los 50 centímetros de profundidad.

**Biomasa subterránea al final del período de producción de 1996 y 1997.** La biomasa de las raíces no fue distinta entre los diferentes tratamientos de corte y controles ( $P > 0.082$ ), a

pesar de que los valores promedios del tratamiento 30 días de corte resultaron inferiores a los demás ( $732.55 \pm 157.30 \text{ g/m}^2$ ) (Tabla 1).

En 1977 los tratamientos de corte cada 30 días y 60 días presentaron valores de biomasa subterránea similares ( $P > 0.05$ ). Tampoco la aplicación del fertilizante tuvo efecto en la producción de raíces (Tabla 1). Los controles con y sin ganado no fueron estadísticamente diferentes ( $P > 0.05$ ), presentando valores de biomasa de raíces muy similares,  $1638.05 \pm 230.35$  y  $1567.30 \pm 181.90$  respectivamente. Comparados con los tratamientos de corte, el control sin ganado o exclusión ( $1567.30 \pm 1181.9$ ) fue inferior al tratamiento de corte cada 30 días ( $1909.50 \pm 190.80$ ) ( $P < 0.01$ ), mientras que el control con ganado ( $1638.05 \pm 230.35$ ) fue similar a los tratamientos de corte ( $P > 0.05$ ). En el año de 1997 la mayor intensidad de uso de estas sabanas no se tradujo en una disminución de la biomasa de raíces, por el contrario el área no pastoreada presentó menor biomasa de raíces que el tratamiento de corte más frecuente.

La comparación de la biomasa de raíces al final del período de producción de 1996 y de 1997 en los distintos tratamientos de corte y controles aparece en la Tabla 2. Los tratamientos de corte y controles del año 1996 fueron netamente inferiores al año 1997 ( $P < 0.0001$ ). Este hecho puede ser explicado en parte por la pluviosidad, que en el año 1996 (1826 mm) fue bien superior al promedio anual ( $X = 1465.7 \text{ mm}$ ;  $N = 28$ ). El exceso de agua en este año provocó la inundación en toda el área, con la consecuente mortalidad de raíces.

**Biomasa subterránea al inicio y al final del período de producción en el área bajo pastoreo, en el año 1996.** La biomasa de raíces del área pastoreada al inicio (mayo) de la estación de producción ( $1098.00 \pm 318.3 \text{ g/m}^2$ ) fue significativamente ( $P < 0.02$ ) superior a la biomasa al final del período de producción ( $875.48 \pm 257.80 \text{ g/m}^2$ ).

La biomasa de raíces al final del período de producción de 1995 ( $772.15 \pm 170.15 \text{ g/m}^2$ ) fue similar ( $P > 0.05$ ) al año del 1996 ( $875.45 \pm 257.80 \text{ g/m}^2$ ) y muy inferior ( $P < 0.001$ ) al año de 1997 ( $1635.00 \pm 230.35 \text{ g/m}^2$ ), así como la biomasa de raíces del año de 1996 también fue inferior a la del año 1997 ( $P < 0.001$ ). El único factor de cambio

**Tabla 1.** Biomasa subterránea ( $\text{g/m}^2$ ) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1996 y 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas.

TRATAMIENTOS	1996	TRATAMIENTOS	1997
30 días	732.55 $\pm$ 157.3 <sup>a</sup>	30 días	1909.5 $\pm$ 190.8 <sup>a</sup>
60 días	903.15 $\pm$ 306.3 <sup>a</sup>	30 días con fertilizante	1718.75 $\pm$ 374.45 <sup>ab</sup>
90 días	892.1 $\pm$ 180.2 <sup>a</sup>	60 días	1828.5 $\pm$ 167.2 <sup>ab</sup>
CONTROLES		CONTROLES	
Con ganado	875.45 $\pm$ 257.8 <sup>a</sup>	Con ganado	1638.05 $\pm$ 230.35 <sup>ab</sup>
Sin ganado	836.45 $\pm$ 88.15 <sup>a</sup>	Sin ganado	1567.3 $\pm$ 181.9 <sup>b</sup>

