

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
Facultad de Ciencias  
Postgrado en Ecología Tropical  
Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales  
CIELAT

**Funcionamiento y diversidad  
de Ecosistemas de Sabanas  
en los Llanos Occidentales de  
Venezuela, Estado Barinas**

Tesis para optar al Título de Magister Scientiae

Presentado por: Amparo Castillo G.

Tutor: Dr. Guillermo Sarmiento

Mérida, Marzo de 1995

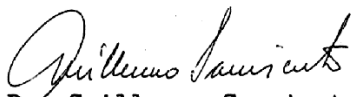
## VEREDICTO

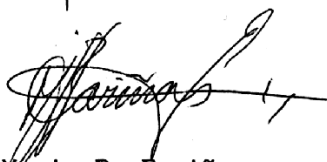
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por **CASTILLO GONZALEZ AMPARO STELLA**, para optar al título de **Magister Scientiae** en **Ecología Tropical** y que se titula:

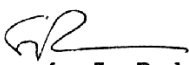
**FUNDAMENTO Y DIVERSIDAD DE ECOSISTEMAS DE SABANAS EN LOS LLANOS DE VENEZUELA, ESTADO BARINAS.**

hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy 16-03-95, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Guillermo Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION.**

  
Dr. Guillermo Sarmiento  
Tutor

  
Dr. Mario R. Farifias  
Jurado

  
Dr. Fermín J. Rada  
Jurado

Yannine Z.  
16-03-95.-

## CONTENIDO

RESUMEN

AGRADECIMIENTOS

|  |       |
|--|-------|
| 1. INTRODUCCION.....   | 1-3   |
| 1.1 OBJETIVOS.....   | 4     |
| 1.1.1 GENERAL  |       |
| 1.1.2 ESPECIFICOS  |       |
| 1.2 INTERROGANTES .....  | 5-7   |
| 1.2.1 GENERAL  |       |
| 1.2.2 ESPECIFICOS  |       |
| 2. ANTECEDENTES  |       |
| 2.1 ASPECTOS GENERALES DE LOS ECOSISTEMAS DE<br>SABANA.....                      | 8-11  |
| 2.2 CARACTERISTICAS DE LOS SUELOS.....   | 12-13 |
| 2.3 FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS: EL CASO<br>PARTICULAR DE LAS SABANAS..... | 13-30 |
| 2.3.1 CICLADO DEL NITROGENO Y DEL CARBONO  |       |
| 2.3.2 RESPIRACION Y MICROORGANISMOS DEL SUELO                                    |       |
| 2.3.3 CONTENIDOS DE NITROGENO MINERAL  |       |
| 2.3.4 MINERALIZACION E INMOVILIZACION DEL N POR<br>MICROORGANISMOS               |       |
| 2.3.5 NITRIFICACION  |       |
| 2.4 DIVERSIDAD ESPECIFICA Y FUNCIONAL EN ECOSISTEMAS<br>DE SABANA.....           | 31-37 |
| 3. AREA DE ESTUDIO   |       |
| 3.1 LAS SABANAS DEL PIEDEMONTE EN LOS LLANOS<br>OCCIDENTALES.....                | 38-43 |
| 3.2 CARACTERISTICAS DE LOS SITIOS DE ESTUDIO.....                                | 44-48 |

|                                 |       |
|---------------------------------|-------|
| 4. METODOLOGIA                  |       |
| 4.1 FASE DE CAMPO.....          | 49-50 |
| 4.2 FASE DE LABORATORIO.....    | 51-54 |
| 4.3 PROCESAMIENTO DE DATOS..... | 55-60 |

## RESULTADOS Y DISCUSION

|   |         |
|---|---------|
| 5. CONDICIONES EDAFICAS                             |         |
| 5.1 CACTERIZACION FISICO-QUIMICA DE LOS SUELOS..... | 62-66   |
| 5.2 ORDENAMIENTO Y CLASIFICACION.....               | 66-80   |
| 6. FUNCIONAMIENTO                                   |         |
| 6.1 RESPIRACION EDAFICA.....                        | 81-85   |
| 6.2 CONTENIDOS DE AMONIO Y NITRATO.....             | 85-91   |
| 6.3 TASAS DE MINERALIZACION Y NITRIFICACION.....    | 91-96   |
| 6.4 ORDENAMIENTO Y CLASIFICACION.....               | 96-117  |
| 7. COMPOSICION FLORISTICA Y DIVERSIDAD              |         |
| 7.1 COMPOSICION-INDICES DE DIVERSIDAD.....          | 118-122 |
| 7.2 ORDENAMIENTO COMPOSICION FLORISTICA.....        | 122-125 |
| 7.3 RELACION COMPOSICION- DIVERSIDAD.....           | 126-128 |
| 8. INTERRELACIONES                                  |         |
| 8.1 SUELO-DIVERSIDAD-MANEJO .....                   | 129-132 |
| 8.2 FUNCIONAMIENTO-DIVERSIDAD-MANEJO.....           | 132-135 |
| 8.3 SUELO-FUNCIONAMIENTO.....                       | 135-141 |
| 8.4 INTERRELACION ENTRE TODAS LAS VARIABLES....     | 141-146 |

## CONCLUSIONES

|                           |         |
|---------------------------|---------|
| 9. CONCLUSIONES           |         |
| 9.1 SUELOS.....           | 148-150 |
| 9.2 FUNCIONAMIENTO.....   | 151-159 |
| 9.3 DIVERSIDAD.....       | 159-162 |
| 9.4 INTERRELACIONES.....  | 162-175 |
| 9.5 CONCLUSION FINAL..... | 175-177 |

## BIBLIOGRAFIA

## ANEXOS

## RESUMEN

El objetivo principal de este estudio ha sido el de analizar las posibles relaciones entre el funcionamiento (mineralización, nitrificación y respiración edáfica) y la diversidad específica y funcional en sabanas de diferentes características ecológicas y ambientales y sometidas a diferentes manejos. El estudio funcional y el análisis químico de los suelos fueron realizados en las dos épocas del ciclo climático, comparando 10 sabanas localizadas en los Llanos Occidentales de Venezuela, en el Estado Barinas, que presentaban marcados contrastes en la disponibilidad de agua y de nutrientes, así como en su historia y manejo actual. La riqueza florística, las frecuencias de las especies y los índices de diversidad específica y funcional de cada sabana, fueron obtenidos en la época de lluvias a partir de censos con cuadrados de 0.5 m<sup>2</sup>, distribuidos en 100 puntos dentro de cada parcela.

Los resultados obtenidos sobre las condiciones de los suelos, las variables funcionales y de composición florística se sometieron a Análisis de Componentes Principales, sobre los que se superpusieron los índices de diversidad específica y funcional, así como las formas de manejo. Además de estos análisis de ordenamiento se hicieron también análisis de agrupación (Cluster analysis) con las variables de suelo y las funcionales. De igual manera se corrió un análisis de correlación entre dichas variables.

Los resultados pusieron de manifiesto las diferencias y semejanzas en las condiciones edáficas y en las variables funcionales de los ecosistemas estudiados, con la conformación de varios grupos de afinidad. De otra parte se encontró una fuerte relación entre el funcionamiento y los suelos, presentándose alta correlación positiva entre los contenidos de N, P, C, CRH, CC y las tasas de nitrificación, y una correlación negativa entre el contenido mineral (Mg, K, Ca) y las tasas de mineralización. También se estableció el efecto del manejo sobre las distintas relaciones, postulándose el posible rol que la diversidad representa frente a las presiones ambientales y de manejo de estos ecosistemas.

En síntesis, la relación entre la diversidad específica y funcional y el funcionamiento, resultó indirecta, debido a la interacción existente entre las condiciones ambientales, los procesos funcionales y el manejo de las sabanas neotropicales.

## AGRADECIMIENTOS

La culminación de esta tesis no hubiese sido posible sin el apoyo recibido de muchas personas y de entidades durante los 2 1/2 años de estadía en Venezuela. Hago público mi agradecimiento:

Al Centro de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (CDCHT) por la financiación para llevar a cabo el proyecto de Tesis.

A la Red Temática de Pastizales y Sabanas, del Programa de Ciencia Y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) por el subsidio para gastos de estadía durante el desarrollo de la tesis.

A las Directivas y trabajadores del Jardín Botánico de la UNELLEZ, Barinas, particularmente al compañero Jesús Pérez y a la Estación Experimental IREL, Barrancas- Barinas por permitir que parte del trabajo se realizara en sus predios.

A la Universidad de los Andes (Mérida, Vzla), especialmente al servicio de comedor, que hace una gran labor permitiendo a los estudiantes de Postgrado su uso.

Al Laboratorio de Suelos de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales, por el análisis de las muestras. De manera especial a su Director el Dr. Guido Ochoa, por su interés por mi bienestar y trabajo.

Al Doctor Guillermo Sarmiento, por su dedicación, paciencia y magnífica asesoría recibida en el último 1 1/2 año. Además del apoyo invaluable y la confianza que me brindó durante todo el tiempo de mi permanencia en Mérida, como muestra no sólo de su reconocida capacidad profesional, sino de su gran calidad humana.

A los profesores del CIELAT, especialmente a la Dra. Maximina Monasterio, por el estímulo recibido a través de la tenacidad con que desempeña su trabajo, con una visión Ecológica Integral, donde tiene mayor participación el elemento humano.

Miguel Montilla (fallecido), quien siempre será el mejor ejemplo de una persona íntegra, con una asombrosa calidez humana, sin dejar de lado su alto profesionalismo.

A todo el personal de trabajadores del CIELAT y compañeros de Pregrado y Postgrado y a todas las personas que de una u otra manera colaboraron para la realización de esta tesis.

Lina Sarmiento y Dimas Acevedo por la asesoría en el empleo de las distintas técnicas de Determinación de nitrógeno, desarrolladas por ellos para el Laboratorio del CIELAT.

---

David Dugarte y Luis Nieto por la compañía, colaboración y resistencia para escucharme, en el desarrollo del trabajo de campo.

Zulay Mendez y Johnny Marquez, por la ayuda y el interés que me ofrecieron en el trabajo de Laboratorio. Asimismo por su espíritu compañerista, sin el cual habrían sido insostenibles las largas horas en esta labor.