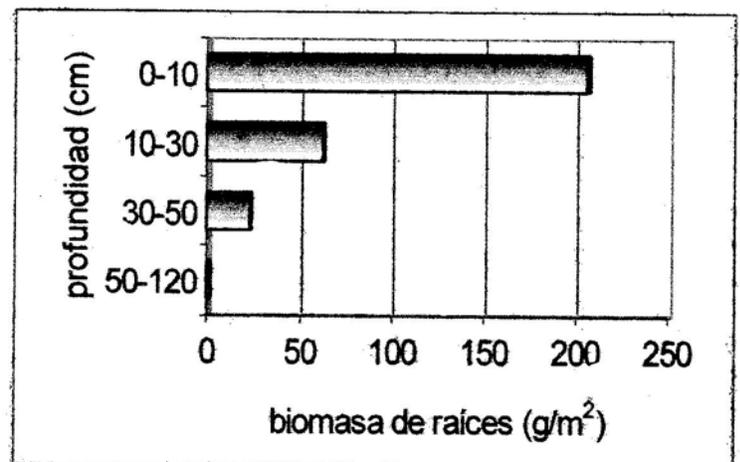
entre los años, en cuanto al aspecto de las variables abióticas que pueden explicar estas diferentes biomasa de raíces es la precipitación. Esta fue inferior al promedio en 1995 (1247 mm), superior en 1996 (1826 mm) y similar en 1997 (1348 mm). Por lo cual, tanto el exceso de agua como su poca disponibilidad, pueden reflejarse en la disminución de la biomasa radical.

**Tabla 2.** Biomasa subterránea ( $\text{g/m}^2$ ) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1996 y 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas.

TRATAMIENTOS	1996	1997
30 días	732.55 $\pm$ 157.3 <sup>a</sup>	1909.5 $\pm$ 190.8 <sup>a</sup>
30 días con fertilizante	-----	1718.75 $\pm$ 374.45 <sup>ab</sup>
60 días	903.15 $\pm$ 306.3 <sup>a</sup>	1828.5 $\pm$ 167.2 <sup>ab</sup>
90 días	892.1 $\pm$ 180.2 <sup>a</sup>	-----
CONTROLES		
Con ganado	875.45 $\pm$ 257.8 <sup>a</sup>	1638.05 $\pm$ 230.35 <sup>ab</sup>
Sin ganado	836.45 $\pm$ 88.15 <sup>a</sup>	1567.3 $\pm$ 181.9 <sup>b</sup>

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

La distribución vertical de las raíces de las plantas herbáceas de la sabana hiperestacional en la época de lluvia, obedeció el patrón general para este tipo de sabana, es decir la mayor parte de los órganos subterráneos se concentran en los 10 centímetros superiores del suelo y hubo un

**Figura 1.** Distribución vertical de la biomasa de raíces de la sabana hiperestacional pastoreada ( $\text{g/m}^2$ ) en junio de 1997. Hato El Frío, Estado Apure

descenso brusco con la profundidad. Esta distribución está asociada al impedimento físico derivado de las concreciones y la estructura masiva que aparecen a partir de los 50 centímetros, desapareciendo cualquier actividad biológica por debajo de esta profundidad. Bulla y Col., (1980a) trabajando en sabanas similares, no encontraron diferencias significativas en la distribución de las raíces entre la época seca y la húmeda. La concentración de las raíces en la camada superior del suelo hace que la biomasa subterránea responda rápidamente a las primeras lluvias y simultáneamente genera pulsos de crecimiento en la biomasa aérea por la captura de agua y nutrientes que se torna disponible para los retoños (Singh y Col., 1989).

El comportamiento de la biomasa subterránea frente a la intensidad de herbivoría fue muy distinto en los dos años de estudio. En el primer año, aparentemente la producción de raíces no fue afectada por la herbivoría. En el segundo año el área no pastoreada mostró la menor biomasa de raíces, y la que tuvo utilización más intensa la mayor biomasa. Estas respuestas diferentes en la misma sabana, en parte se deben a las diferentes precipitaciones en estos dos años, ya que en el primer año el exceso de agua afectó negativamente no solamente la relación con respecto a la herbivoría sino también la producción de biomasa de raíces, que en ese año fue muy inferior al año siguiente (1997). Esta respuesta es corroborada cuando analizamos la biomasa de las raíces del área bajo pastoreo tradicional, durante tres años muy distintos, en lo que se refiere a la pluviosidad total. Observamos que tanto el exceso como la deficiencia de agua afectaron negativamente la producción de raíces.