A los compañeros : José Manuel Hernández del Depto de Estadística; Licia Romero, Yannine Zambrano, Marta Elena Ramírez, Heli Saul Rangel, Mercedes Burguera, Sonia Morales y Alexis Zambrano, del CIELAT, Fabiola Montoya del Laboratorio de Fermentaciones, Lewys Martínez del Laboratorio de Ecología de Aguas, por su colaboración en diferentes circunstancias.

Hay un grupo de personas a quienes debo especial gratitud y para los que no tengo palabras que puedan expresar todo lo que siento; por su constante compañía y porque mostraron que la amistad trasciende más allá de las fronteras y de las diferencias de opinión, pasando de ser amigos circunstanciales a los amigos que se llevan en el alma:

Italia Chinapii, de quien siempre recibí apoyo ejemplar para luchar en la vida y salir adelante ante cualquier contratiempo. Porque sin su ayuda, amistad y confianza, no habría llegado a cumplir con este objetivo.

José Ibarra (Pepe), porque más que el compañero de estudios fue el amigo que se desea tener siempre cerca. Dispuesto a colaborar incondicionalmente.

Margarita Molinas (Marga), porque además de toda la colaboración que me brindó para terminar la tesis (elaboración de Análisis estadísticos, Tablas y Figuras) me ofreció su amistad que es lo más valioso, enseñándome que los hechos valen más que las palabras.

Nancy Gavidia, por la amistad, el compañerismo y la constante ayuda que me dió durante estos 2 1/2 años. Por su capacidad para dar a todo el mundo sin hacer diferencias.

Yelitza Acives, quien me brindó su apoyo y amistad en momentos en que más necesité. Por disponer de su tiempo para escucharme.

Lianne Aubert, que fue una mano amiga mucho tiempo y ninguna razón por poderosa que sea es suficiente para olvidar a quienes nos ayudaron en este largo camino.

Bienvenido Santana (Biembo), quien me enseñó que no se debe desconfiar de los amigos, porque solo ellos están cuando todo parece derrumbarse, y así muchas veces lo demostró.

A la familia Infante-González en Caracas quienes además de brindarme apoyo, me acogieron con mucho cariño en su hogar.

A Guillermo López por todo el entusiasmo, valor y aprecio recibido.

A Vilma Jaimes por toda la ayuda que me brindó como compatriota con un gran espíritu compañerista y por su amistad.

En Colombia, mi tierra querida, extendiendo mis agradecimientos para mis Padres (Héctor y Fanny), mis hermanos ("Tito" y Edward) y demás familia, particularmente a mis primas Helena y Cristina, por el apoyo que me dieron para seguir adelante. Igualmente a mis amigos Myriam Hernández, Pedro Sánchez, Ana L. Prieto y Germán Gómez, por la colaboración y apoyo ofrecido durante este tiempo.

A Luis José, por esa maravillosa época color de rosa, sin la cual nada habría sido completo, el poder sentir y dar amor es suficiente motivo en la vida...

## 1. INTRODUCCION

Las características únicas de las sabanas tropicales, donde se presentan una serie de interrelaciones de los factores bióticos y abióticos con procesos funcionales determinados por el ambiente de las zonas tropicales de clima alternante, hacen que estos ecosistemas muestren una gran originalidad ecológica.

Las fuerzas ambientales que han operado sobre dichos sistemas han hecho que sus especies "adopten" estrategias que responden a un medio pobre en nutrientes, con grandes fluctuaciones anuales en el recurso hídrico y sometido a quemadas frecuentes.

A lo largo de gradientes de humedad determinados por la posición topográfica y por distintas condiciones de los suelos, se establecen diferentes ecosistemas de sabanas, cada uno de ellos con una funcionalidad propia que conlleva a ciertas pautas de manejo. La actividad predominante en las sabanas llaneras ha sido el pastoreo extensivo, regulado mediante el empleo del fuego como una herramienta de manejo del recurso forrajero; no obstante son pocos los estudios acerca del efecto de este manejo sobre el funcionamiento y la diversidad de estos ecosistemas.

El desconocimiento de las consecuencias del uso sobre los procesos funcionales puede ocasionar una mala utilización de los recursos, induciendo un deterioro ambiental con pérdidas importantes de biodiversidad específica y funcional. Por supuesto el deterioro de los ecosistemas se va a reflejar de inmediato en una menor calidad de vida para los habitantes de estas zonas rurales.

Las sabanas tropicales constituyen los ecosistemas más representados en una amplia región colombo-venezolana: los Llanos del Orinoco, donde se ha producido un acentuado aumento poblacional en las últimas décadas, con una intensificación importante en el uso de los recursos naturales, lo que sugiere la conveniencia de emprender trabajos que amplíen el conocimiento del funcionamiento de estos ecosistemas, particularmente de las formas más generalizadas de manejo y su relación con los cambios funcionales a lo largo del año, con la biodiversidad y con su estabilidad a largo plazo.

El presente estudio pretende analizar las complejas interacciones entre funcionamiento y diversidad de ecosistemas de sabana. Para ello se tomó dentro de una región climáticamente homogénea, un conjunto de sabanas en diferentes condiciones de hábitat y de utilización, relacionando algunos procesos funcionales implicados en los ciclos del carbono y del nitrógeno, como la mineralización, nitrificación y respiración

edáfica, con la diversidad específica y funcional de las especies vegetales de estos ecosistemas y con las formas de manejo a que han estado sometidos.

Como se trata de un estudio comparativo del comportamiento funcional de diferentes ecosistemas, en lugar de efectuar el análisis funcional bajo condiciones de campo, se decidió hacer las mediciones de la evolución del CO<sub>2</sub> (respiración del suelo) y las incubaciones para analizar la mineralización del nitrógeno, en el laboratorio, para homogenizar así las condiciones experimentales y disminuir la variabilidad en los resultados, propia de los experimentos de campo.

## **1.1 OBJETIVOS**

### **1.1.1 GENERAL**

-Relacionar los principales procesos funcionales implicados en el ciclo del Carbono y del Nitrógeno del suelo: mineralización , nitrificación y respiración edáfica, con la diversidad específica y funcional de las especies vegetales, en ecosistemas de sabanas bajo diferentes condiciones de hábitat y manejo.

### **1.1.2 ESPECIFICOS:**

-Determinar los cambios que se presentan en los procesos de mineralización, nitrificación y respiración edáfica en sabanas con diferentes condiciones hídricas y de nutrientes.

-Explorar las variaciones en los procesos funcionales debidos a la estacionalidad climática en las sabanas.

-Encontrar si hay diferencias en los procesos funcionales, en sabanas sometidas a diferente manejo.

-Analizar los posibles efectos de las condiciones hídricas de los distintos ecosistemas de sabana en la diversidad específica y funcional de las especies vegetales.

-Encontrar la relación entre las diversidades y las condiciones nutricionales (fertilidad del suelo) de estos ecosistemas de sabana.

-Detectar los cambios en diversidad ya sea específica o funcional con relación a las diferentes formas de manejo.

## 1.2 INTERROGANTES

-Es posible establecer alguna relación estadística o causal, entre funcionamiento del ecosistema y alguna de sus diversidades ?

-El funcionamiento y la diversidad de las sabanas dependen en primer término del factor hídrico ?

-Además del factor hídrico, el funcionamiento y la diversidad de una sabana dependen de la disponibilidad de nutrientes ?

-Todo cambio en la diversidad del ecosistema, aún bajo las mismas condiciones de hábitat y de manejo, se reflejará en un cambio funcional ?

-El manejo a que están sometidas las sabanas influye sobre los procesos funcionales y sobre la diversidad ?

-Disminuir la diversidad funcional de un ecosistema implica disminuir la eficiencia en el uso de alguno de los recursos, es decir, hay un cambio funcional negativo ?. Ejemplo: sabana herbácea comparada con una arbolada.

-Cuanto más desfavorables se vuelvan las condiciones hídricas (más extremas, mayor sequía), aunque no puedan predecirse los cambios en diversidad específica, se limitarán los procesos funcionales por pérdidas de recursos?

-Bajo condiciones desfavorables de nutrientes, no es posible hacer predicciones en cuanto a la diversidad específica, pero al igual que en el caso precedente se limitarán los procesos funcionales ?.

-En una sabana en particular, se presentan cambios funcionales profundos entre las dos estaciones hídricas del año. Durante la estación seca los procesos funcionales del suelo: mineralización del carbono y del nitrógeno en particular, disminuirán por condiciones hídricas limitativas?.

-Las tasas de mineralización del Carbono y del Nitrógeno, como parámetros fundamentales en el funcionamiento de los ecosistemas, serán diferentes en cada uno de los sitios, en función de las características del hábitat y del manejo ?.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 ASPECTOS GENERALES DE LOS ECOSISTEMAS DE SABANA

Las formaciones de sabana constituyen una parte sustancial de la cobertura vegetal de los trópicos americanos (Sarmiento 1983 a), considerándose únicas desde el punto de vista ecológico y fitogeográfico. Los ecosistemas de sabana son esencialmente el resultado de las interacciones entre el agua y la disponibilidad de nutrientes; con una amplia estacionalidad y baja fertilidad de los suelos como comunes denominadores de todas estas áreas (Sarmiento 1983 a; Medina 1987; Holt & Coventry 1990).

La distinción entre sabanas húmedas que ocurren en climas en que alternan humedad y sequía, y sabanas secas en climas semiáridos de Africa y Australia, no es aplicable a las sabanas tropicales de América (Sarmiento 1992) porque aquí no existen sabanas en climas secos. Desde el punto de vista ecológico las sabanas neotropicales han sido divididas en 4 grandes categorías de acuerdo a la estacionalidad del ecosistema: semiestacionales,

estacionales, hiperestacionales y esteros; la ocurrencia de cada tipo depende del clima y del material parental pero es la situación topográfica, la variable de mayor importancia (Sarmiento 1983 a).