El exceso de agua en áreas normalmente no inundables, o a una profundidad no común, provoca una cierta mortalidad de las raíces (Bulla y Col., 1981). Esta mortalidad en parte es debido a la anoxia provocada por la inundación. Según Jackson y Drew (1984), raíces bajo esta condición requieren una alta inversión de carbono y nutrientes para mantenerse y crecer. Esta disfunción en las raíces se refleja directamente en el crecimiento de la biomasa aérea. Informaciones sobre la biomasa aérea (Silva y Col., en prensa) cosechada en el año con inundación (1996) fue 25 % inferior a la del año 1997, con excepción del tratamiento con la más alta intensidad de uso que no cambió. Mientras que la reducción en la biomasa de raíces no siempre se traduce en reducción de la biomasa aérea. Existe un mecanismo de compensación en las raíces que aumenta el crecimiento de la biomasa aérea sostenida por unidad de masa de raíces, el cual puede resultar de la menor proporción de raíces suberizadas, o también porque bajo estas condiciones disminuye la restricción de agua y nutrientes, aumentando la actividad media por unidad de raíces (Barber, 1962).

Oosterheld y McNaughton (1991), estudiaron el efecto de la inundación y el pastoreo en las sabanas de Serengeti, encontrando que el efecto

combinado de la inundación y el pastoreo fue más deletéreo para el crecimiento de las plantas que el efecto individual de cada uno de estos dos factores. La inundación, en contraste con el estrés por sequía, interactúa negativamente con el pastoreo, por lo que especies adaptadas a la inundación son menos tolerantes al pastoreo y viceversa.

Además del efecto del agua, la defoliación en sí puede disminuir (Albertson y Col., 1953; Jameson, 1963; Ruess y Col., 1983; Pandey y Singh, 1991; Chacon-Moreno y Sarmiento, 1995), aumentar o no influenciar la biomasa de raíces (Simís y Singh, 1978; Milchunas y Lauenroth, 1989; McNaughton y Col., 1998). Según McNaughton y Col., (1998), la respuesta de las raíces de las gramíneas a la defoliación, así como la de la biomasa aérea, está asociada a la historia co-evolutiva de plantas y herbívoros, conduciendo a un mecanismo de retroalimentación que disminuye el efecto deletéreo de la defoliación. Entre estas adaptaciones está la rápida reorganización de los procesos fisiológicos y de los procesos de alocaión de agua y nutrientes después de la defoliación.

En la sabana hiperestacional, las diferencias interanuales en el comportamiento de las raíces frente a la defoliación, además del efecto de la precipitación, deben estar asociadas a otros mecanismos como la intensidad de utilización. Estos resultados no pueden ser tomados como conclusivos de que el pastoreo pesado en la sabana hiperestacional no influencia, o hasta beneficia la biomasa de raíces, dado que son resultados basados en solo dos años de datos. Según Zhang y Romo (1994), el mantenimiento de las raíces después de la defoliación puede reducir la cantidad de carbono que se invierte en la producción de vástagos, reduciendo así la tolerancia de las plantas al pastoreo. Albertson y Col., (1953), en la planicie central de Kansas, observaron que en los dos primeros años la biomasa de las raíces bajo pastoreo pesado fue superior al pastoreo moderado y en ausencia de pastoreo. Pero, este comportamiento cambió en los años siguientes, siendo que al final de 6 años de evaluación, la biomasa de raíces del tratamiento bajo pastoreo pesado fue 50 % inferior al pastoreo moderado y la exclusión. El mismo comportamiento en relación a la biomasa de raíces

fue detectado por Zhang y Romo (1994) en una comunidad de *Agropyron dasystachyum* en Saskatoon, Canada. En el segundo año de estudio la biomasa de raíces no fue afectada por el pastoreo más pesado, pero después del tercer año la biomasa de raíces disminuyó drásticamente, probablemente debido al efecto acumulativo de la defoliación y el déficit del carbono.