Las variaciones estacionales e interanuales en la precipitación son determinantes en el funcionamiento de las sabanas. Es posible relacionar las variaciones fisionómicas y de la diversidad en la vegetación de sabanas con las variaciones en los procesos funcionales. Sin embargo, las correlaciones entre la precipitación, la fisiografía, el tipo de suelo y la vegetación son muy laxas (Menaut et al.1985).

Los cambios hídricos en el espacio y tiempo, tienen efectos dramáticos para los organismos vivos y para la transformación y disponibilidad de los nutrientes, y consecuentemente los tipos de vegetación se relacionan con los regimenes de agua del suelo (Menaut et al. 1985). Los contrastes térmicos diarios son mayores y los anuales menos variados en los trópicos húmedos; bajo tales circunstancias son numerosas las posibilidades fenológicas y numerosos rangos de ciclos de vida y estrategias de acuerdo a las características de cada especie (Sarmiento & Monasterio,

1983). La heterogeneidad espacial y temporal es ciertamente responsable de algunas características funcionales tales como las altas tasas de remoción de la materia orgánica y la entrada de nutrientes a las plantas (Menaut et al. 1985).

Además de los factores ambientales determinantes en la diferenciación de los ecosistemas de sabana, están otros factores tales como: frecuencia de fuegos, intensidad de herbivoría y prácticas del manejo de la tierra (Medina 1987), que amplían este rango. El pastoreo es una de las formas de uso de la tierra más extendida en los trópicos de Sur América, pero gramíneas pobremente adaptadas, la infertilidad de suelos y el sobrepastoreo han llevado en muchos casos a la degradación y erosión del suelo (Scholes & Sánchez 1990), con una sustancial baja de nutrientes (Lamotte & Bourliere, 1983; Holt & Coventry 1990). Asimismo, la calidad del sustrato, dependiente en parte de la intensidad del pastoreo, va a influir en los procesos funcionales (la extensión de la mineralización neta o en la inmovilización del N) (Seagle & Mc Naughton 1992).

El papel del fuego en el funcionamiento de las sabanas, ha sido ampliamente analizado por varios autores

(Singh et al. 1991; Holt & Coventry 1990) y en particular para las sabanas venezolanas con relación a la composición florística (Sarmiento 1983; Fariñas & San José. 1987; Silva et al. 1991). Todos coinciden en su importancia en la disponibilidad de nutrientes y en una más rápida mineralización de la materia orgánica; así como en su efecto en el mantenimiento de una alta diversidad de gramíneas.

No obstante también se producen pérdidas en algunos nutrientes por quemas regulares (Holt & Coventry. 1990) y en algunos casos es recomendable dejar intervalos de tiempo entre quemas sucesivas para evitar el empobrecimiento del ecosistema, como lo sugieren Pivello & Coutinho (1992) para una sabana del Brasil (campo-cerrado).

Por consiguiente el tipo de presión impuesto por el régimen de humedad, sumado a las otras fuerzas externas que operan en el funcionamiento de los ecosistemas de sabana, ha permitido que las especies con una larga evolución con esos sistemas presenten adaptaciones de respuesta a los cambios (Sarmiento & Monasterio 1983), y se encuentre en las sabanas una flora relativamente rica.

## 2.2 CARACTERISTICAS DE LOS SUELOS DE SABANAS

El deficit de nutrientes, característico en las suelos de sabanas, ha sido ampliamente expuesto por varios autores ( Sarmiento & Monasterio. 1983; Menaut et al. 1985; Singh, J.C et al. 1989; Holt & Coventry 1990; Sarmiento 1992; Seagle & Mc Naughton. 1992).

En particular para las sabanas del neotrópico. Medina (1987) en su trabajo sobre los requerimientos, conservación y ciclos de nutrientes en el estrato herbáceo de las sabanas, argumenta que la baja disponibilidad de nutrientes en las plantas es un mecanismo de conservación de estos. Asimismo señala la necesidad de un monitoreo del contenido de nutrientes en sabanas naturales y disturbadas, para un mejor manejo.

Silva & Sarmiento (1976) analizan los factores edáficos y su influencia en la composición de las sabanas de Barinas, encontrando que diferentes tipos de sabanas caracterizan a las distintas unidades edáficas. Por otra parte, en un gradiente vegetacional bosque-sabana dentro de una sabana protegida del fuego y pastoreo, en los llanos de

Venezuela, García-Miragaya & Cáceres (1990), encontraron un incremento significativo de materia orgánica en los suelos del bosque y del ecotono, con respecto a los de la sabana, estos últimos presentaban también menor contenido en bases cambiables y capacidad de intercambio catiónico. Estos autores concluyen en la importancia de relacionar los suelos con los procesos de ciclado de nutrientes, para esclarecer las diferencias encontradas entre sabana y bosque.

## **2.3            FUNCIONAMIENTO            DE ECOSISTEMAS :            EL            CASO PARTICULAR SABANAS**

### **2.3.1 CICLAJE DEL NITROGENO Y DEL CARBONO.**

El ciclado de nutrientes en todos los ecosistemas es el efecto de la combinación de procesos biológicos y físicos. Sin embargo, la relativa importancia de estos procesos varía considerablemente en función del clima, del suelo, la vegetación y las prácticas de manejo. Los procesos físicos participan en el ciclado de nutrientes incluso en la mineralización de la materia orgánica y su

inmovilización, así como en las pérdidas de nutrientes en el suelo por lavado y/o erosión y las entradas como resultado de aportes atmosféricos (Holt & Coventry 1990; Menaut et al. 1985).

La cantidad de nitrógeno disponible para las plantas en las sabanas es función de la tasa a la cual el N orgánico es mineralizado por los microorganismos del suelo (Bate 1981), cuando hay agua disponible. Las características del suelo no depende solo del material parental sino de otros factores (lavado, erosión). La estacionalidad en la producción y mineralización son características principales que necesitan ser tomadas en cuenta para establecer el ciclo de energía y entender el funcionamiento del ecosistema (Clark & Roswall. 1981):

El Nitrógeno en el suelo puede presentar amplias variaciones estacionales y aunque el crecimiento responda a la oferta de N, las limitaciones estacionales del N mineral en un sistema estable pueden causar la limitación temporal de la producción primaria.

### 2.3.2 RESPIRACION Y MICROORGANISMOS DEL SUELO

La actividad microbiana depende de varios factores, pero entre los mas importantes están la cobertura vegetal y el contenido de C orgánico del suelo. La estacionalidad del clima tiene mucha influencia sobre los microorganismos y su actividad. La retención del C vegetal sobre la superficie, o principalmente dentro del suelo, es la mayor fuente de energía para los descomponedores primarios. La actividad microbiana también es afectada por factores ambientales tales como el agua aprovechable, el oxígeno y la temperatura. Por ello, sobre una base energética el crecimiento microbiano, la respiración y varios procesos de mantenimiento resultan centrales para entender la naturaleza y extensión del ciclo de nutrientes en los ecosistemas terrestres (Clark & Roswall 1981).

De Boissezon (1981), estudió las fluctuaciones estacionales de la actividad biológica en varios suelos y encontró menor producción de CO<sub>2</sub> en suelos erodados. Asimismo, este autor encuentra que en sabanas sometidas a quemas hay un descenso, pero no inmediatamente después del fuego, lo cual es efecto de las pérdidas de hojarasca.

De igual manera las mediciones de la evolución del CO<sub>2</sub> del suelo pueden ser usadas para estimar la cantidad de C orgánico mineralizado por los microorganismos del suelo. Un estudio completo se llevó a cabo en las sabanas tropicales de Lamto en Costa de Marfil, donde la salida de CO<sub>2</sub> por unidad de materia seca permaneció proporcional a la cantidad de C orgánico en la muestra. Asimismo, se determinó la tasa de mineralización del C en los suelos de Lamto, y encontró que las adiciones de NH<sub>4</sub> decrecen las tasa de CO<sub>2</sub> y concluye que en esas sabanas el mayor limitante es el C y no el N (Kaiser 1981).

Holt & Coventry (1990), también encontraron que la producción de CO<sub>2</sub> del suelo era un buen indicador de las tasas de descomposición, y asumiendo una correspondencia funcional entre C y otros nutrientes, mostraron la importancia de los microorganismos en el ciclado de nutrientes en ecosistemas de sabana.

Por otra parte, Harris & Riha (1991) en su estudio sobre la evolución del CO<sub>2</sub> medida en 5 días para la determinación de C mineralizable y tasas constantes de N-NH<sub>4</sub> y N-NO<sub>3</sub>, en 4 plantaciones en N.Y, encontraron una relación inversa entre el CO<sub>2</sub> respirado y la mineralización

neta en la especie Robinia pseudoacacia en otoño y verano, sugiriendo que la disponibilidad del C está controlando el ciclaje de N en este período. La actividad microbiana también fue estimulada por la adición de C labil reciente, las tasas de respiración aumentaron (129 mg/gr de M.O en 20 días) y la mineralización neta fue 78% menor que la incubación en los meses anteriores. Estos resultados los asocian con la inmovilización del N en estos meses.

De los trabajos realizados en Venezuela, Maldonado (1991), en su estudio en las sabanas de Barinas, mediante cortes simuló el efecto del sobrepastoreo y entre los procesos funcionales determinó la respiración edáfica. Encontró que la actividad respiratoria fue alta inmediatamente después del corte y luego declina. Medina (1969) midió la respiración edáfica, producción de hojarasca y productividad vegetal en islas de bosques de los Llanos Centrales de Venezuela y determinó la existencia de una relación entre estacionalidad climática y respiración del suelo, con valores máximos en lluvias ( $532\text{mg/kg}\cdot\text{m}^2$ ) y mínimos en sequía ( $257\text{mg/Kg}\cdot\text{m}^2$ ), lo cual atribuye a la mayor actividad microbiana, al inicio de las lluvias, en la descomposición de la hojarasca caída durante la sequía.

### 2.3.3 CONTENIDOS DE NITROGENO MINERAL

Generalmente el N-NO<sub>3</sub> es menor que el contenido de N-NH<sub>4</sub> porque el amonio es tomado rápidamente por las plantas y así ocurre poca nitrificación, además el NO<sub>3</sub> es mucho más móvil y tiene más riesgos de pérdidas (Woodmansee et al. 1981).

Jarvis & Barraclough (1991), observando las variaciones en el N mineral en pastizales, encontraron mayores contenidos de amonio aún bajo diferentes entradas de fertilizante a estas zonas pastoreadas.

Scholes & Sánchez (1990) sugieren que las tasas de mineralización en incubación son mayores a las de nitrificación, debido a la gran acumulación de amonio que se presenta en las incubaciones.

Por otra parte en trabajos en las zonas templadas, también se presentan mayores valores de N-NH<sub>4</sub>, como lo indica Vitousek et al (1985) en una plantación de pino, donde estos contenidos fueron más altos en parcelas cosechadas y con alta preparación.

#### 2.3.4 MINERALIZACION E INMOVILIZACION DEL N POR MICROORGANISMOS

En la mayoría de los sistemas terrestres el flujo de C y N está estrechamente interrelacionado. Generalmente el N mineral no se acumula en pastizales no disturbados o en bosques, siempre que la entrada de C sea alta y el N no sea el elemento limitante en la descomposición. Por consiguiente se dificultan las mediciones de tasas de mineralización neta y de inmovilización (Paul & Juma 1981).

Las plantas y los microorganismos toman el N mineral simultáneamente durante los períodos de crecimiento de las plantas. En pastizales la captabilidad por las plantas y los microorganismos excede generalmente la mineralización potencial (Woodmansee et al. 1981).

Existen varios trabajos sobre los procesos de mineralización del N, en bosques y en sabanas de la India y Africa (Menaut et al. 1985, Singh et al 1989-1991, Raghubanshi 1992), así como en bosques y praderas de zonas templadas y bosques tropicales lluviosos (Robertson 1982, Vitousek 1982-1985). Sin embargo, en las sabanas neotropicales estos procesos han sido apenas estudiados.

Maldonado (1991), determinó tasas de amonificación y nitrificación en su estudio en las sabanas de Barinas, para ver la influencia de las prácticas de manejo en la fertilidad de las sabanas; y concluye que el corte favorece la mineralización neta, la nitrificación, así como las concentraciones de amonio y nitrato del suelo.

Scholes & Sánchez (1990) determinaron las tasas de mineralización del N y de nitrificación en campo y laboratorio (incubaciones), para ultisoles de una pastura (Brachiaria humidicola) del trópico húmedo en el Amazonas. Las tasas en las pasturas resultaron bajas comparadas con otros tipos de manejo.

Por su parte Seagle & Mc Naughton (1992) en sabanas de Serengeti (Tanzania), encuentran que la calidad del sustrato, la cual depende de las diferencias en la intensidad de pastoreo tanto en las regiones de gramíneas bajas como altas, influye en la extensión de la mineralización neta o de la inmovilización. Los patrones temporales biológicamente explicables relacionan la variación espacial en la dinámica del N con factores como el disturbio.

Singh et al. (1989), en sabanas de la India, observan que la biomasa microbiana declina cuando la mineralización del N incrementa, lo cual evidencia la función de la biomasa microbiana en la acumulación y conservación de nutrientes. Igualmente Singh et al. (1991) en pastizales de la India, encuentran un incremento en la tasa anual de mineralización por quema y pastoreo, así como un patrón estacional, con un máximo en la época de lluvias. Evidentemente la mineralización del N está limitada por la humedad del suelo. Sin embargo, la disminución de la mineralización del N en la sequía, no necesariamente indica ausencia de mineralización. Durante este período la toma de nutrientes por las plantas se reduce, entonces el N mineral se inmoviliza en la biomasa microbiana o se acumula en el suelo como N inorgánico.

Hatch et al. (1991) en un estudio de incubaciones de campo, en Hurkey, Berkshire, encontraron que la mineralización neta parece seguir patrones similares a los cambios en el contenido de N mineral del suelo, particularmente en el fertilizado pero no hay correlaciones significativas en ninguno de los tratamientos.

Para las sabanas de Lamto en Costa de Marfil, De Rham (1974), trató de encontrar las posibles causas de las bajas

tasas de mineralización en este ecosistema (2 Kg/ha/año) comparado con el bosque de galería (30Kg/ha/año). Se sugieren dos hipótesis:

1) Ausencia de hojarasca sobre estos suelos de sabana y el poco material vegetal que llega al suelo se quema antes de descomponerse. Sin embargo, la mortalidad periódica de raíces de gramíneas debe aportar bastante N mineral, entonces otros factores explicarían la pobreza. La temperatura del horizonte superficial del suelo luego del fuego llega a 50 C y el contenido de humedad es muy bajo, influyendo negativamente en la producción del N.

2) Antagonismo de las gramíneas y bacterias del suelo, con una influencia depresiva de las gramíneas (dos especies de *Hyparrhenia*). Pero otros autores concluyen que son las bacterias nitrificadoras que no soportan las condiciones del medio y no se desarrollan en el suelo con gramíneas. En general es difícil relacionar el bajo contenido en N mineral con la producción primaria tan alta de las sabanas.

El efecto de la topografía sobre la mineralización lo estudió Raghubanshi (1992). Los nutrientes del suelo y las tasas de mineralización fueron medidos en 3 secuencias topográficas (base, media y cima) en un bosque seco en la India. Las tasas variaron entre 0-33 ppm/mes. Este estudio

ayudó a interpretar los patrones de mineralización del N a lo largo de una catena de suelo. Dentro del ecosistema bosque la mineralización del N y la nitrificación decrecieron a menor pendiente; las diferencias las relacionan con la distribución del substrato, así como con el contenido total de C y N del suelo. Asimismo Zak & Grical (1991) comparando el bosque en tierras altas con el ecosistema de pantano en Minesota, encuentran que en éste último fue menor la mineralización (1.59 mgN/m<sup>2</sup>/año) y menor la relación C:N, lo cual sugiere que la limitante es la inundación estacional y la calidad de la materia orgánica. El C y N microbiano fueron más altos en la zona pantanosa de los bosques. Se puede argumentar que las tasas de mineralización alcanzan un máximo cuando la biomasa microbiana es mínima y las tasas de inmovilización son bajas. Sin embargo los datos no concuerdan con este patrón, pues en el inicio del verano cuando las tasas fueron altas no ocurrieron los menores contenidos de C y N, pero los resultados sugirieron una relación positiva entre las tasas de mineralización y la biomasa microbiana.

Por otro lado, en el trabajo de Marrs et al. (1988) se analizan los cambios de la mineralización del N a lo largo de un transecto altitudinal en un bosque lluvioso de Costa

Rica. El contenido de humedad, el N, el C total, el P, el Ca, Mg y el N-NH<sub>4</sub> incrementaron con la altitud y el Cu extractable y el N-NO<sub>3</sub> decrecieron con la altitud.

Tabla 1. Variación en un gradiente altitudinal en Costa Rica, de algunos parámetros edáficos.

| variable                 | 100 msnm       | 1500msnm | 2600 msnm               |
|--------------------------|----------------|----------|-------------------------|
| CRH (%)                  | 4.2            |          | 80                      |
| N - C (mg/g)             | 4.1 - 41.1     |          | 19.2 - 253.4            |
| K-Ca-Zn-Mg<br>(mg/g)     | 110-147-0.9-40 |          | 1305-1800-<br>6.6- 4.66 |
| Na (mg/g)                | 24             | 77       |                         |
| N-NH <sub>4</sub>        | 5              |          | 24                      |
| N-NO <sub>3</sub> (mg/g) | 11.6           |          | 1.5                     |

Ellos encuentran que la mineralización fue grande en suelos de altitud, lo cual implica que la estructura del suelo y la aireación pueden ser uno de los mayores limitantes de la mineralización del N en bosques montanos,

donde los suelos son muy húmedos, con un contenido de humedad del 80%. La correlación entre las tasas de mineralización del N, mejoradas por otros factores químicos del suelo, sugiere la correlación positiva entre el N disponible y la calidad del substrato (N total, C total, Ca, Mg, K); y la correlación negativa con el pH, Cu, Mn puede indicar un efecto interactivo del pH y el encharcamiento. Estos resultados sugieren un posible efecto de retroalimentación restringiendo la mineralización del N a altitudes donde el  $N-NH_4$  es alto, o que la denitrificación en tierras bajas reduce el capital de N mineral, donde la tasa de mineralización es también alta. Además las tasas de nitrificación se incrementaron por adición de substratos, mostrando que están limitadas por la calidad de éste.

En los bosques tropicales lluviosos se han llevado a cabo otros trabajos sobre mineralización del N, entre los que se destacan los de Robertson (1984), donde dos hipótesis fueron puestas a prueba, en un estudio en seis puntos de un bosque lluvioso en la Estación Biológica de La Selva (Costa Rica): - La mineralización del N y la nitrificación cambian de una manera drástica en bosques sucesionales húmedos de zonas bajas.- La nitrificación es

regulada por el  $N-NH_4$  disponible en todos los puntos a lo largo de las etapas de sucesión. Se encuentran tasas de mineralización entre 39-99 ppm\*mes. Aquí, la calidad del sustrato tiene un papel importante en los patrones de mineralización en estas etapas sucesionales. Si la vegetación cortada es de baja calidad (alto C:N o alta lignina), poca cantidad de N estará disponible para la mineralización en sucesiones tempranas, de modo que cantidades de N mineral serían inmovilizadas en la biomasa microbiana en lugar de ser nitrificadas.

Asimismo, Marrs et al. (1991) en suelos de bosques de tierra firme y suelos de sabana en Maracá, Brasil, encuentran que las tasas de mineralización del N y nitrificación en los suelos del bosque de tierra firme fueron similares a los encontrados en otros estudios de bosque y muestran cambios estacionales similares (Tabla 2). También encuentran que al cambiar la vegetación de bosque por sabana hay reducción en las tasas de mineralización y nitrificación todo el tiempo. Durante la estación húmeda, las tasas en arbustales y suelos de sabana fueron negativas, evidenciando una neta inmovilización de N. En Maracá las tasas fueron limitadas en las dos estaciones y la principal fase de mineralización y nitrificación fue en

el período de transición sequía-lluvia. Esta discrepancia con otros estudios la explican como el resultado de diferencias en la distribución de las lluvias.