El modelo de comportamiento de la biomasa de raíces a lo largo del año está intimamente asociado con la distribución de la precipitación como podemos observar en base a algunas muestras de raíces tomadas en el área pastoreada. En general ocurre una realocación de la energía a las raíces en el inicio de la época seca. Como estas sabanas son quemadas, este material de reserva de las raíces se conserva para promover el crecimiento inicial de la parte aérea de las plantas en el inicio de la época de lluvia. Durante la época de lluvia las raíces retoman el crecimiento, llegando a la máxima variación al final de la estación húmeda (en el año de 1997). En el primer año, debido a la inundación, la biomasa de raíces disminuyó en este período. Este comportamiento está de acuerdo a lo encontrado por Bulla y Col., (1980) para el mismo tipo de sabana, así como para las sabanas africanas (McNaughton y Col., 1998).

Basados en los resultados de este experimento podemos llegar a las siguientes conclusiones acerca de la biomasa de raíces:

1) La distribución vertical de las raíces es superficial, encontrándose el 71 % en los 10 centímetros superficiales mientras que por debajo de 50 centímetros no existen raíces;

2) La biomasa de raíces es influenciada negativamente por el tiempo prolongado de inundación;

3) El proceso de fertilización no tuvo influencia sobre la biomasa de raíces;

4) La biomasa de raíces no fue influenciada por las diferentes intensidades de uso.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Dr. Guillermo Sarmiento (Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela) por su tutoría; a la familia Maldonado, propietarios de Hato "El Frío", por el apoyo logístico y el permiso para el desarrollo del trabajo de campo; y a los financiadores de este trabajo: EMBRAPA (Brasil) y INCO-DC Proyecto ERBIC 18CT960087 (Comunidad Europea).

**Tabla 1.** Biomasa subterránea ( $g/m^2$ ) en los diferentes tratamientos de corte y controles al final del período de producción de 1996 y 1997. Letras distintas como superíndices indican diferencias significativas.

TRATAMIENTOS	1996	TRATAMIENTOS	1997
30 días	732.55 ± 157.3 <sup>a</sup>	30 días	1909.5 ± 190.8 <sup>a</sup>
60 días	903.15 ± 306.3 <sup>a</sup>	30 días con fertilizante	1718.75 ± 374.45 <sup>ab</sup>
90 días	892.1 ± 180.2 <sup>a</sup>	60 días	1828.5 ± 167.2 <sup>ab</sup>
CONTROLES		CONTROLES	
Con ganado	875.45 ± 257.8 <sup>a</sup>	Con ganado	1638.05 ± 230.35 <sup>ab</sup>
Sin ganado	836.45 ± 88.15 <sup>a</sup>	Sin ganado	1567.3 ± 181.9 <sup>b</sup>