Tabla 2. Valores de tasas de mineralización en algunos bosques lluviosos tropicales.

| Localidad               | tasa de mineralización<br>(microg/g*30días) | referencia |
|-------------------------|---|------------|
| La Selva, C.Rica        | 40-81                                       | *1         |
| La Selva, C.Rica        | 56-83                                       | *2         |
| La Selva, C.Rica        | 81  | *3         |
| Turrialba, C.Rica       | 57-146                                      | *2         |
| Tierra firme,<br>Panamá | 17-41                                       | *2         |
| Brasil                  | 26-34                                       | *2         |
| Venezuela(oxisol)       | 14  | *4         |
| (ultisol)               | 2   | *4         |
| Maracá, Brasil          | 9-40  |            |

\*1 Vitousek & Denslow (1988); \*2 Vitousek & Matson (1988) Marrs et al. (1988); \*4 Montagnini & Buschbacher (1989).

### 2.3.5. NITRIFICACION

La relación entre las tasas de nitrificación y los contenidos de  $\text{NH}_4$  disponible ha sido ampliamente evidenciada en los estudios de Robertson (1984) y Marrs et al. (1988), que encontraron una alta correlación entre las tasas de nitrificación (incubación en laboratorio) y la adición de  $\text{N-NH}_4$ . Igualmente, Pastor et al. (1984) encuentran que las diferencias en la nitrificación parecen estar relacionadas con la disponibilidad de fosfato y  $\text{N-NH}_4$ .

Vitousek et al. (1982) en su estudio en 17 bosques en Norteamérica, también encuentra esta relación positiva con los contenidos de  $\text{NH}_4$ , sin embargo sugieren que hay otros factores limitantes en la nitrificación, específicamente cuando hay altos contenidos de  $\text{NH}_4$ . Al respecto Stienstra et al. (1994) comprueban la hipótesis sobre la represión de la nitrificación en pastizales en estado maduro, con el incremento de  $\text{NH}_4$ , lo cual explican por la selección contrastante de bacterias amonio-oxidantes con un pH óptimo de 7.0, el cual decreció en campos maduros. Igualmente en el trabajo en suelos tropicales y subtropicales de Taiwan, Chao et al. (1993), muestran la

importancia de las propiedades fisicoquímicas del suelo sobre la composición de las bacterias nitrificadoras y su influencia en los procesos de nitrificación. Por otra parte Verstraete (1981), anota que suelos con menos de 4mg de P/Kg de suelo, podrían conducir a acumulaciones de nitrito, siendo la nitrificación el reflejo de la disponibilidad de nutrientes.

Con respecto al efecto del pastoreo y los fertilizantes en pastizales, Jarvis & Barraclough (1991) mostraron que las tasas de nitrificación aumentaban con el incremento de fertilizante, sugiriendo que ellas fueron menores con baja fertilización porque las gramíneas están actuando como el mayor vertedero de  $\text{NH}_4$  y compiten con los organismos nitrificadores. En los suelos de pastizales con pastoreo y un alto retorno excretal, considerables cantidades de  $\text{NH}_4$  se convierten en suplemento para las plantas y así los nitrificadores pueden competir más efectivamente y proveer excesos de  $\text{N-NO}_3$ .

En el estudio de Vitousek & Matson (1985) sobre el efecto de intensidad de cosecha, preparación de los sitios y tratamientos con herbicidas, en una plantación de pino en Carolina del Norte (U.S.A), los sitios con preparación

intensiva tuvieron substanciales elevaciones de N-NO<sub>3</sub> y con el tratamiento de herbicida se incrementó también el N-NO<sub>3</sub>, encontrándose una significativa interacción preparación del sitio\*tratamiento de herbicida. El N en la biomasa microbiana fue cerca de 30 veces más que el contenido de N inorgánico en las de referencia y corte/sin herbicida, pero solo 5 veces más que en las de preparación con intensidad alta/herbicida. Al menos un 85% de N marcado fue inmovilizado en los microorganismos, en las referencia y de menor intensidad de preparación sin herbicida más del 90% del N fue inmovilizado y recuperado en el N de la biomasa microbial. Mientras en el tratamiento de preparación con alta intensidad/herbicida, la mayor cantidad del N marcado se recuperó en el suelo como N orgánico, sin embargo, 2/3 del N marcado fue inmovilizado al final de la incubación.

Los resultados muestran que las prácticas de manejo en los bosques pueden alterar substancialmente el ciclaje de N dentro de sitios cosechados, así como los procesos que regulan el tamaño del "pool" de N inorgánico y las pérdidas de N. Sugieren los autores, que la inmovilización es un mecanismo importante de esta regulación luego de los disturbios; las prácticas de remoción de sustratos

importantes para la actividad microbiana causa las elevadas bajas de N.

En el estudio de Sing et al. (1991), la nitrificación medida por mg/g materia orgánica fue : 0.8-15, 0.2-23 y 0.2-22 para las sabanas protegidas, quemadas y pastoreadas respectivamente. Los patrones estacionales de la nitrificación fueron similares para la mineralización del N, con máximo en lluvias y mínimo en sequía y un efecto positivo del manejo sobre estos procesos funcionales.

## **2.4 DIVERSIDAD ESPECIFICA Y FUNCIONAL EN ECOSISTEMAS DE SABANA**

Son pocos los trabajos que se han realizado en el tema de diversidad tanto funcional como específica, a pesar del interés del tema. Esto resulta particularmente cierto en los ecosistemas de sabana, siendo aún más escasos los que relacionan la diversidad y el funcionamiento del ecosistema.

En pastizales de Serengeti, Tanzania hay dos estudios muy importantes sobre estabilidad de los ecosistemas y la diversidad. Mc Naughton (1985), en su estudio sobre ecología de ecosistemas pastoreados, encuentra que la gran diversidad de especies está asociada con la estabilidad de la biomasa a través de las estaciones, y con la resistencia al pastoreo por ungulados nativos; así como con una mayor resiliencia luego del pastoreo. Otro aspecto importante que encuentran es que para la diversidad es tan importante considerar la riqueza de especies como la equitabilidad.

En otro estudio (Frank & Mc Naughton 1991), se evidencia que las propiedades funcionales del ecosistema, de resistencia y resiliencia, están en relación con la diversidad específica, medida como una combinación de las mismas especies y su frecuencia ( $H'$ ). Igualmente se midió la resistencia en cambios de composición de especies frente a la perturbación inducida por la sequía.

Por otra parte en las 5 mayores sabanas inundables del Parque Nacional del Lago Kainji en Nigeria, Obot (1991) determinó la diversidad específica ( $H'$ ), regeneración y distribución de clases de tamaño y halló que la sabana con mayor diversidad también presenta la más dinámica formación

de plantas robustas (estabilidad) que desplazan a las comunidades típicas de inundación. Se encontró como causa de esa alta diversidad, el efecto de las continuas perturbaciones (fuego).

En un estudio experimental realizado en varios campos de Minesota, Tilman (1987) estableció gradientes de nitrógeno, en campos abandonados, vegetación disturbada y sobre vegetación nativa de "sabana". Encuentra que la riqueza de especies declina significativamente a lo largo de los gradientes. El descenso en la diversidad de especies por adición de nutrientes lo denomina transiente de especies sucesionales tempranos. La separación de especies a lo largo de los gradientes de acuerdo a sus historias de vida y la consistencia entre los patrones de respuesta de las especies, y la distribución con respecto al N en campos maduros es consistente con su teoría de competencia por la limitación de recursos, la cual dice que las especies mejor adaptadas a las condiciones de disponibilidad de nutrientes van a desplazar a los demás grupos.

Por su parte Tilman & Downing (1994) en las parcelas experimentales de gradientes de N, en Minesota, encontraron que la mayor riqueza de especies conducía a mayor

resistencia a la sequía, así como mayor resiliencia en producción de biomasa presentaron mayor resiliencia, corroborando la hipótesis de biodiversidad-estabilidad.

La relación entre vegetación y funcionamiento, la sugiere Bate (1981), cuando argumenta que si bien el desarrollo de la vegetación parece estar más controlado por la temperatura que por el N; sin embargo, las condiciones ambientales que favorecen la vegetación también lo hacen con la mineralización. Asimismo el efecto alelopático de algunas especies y la represión de la nitrificación los discuten algunos autores como De Rham (1974) y Stienstra et al. (1994), pero sin evidencia plena de la ocurrencia de este mecanismo. Por su parte, Harris & Riha (1991) encuentran que la interacción estacional entre especies con la mineralización del C y el N son muy variadas.

En cuanto a los trabajos de diversidad específica y funcional de sabanas, que se han llevado a cabo en Venezuela, Sarmiento & Monasterio (1983) en su análisis sobre las formas de vida y la fenología de las especies, argumentan que su diversidad podría ser debida a la larga coevolución de las especies y grupos en el ecosistema de sabana sometido a una amplia estacionalidad y a fuertes

presiones ambientales.

Sarmiento (1983 b) en un estudio en las sabanas de Venezuela, encuentra una alta diversidad de gramíneas perennes en las sabanas estacionales, lo cual relaciona con un mejor uso de los recursos a través de la división temporal de los nichos.

Dentro de la misma línea, Sarmiento (1992) discute las estrategias adaptativas de las gramíneas perennes, ratifica la alta diversidad específica y fenológica para las sabanas americanas, analizando las respuestas que han generado los cambios estacionales, el déficit de nutrientes y las presiones de manejo (fuego, sobrepastoreo).

Otros trabajos se refieren básicamente al efecto del manejo a que están sometidas las sabanas sobre su composición de especies. Fariñas & San José (1987) muestran los cambios en la composición al proteger las sabanas del fuego durante un tiempo prolongado, que conducen al desplazamiento de las gramíneas nativas, por una especie introducida (Hyparrhenia rufa). Igualmente Silva et al. (1991) evidencian la permanencia de las poblaciones, adaptadas al disturbio inducido por el fuego, considerando

un efecto regulador del mismo sobre las poblaciones de Andropogon semiberbis.

En relación a la producción de biomasa y su respuesta al corte y pastoreo, Price (1990) y Chacón (1992), encuentran que estos manejos estimulan la producción, dependiendo de los intervalos de las desfoliaciones.

Aparte de los pocos trabajos de campo que se encuentran sobre funcionamiento y diversidad; un problema a tener en cuenta al tratar el tema de diversidad de especies y grupos funcionales y su respectiva comparación con otros estudios, es el de la medida que se utiliza, que puede ser tanto la riqueza de especies, como índices que contemplen la riqueza y abundancia o frecuencia de cada especie.

En el segundo grupo los miembros de la familia de Hill, (N1, N2) (Hill 1973), tienen gran interés por cuanto expresan la heterogeneidad en número de rubros en contraste con los "bits" de Shannon y las unidades probabilísticas de Simpson (Krebs, 1972) y difieren en sensibilidad a los rubros raros, prestando mayor interpretabilidad. N1 figurativamente es el número de rubros abundantes de la

muestra y N2 los muy abundantes (Alatalo & Alatalo, 1977;  
Molinari 1989).

### 3. AREA DE ESTUDIO

#### 3.1 LAS SABANAS DEL PIEDEMONTE DE LOS LLANOS OCCIDENTALES

La región de Los Llanos es un amplio plano situado entre los Andes y las cordilleras Caribes al norte y oeste, y los paisajes quebrados que bordean el Escudo Guayanés al este y sur. En sentido popular, los llanos se refieren tanto a la planicie como a los paisajes, mientras que el término sabana se refiere particularmente a la cobertura vegetal. Aunque hay varios tipos de vegetación y los cursos de agua están bordeados por bosques de galería, la mayor parte del área estaba ocupada hasta hace pocos años, por sabanas naturales. Estos llanos constituyen la mayor región de sabana del norte de Suramérica (Sarmiento 1983).

El clima regional es un típico clima húmedo y seco tropical donde el incremento anual en precipitación va de 1000 mm en el borde oriental en Venezuela hasta un máximo de 2200 mm en el río Guaviare, límite aproximado entre Orinoquia y Amazonia, sobre el margen suroccidental de los llanos en Colombia.

Las sabanas son utilizadas como tierras de pastoreo extensivo, pero la agricultura moderna y el cultivo de pastos se ha extendido en los mejores suelos cercano al piedemonte.

Todos los tipos ecológicos y fisionómicos de sabana (Sarmiento 1984) se encuentran en los llanos, dependiendo la presencia de uno u otro de la topografía y del suelo.

Los sitios de estudio se encuentran ubicados en las proximidades de la ciudad de Barinas, Estado Barinas. Más exactamente dentro de la subregión conocida como PIEDEMONTE, que está caracterizada por largos abanicos y terrazas aluviales. Bosques semidecídúos se encuentran esparcidos en estas formaciones, pero las sabanas ocupan la mayor parte del paisaje (Sarmiento 1983).

En el piedemonte de lo Llanos Occidentales de Venezuela la precipitación anual oscila entre 1500 y 1800 mm. Aquí las unidades de suelo y de vegetación están determinadas fundamentalmente por las formaciones sedimentarias cuaternarias: terrazas y abanicos aluviales que constituyen un complejo de acumulaciones pedemontanas con cuatro niveles topográficos que corresponden a cuatro edades diferentes que han sido denominadas Qiv, el más antiguo, siguiendo Qiii, Qii y Qi el más reciente, mientras que los depósitos actuales se denominan Qo. En cada una de estas unidades sedimentarias varía la mineralogía y la granulometría de los materiales, la profundidad del nivel freático, y por lo tanto las condiciones hídricas de los suelos.

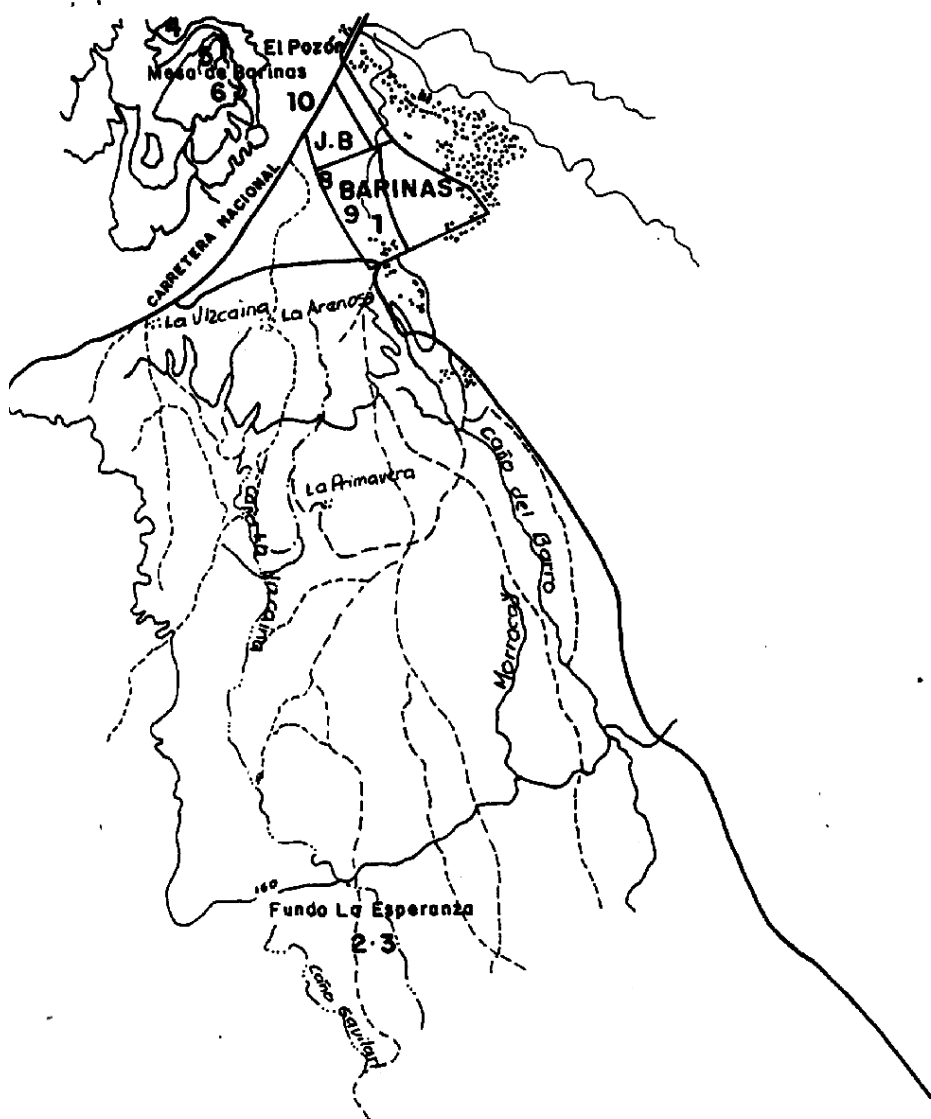
Tabla 3: Caracterización de los sitios de muestreo

| SITIO | TIPO DE SABANA | ACUMULACION DE SEDIMENTOS | VEGETACION DOMINANTE   | TIPO DE MANEJO   |
|-------|----------------|---------------------------|--|--|
| 1     | Bco Q2H        | Qui, Banco alto           | <i>Hyparrhenia rufa</i>  | pastoreo, sin fuego, corte despues de 2 años (enero del 94)                                  |
| 2     | Bco BPQ2       | Qui, Banco bajo           | <i>Axonopus paupus</i><br><i>Paspalum plicatulum</i>                                     | potrero con sobrepastoreo  |
| 3     | Bj PQ2         | Qui, Bajío                | <i>Reinenschloa acuba</i><br><i>Diodia</i><br><i>Leersia hexandra</i>                    | potrero con sobrepastoreo  |
| 4     | Bj PSQ4        | Qiv, Bajío                | <i>Leersia hexandra</i><br><i>Brachyaria de cumbens</i>                                  | potrero con pastoreo moderado<br>Siembra de pastos ( <i>Brachyaria</i> )                     |
| 5     | Arb AQ4        | Qiv, Banco                | Arbolada abierta<br><i>Axonopus affinis</i><br><i>Ruellia sp.</i><br><i>A. canescens</i> | quema anual en época seca (Dic-Feb)  |
| 6     | Arb CQ4        | Qiv, Banco                | Arbolada cerrada<br><i>Axonopus affinis</i><br><i>T. vestitus</i><br><i>Ruellia sp.</i>  | quema anual en época seca (Dic-Feb)  |
| 7     | Bco Q1H        | Qui, Banco alto           | <i>Hyparrhenia rufa</i>  | corte poco frecuente. Corte despues de 2 años (enero del 94)                                 |
| 8     | Bco Q2P        | Qui, Banco alto           | <i>Paspalum plicatulum</i>   | corte 4-5 veces al año.  |
| 9     | Bco Q2Pm       | Qui, Banco alto           | <i>Panicum maximum</i>   | corte 4-5 veces al año. sitio fertilizado para cultivos de maiz y frijol (Hasta hace 3 años) |
| 10    | Bco pQ2H       | Qui, Banco alto           | <i>Hyparrhenia rufa</i>  | quema anual, en época seca (Dic-Feb)   |

Los sitios de trabajo están ubicados en tres de estos tipos de acumulación: Qiv, Qii y Qi, lo que nos permitió analizar un gradiente de fertilidad, ya que los suelos que se desarrollan en las mismas muestran un empobrecimiento creciente de nutrientes a medida que alcanzan mayor edad.

En la terraza Qiv, la mas alta y antigua, los suelos han alcanzado el mayor grado de evolución, siendo oxisoles muy pobres y con baja fertilidad potencial, excepto en los sitios mas bajos y mal drenados donde la fertilidad es algo mayor. En la terraza Qii, todos los sitios muestreados corresponden a suelos de la Serie Barinas, alfisoles con condiciones medias de fertilidad (Acevedo 1988). El sitio muestreado sobre Qi corresponde a suelos de la Serie Torunos, inceptisoles bien drenados, los mas fertiles de toda el área (Zinc y Stagno 1966). Las características de cada una de las zonas de muestreo se presentan en la Tabla 3.