## LITERATURA CITADA

- ALBERTSON, F. W.; A. RIEGEL Y J.L. LUNCHBAUGH  
 (1953. Effects of different intensities of clipping on short grasses in West-Central Kansas. *Ecology*, 34 (1): 1-20.
- ANDREN, O. Y K. PAUSTIAN  
 1987. Barley straw decomposition in the field: a comparison of models. *Ecology*, 68: 1190-1200.
- BARBER, S. A.  
 1962. A diffusion and mass-flow concept of soil nutrient availability. *Soil Science*, 93:39-42.
- BULLA, L.; R. MIRANDA. Y J. PACHECO  
 1980a. Producción, descomposición, flujo de materia orgánica y diversidad en una sabana de banco del Módulo Experimental de Mantecal (Estado Apure, Venezuela). *Acta Cient. Venezolana*, 31: 31-38.
- BULLA, L., J. PACHECO Y R. MIRANDA  
 1980b. Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en Mantecal (Venezuela). *Acta Cient. Venezolana*, 31:339-344.
- BULLA, L., J. PACHECO Y R. MIRANDA  
 1981. A simple model for the measurement of primary productions in grasslands. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 136: 281-304.
- CARGILL, S. M. Y R.L. JEFFERIES  
 1984. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, 21: 657-668.
- CASTROVIEJO, S. Y G. LOPEZ.  
 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato el Frío" los llanos de Venezuela. *Mem. Soc. de Cienc. Nat. La Salle*, Tomo XLV, 124.
- CHACON-MORENO, E. Y G. SARMIENTO  
 1995. Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea tropical, *Panicum maximum* (Tipo común) sometida a diferentes frecuencias de corte. *Turrialba*, 45: 8-18.
- FERGUSON-LAGUNA, A.  
 1984. *El cachicamo sabanero. Aspectos de su biología y ecología*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, 129 pp.
- HERRERA, E.  
 1992. The effect of harvesting on age structure and body size of a capybara population. *Ecotropicos*, 5(1):20-25
- HUNT, R. Y R.O. NICHOLLS  
 1986. Stress and coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. *Oikos*, 47: 149-158.
- HUNTLEY, B. J. Y B.H. WALKER  
 1982. *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin.
- JACKSON, M. B. Y M.C. DREW  
 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. En: *Flooding on plant growth*. Ed. by T. T. Koziowski. Academic Press, London, pp. 47-128.
- JACKSON, R. B. Y M.M. CALDWELL  
 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74: 612-614.
- JAMESON, D. A.  
 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29:532-594.
- KINYAMARTO, J. I. Y S.K. IMBAMBA  
 1992. Savanna at Nairobi National Park, Nairobi. En: S. P. Long, M. B. Jones y M. J. Roberts (eds.). pp 25-69. *Primary productivity of grass ecosystems of the tropics and sub-tropics*. Chapman y Hall, London, UK.
- MCNAUGHTON, S. J., F.F. BANYIKWA. Y M. MCNAUGHTON  
 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology*, 79 (2): 587-592.
- MILCHUNAS, D. S. Y W.K. LAUENROTH  
 1989. Three dimensional distribution of vegetation to grazing and topography in the shortgrass steppe. *Oikos*, 55: 82-86.
- OESTERHELD, M.  
 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92: 313-316.
- OESTERHELD, M. Y S.J. MCNAUGHTON  
 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia*, 88: 153-156.
- PANDEY, C. B. Y J.S. SINGH.  
 1991. Influence of grazing and soil conditions on secondary savanna vegetation in India. *Journal Vegetatio Science*, 2: 95-102.
1992. Influence of rainfall and grazing on belowground dynamics in a dry tropical savanna. *Canadian Journal of Botany*, 70: 1885-1890.
- RAMIA, M.  
 1972. Cambios en la vegetación de las sabanas del Hato El Frío (Alto Apure) causado por diques. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 30 (124-125): 57-90.
- RUESS, R. W.; MCNAUGHTON, S. J. Y COUGHENOUR, M. B.  
 (1983). The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an east African sedge. *Oecologia*, 59: 253-261.
- SAN JOSE, J. J. Y E. MEDINA  
 1977. Producción de materia orgánica en la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 134: 75-100.

SARMIENTO, G.

1984. *The ecology of Neotropical savannas*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

SARMIENTO, G. Y R. VERA

(1979). Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 136:5-41.

SAS INSTITUTE INC

1995. Users's guide, version 5 edition: SAS Inst. Inc., Cary, NC.

SIMS, P. L. Y J.S. SINGH

1978. The structure and function of ten western North American grasslands. II. Intra-seasonal dynamics in primary producer compartments. *Journal of Ecology*, 66: 547-572.

SINGH, J. S., A.S. RAGHUBANSHI, R.S. SINGH Y S.C.

SRIVASTAVA

1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrient in dry tropical forest and savanna. *Nature*, (London), 338:499-500.

SNEDECOR, G. W. Y W.C. COCHRAN

1980. *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.

TEJOS, R. R. SHARGEL Y F. BERRADE

1990. Características y perspectivas de utilización de sabanas neotropicales en Venezuela. En: Sarmiento G. (comp.). *Las Sabanas Americanas*. pp.163-190. Centro de Investigaciones de los Andes Tropicales. Fac. Ciencias, Univ. Los Andes, Venezuela.

ZHANG, J. Y J.T. ROMO

1994. Defoliation of a northern wheatgrass community: Above and belowground phytomass productivity. *J. Range Management*, 47 (4): 279-284.