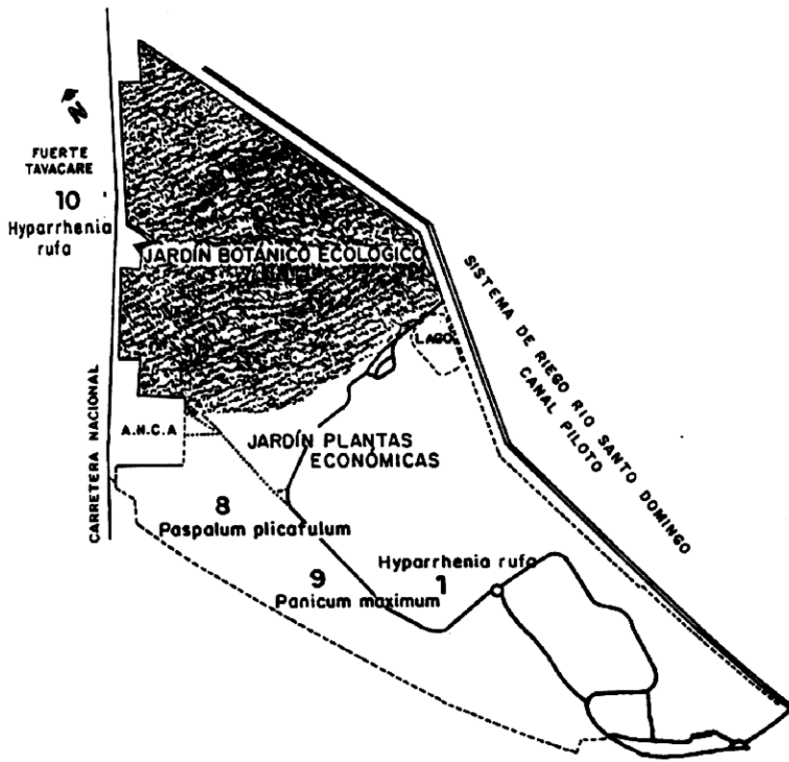
A continuación se muestran las convenciones que se utilizarán para los diferentes sitios, así como una breve descripción de estos y su ubicación. En los mapas 1, 2 y 3 se muestra la localización exacta de los sitios de muestreo. Los mapas 1 y 2 muestran la ubicación para los sitios (1,8,9) que se encuentran en el Jardín Botánico de la UNELLEZ. Las sabanas ubicadas en el Hato "Palma Sola" (sitios 4,5,6)



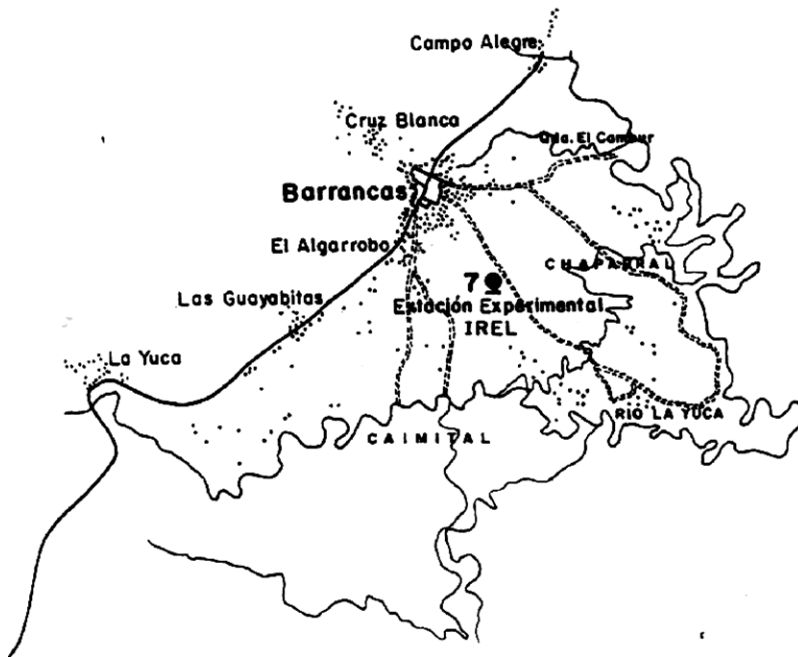
Escala: 1:100.000

MAPA 1: Localización de los sitios del Jardín Botánico de la UNELLEZ (1, 8 y 9), Sabana Lato Palma Sola (4, 5 y 6), Sabana entrada Palma Sola. (10), Sabana de Pagueicito (2 y 3).

JARDIN BOTANICO UNELLEZ



MAPA 2: Sitios del Jardín Botánico UNELLEZ (1, 8 y 9) y entrada 'lato Palma Sola (10).



y vía Pagueycito (sitios 2,3 ) se presentan en el mapa 1 y la localización del sitio 7 (IREL -Barrancas) se muestra en el mapa 3.

### 3.2 CARACTERISTICAS DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

**SITIO 1. Bco.Q2H:** Es un potrero que se ha mantenido con pastoreo por más de 20 años. Está ubicado en la entrada sur del Jardín Botánico de la UNELLEZ, localizado al noreste de la ciudad de Barinas, a aproximadamente 8 Km del centro y 5 Km del aeropuerto.

**SITIO 2. Bco. BPQ2:** Potreros caracterizados por una fuerte carga animal. Localizado a 1 Km. de la casa del Fundo "La Esperanza", vía Pagueycito, a aproximadamente 15 Km al sur de la ciudad de Barinas (Foto 1).

**SITIO 3. Bj. PQ2:** Contiguo al sitio 2. Igual manejo (Foto 1).

**SITIO 4. Bj. PSQ4:** Potrero localizado en el Hato "Palma Sola" (8 38'N,70 12'W) en Barinas. Aproximadamente a 2 Km. de la entrada, a unos 100 metros de la casa del Hato. En los últimos años se han sembrado pastos especialmente Brachiaria. No obstante el manejo de este potrero ha sido el mismo en los últimos 25 años.



Foto 1. Sabanas de Raguexito. Muestra la diferencia de vegetación entre el banco (anterior) y el bajo (posterior). Así como efecto del sobrepastoreo.



SITIO 5. **Arb.AQ4:** Sabana arbolada localizada en el Hato "Palma Sola", a aproximadamente 800 m de la entrada. Es una sabana caracterizada por presentar una vegetación seminatural con dominancia de especies como Elyonurus adustus, Sporobolus cubensis y Trachypogon vestitus (Price, 1990). Se ha mantenido con el mismo manejo, sin ganado y con quema anual en época seca, al menos en los últimos 25 años (Foto 2).

SITIO 6. **Arb.CQ4:** Sabana arbolada ubicada en el Hato "Palma Sola" . Localizada a 50 m al sureste del sitio 5. Con las mismas características de vegetación seminatural antes mencionadas. El manejo igual al del sitio 5, también ha sido el mismo en los últimos 25 años (Foto 3).

SITIO 7. **Bco. Q1H:** Localizado en la Estación Experimental IREL de la Universidad de los Andes; en la ciudad de Barrancas, a 24 Km al norte de la ciudad de Barinas, vía Guanare. Antiguo bosque de galería, deforestado hace más de 35 años, desde entonces se ha mantenido como sabana secundaria, sin mayor intervención (sin pastoreo ni quemas).

SITIO 8. **Bco. Q2P:** Se encuentra en el interior del Jardín Botánico de la UNELLEZ, sector de sabanas naturales mantenidas dentro del arboretum. Este sitio nunca ha sido cultivado y el



Foto 3. Sabana Arbolada cerrada (Oliv). Se observa la riqueza específica y funcional de este sitio.



mismo manejo, mediante cortes periódicos mecanizados, se mantiene desde 20 años atrás.

**SITIO 9. Bco. Q2Pm:** Ubicado en el interior del Jardín Botánico de la UNELLEZ. A diferencia del sitio 8, aquí se han hecho cultivos de maíz y frijol entre otros, aunque desde hace unos tres años no se cultiva. El manejo, al igual que para el sitio 8, ha sido el mismo en los últimos 20 años.

**SITIO 10. Bco. pQ2H:** Entrada al Hato "Palma Sola", contiguo a la carretera Nacional San Cristobal - Guanare. Se mantiene con el mismo manejo, sin pastoreo y quema anual, desde hace más de 20 años (Foto 4).

De la descripción presentada anteriormente, podemos decir que de los 10 sitios de muestreo, únicamente el localizado en El IREL no es una sabana original. Sin embargo, por el tiempo que lleva bajo este manejo, hemos considerado de interés incluirlo dentro de la comparación.

**Superficies muestreadas:** si bien las sabanas en cada uno de los sitios presentaban diferentes extensiones totales, en cada caso la superficie muestreada en los censos de vegetación y para la toma de muestras de suelo, fue de entre 0.25 y 0.50 ha.

#### 4. METODOLOGIA

Con el fin de establecer las interacciones ecológicas entre funcionamiento y diversidad, en los 10 sitios ya descritos se llevó a cabo el análisis de algunos procesos funcionales, a saber: mineralización, nitrificación y respiración edáfica, durante las dos estaciones del año; así como un análisis florístico, durante la época de lluvia. Para lo cual se realizaron 3 salidas de campo con sus respectivas tomas de datos y los posteriores análisis de laboratorio, procesamiento de datos y de información.

Diciembre /93: Selección de sitios de muestreo, toma de muestras de suelo para determinar capacidad de campo.

Feb-Marzo/94 (Epoca de sequía): Toma de muestras de suelo para medición de las variables funcionales y análisis químico.

Jun-Julio/94 (Epoca de lluvias): Muestras de suelo-variables funcionales, análisis químico. Realización de los censos florísticos.

#### 4.1 TRABAJO DE CAMPO:

Se hizo una prospección preliminar de la zona de estudio, para seleccionar los sitios específicos del trabajo. La selección de los sitios se realizó en función de:

- Diferentes regimenes de humedad (topografía, suelos)
- Diferentes contenidos de nutrientes (edad del suelo de las diferentes terrazas).
- Diferentes formas de utilización (sin pastoreo, pastoreo extensivo, quemas, corte)
- Diferente diversidad funcional (formas de vida, sabanas arboladas, sabanas herbáceas).

En cada sitio de muestreo se llevó a cabo lo siguiente:

- Toma de datos de las características del sitio: tipo de sabana, suelo, manejo, vegetación.
- Censo florístico: Se lanzaron 100 cuadrados de 50cm x 50cm, determinandose presencia-ausencia de especies.
- Muestras de suelo: Para la determinación de los procesos funcionales de nitrificación, mineralización y respiración edáfica, con un cilindro metálico se tomaron 10 submuestras iguales, a una profundidad 5-10 cm, que permitieran muestrear la variabilidad espacial.

- **Nitrógeno mineral inicial (Amonio N-NH<sub>4</sub>, Nitratos N-NO<sub>3</sub>):**

Se realizaron 4 réplicas por muestra y 6 blancos (\*). La metodología seguida está descrita en el Manual de Análisis para la determinación de N en la biomasa microbiana y N mineral en suelos y aguas del CIELAT.

.cantidad de suelo húmedo equivalente a 50 g de peso seco  
(CRH/100 +1 \* 50g =PH

.extracción: en frascos de centrifuga, pesar 50g de peso seco y añadir 150 ml de solución KCL 1Normal.

.agitación: durante 30 minutos

.centrifugación: 10 minutos, 6000 rpm.

.destilación: 100ml de muestra+MgO (NH<sub>4</sub>) +1g. aleación-dewarda (NO<sub>3</sub>)

.titulación: con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.001N.para muestras con pH < 7

H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.01 N. para muestras con pH > 7

\*Las muestras blancos (150 ml de KCl).

-**Capacidad de Campo (CC %):**

Se utilizó la olla de presión de Richards. Por muestra se tomaron 3 réplicas. Se siguió la metodología descrita en el Manual de aparatos del CIELAT. Se midió a presión de 0.1

Bar.

-Cantidad de agua para llevar cada muestra a un CRH del 75% de la CC.

Con el valor hallado anteriormente para 100% se determina la equivalencia al 75% y conociendo el CRH% de cada suelo, se establece cuanta agua falta o sobra segun sea el caso, para tener este CRH; quedando la equivalencia en ml agua/100 g de suelo.

**-Técnica de incubación de suelo:**

Cuatro réplicas por muestra. El suelo se mantuvo en estufa bajo condiciones constantes de temperatura (28-30 C) y humedad (75% CC) durante 35 días.

.Potes de 1 kg de capacidad

.añadir 400 g de peso seco por muestra de suelo (excepto el suelo 4 donde se utilizaron 200 g) y llevar a un CRH del 75 % de la CC .

.peso del pote +suelo: peso de referencia a CRH del 75% de la CC.

.incubación en estufa a 28 grados C. durante 35 días

.verificar cada 2-3 días el peso referencia y agregar agua destilada para mantenerlo a este CRH.

**-Nitrógeno mineral final:**

Luego de los 35 días de incubación, a cada muestra se le determinó el Amonio y Nitrato, siguiendo el mismo procedimiento que para el Nitrógeno mineral inicial.

**-Respiración edáfica:**

Se utilizó la técnica del NaOH, que es un metodo considerado estático (Cropper, 1985) y de acuerdo a este autor tiene como ventajas la facilidad y las estimaciones tienen menos variación que otros metodos dinámicos. El procedimiento seguido es el citado por Jenkinson y Powlson (1966). Las medidas de respiración se hicieron en las muestras de suelo incubado (40 ) Y 4 blancos (potes vacios). Una determinacion inicial a los 8 días de incubación y la determinación final a los 30 días.

.trampas (frascos de 50ml) con 10 ml de NaOH 0.125N. se colocaron dentro de los suelos en incubación y los pots se cerraron herméticamente.

. dejar 24 horas y sacar las trampas, cerrarlas herméticamente.

. titular con solución de HCl 0.125N, y como solución indicadora fenoftaleina.

### 4.3 PROCESAMIENTO DE DATOS

#### 4.3.1 VARIABLES FUNCIONALES

##### -Nitrógeno mineral:

Los datos de  $\text{NH}_4$  y  $\text{NO}_3$  se dan en ppm y se obtienen a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{PPM} = \text{mg/lt} * Kc \quad \text{mg/lt} = (T-B) * N * Pa * 1000 / 100$$

T=valoración de la muestra (ml  $\text{H}_2\text{SO}_4$ )

B=ml  $\text{H}_2\text{SO}_4$  del blanco

N=normalidad del  $\text{H}_2\text{SO}_4$

Pa= peso atómico del N= 14.01

$$Kc = \frac{\text{peso hum.muestra} - \text{p.seco} * V}{V} \quad \text{KCl/p seco}$$

V= volumen

De las cuatro réplicas por muestra se obtuvo un promedio que es el valor que se utilizó para el análisis de resultados. Como los valores dan en PPM de  $\text{NH}_4$  y  $\text{NO}_3$ , se halla su equivalencia en PPM de N- $\text{NH}_4$  y N- $\text{NO}_3$  que son los datos que nos interesan.

### -Tasas de mineralización y nitrificación:

Para su determinación se siguió la metodología de Robertson y Vitousek (1981), Anderson (1987). Las tasas de mineralización se determinaron por diferencia entre el N mineral incubado en 35 días, N-NH<sub>4</sub> y N-NO<sub>3</sub>, menos el N mineral inicial. Las tasas de nitrificación resultaron de la diferencia entre la concentración final e inicial de N-NO<sub>3</sub>.

### - Respiración del suelo:

Se midió en mg de C-CO<sub>2</sub>/Kg de suelo y los datos se obtuvieron aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{mg C-CO}_2/\text{Kg suelo} = \text{mg C-CO}_2 * 1000 \text{ g/g suelo}$$

$$\text{mg. C-CO}_2 = (B - M * 6 * N. \text{ácido})$$

M= ml de HCl, titulación de la muestra

B= ml de HCl, blanco

N= Normalidad deL HCl

6= peso molecular del Carbono.

g suelo= gramos de suelo incubado

Como en el caso del N mineral de las cuatro réplicas se obtuvo un promedio.

#### 4.3.2 DIVERSIDAD

##### -Diversidad Específica:

Con los datos de presencia -ausencia obtenidos en el censo florístico, se determinó la frecuencia absoluta de especies en cada sitio de muestreo. Luego con la frecuencia relativa se hallaron los índices de diversidad específica de Shanon, Simpson, citados en Krebs, (1972) y los Números de Hill N1, N2. (Hill, 1973).

$$\text{Shanon: } H = - \sum (p_i)(\log p_i),$$

H= información contenida de la muestra (bits/individuos)

S= número de especies

$p_i$  = frecuencia de la especie  $i$  en la muestra

Donde la información contenida es una medida de la cantidad de incertidumbre.

$$\text{Simpson: } D = 1 - \sum (p_i)^2$$

D= Probabilidad de la especie  $i$  en la comunidad

$p_i$  = frecuencia de la especie  $i$  en la comunidad.

$$\text{Hill N1: } \lim N_a = \exp [ - \sum p_i \ln(p_i) ] = \exp (H')$$

$$\text{Hill N2: } [ \sum p_i^2 ]^{-1} = 1/\lambda$$

### -Diversidad Funcional:

Para hallar los índices de diversidad funcional (Simpson y Hill N2), las especies se agruparon en 12 grupos y se determinó la frecuencia absoluta y relativa, de cada grupo funcional en cada uno de los 10 sitios de muestreo. Esta conformación se hizo con base en grupos fenológicos determinados por Monasterio & Sarmiento (1976), y el trabajo de Sarmiento (1983).

Adicionalmente los datos obtenidos en los estudios de la composición de sabanas a lo largo de un gradiente topográfico en los llanos occidentales de Venezuela (Silva y Sarmiento 1976), Sarmiento y Monasterio (1983), donde se consideró la fenología de varias gramíneas de sabana. Los grupos funcionales conformados fueron los siguientes:

|                              |       |
|------------------------------|-------|
| gramíneas perennes: precoces | A     |
| tempranas                    | B     |
| intermedias                  | C     |
| tardías                      | D     |
| <br>gramíneas anuales        | <br>E |
| <br>ciperáceas               | <br>F |

|               |            |   |
|---------------|------------|---|
| leguminosas   | : perennes | G |
|               | anuales    | H |
| otras hierbas | : perennes | I |
|               | anuales    | J |
| leñosas       |            | K |
| acuáticas     |            | L |

#### 4.3.3 ANALISIS ESTADISTICOS

Inicialmente se hizo un análisis estadístico de correlación entre las variables funcionales y los índices de diversidad, no obteniendo una correlación significativa entre ellas.

En vista de las bajas correlaciones se pensó en un análisis multivariable que nos permitiera interpretar y/o esclarecer la relación funcionamiento y diversidad. Esto nos llevó al empleo del Análisis de Componentes Principales (ACP), que según Mc Culloch (1990), no depende de dicha correlación y aunque el reducido número de muestras dificulta la interpretación, como método descriptivo resultó útil.

Se trabajaron separadamente las variables ambientales (química del suelo, CC % y CRH% ) y las variables funcionales (respiración del suelo, mineralización y nitrificación, para las dos épocas). Igualmente, se analizó por separado el sitio 4, dada la gran diferencia que presentó con respecto a los otros sitios de muestreo. La relación entre el funcionamiento y las condiciones edáficas se confirmó con una correlación entre estas variables. Sobre el análisis (ACP) se trató de superponer la relación con la diversidad, así como con las formas de manejo de las diferentes sabanas.

Paralelamente se aplicó un Análisis de Conglomerados (cluster), utilizando el método del centroíde con la distancia euclidiana (Sokal 1980), a fin de esclarecer las relaciones obtenidas en los ACP. El programa utilizado no dió un valor de distancia, mostrando únicamente el agrupamiento según la similitud de los sitios.

A partir de los resultados frecuenciales específicos y funcionales también se buscó, a través de un ACP, obtener información sobre la relación entre composición- diversidad, y más aportes para las relaciones centrales del trabajo:

AMBIENTE

FUNCIONAMIENTO

DIVERSIDAD

## RESULTADOS Y DISCUSION

## 5. SUELOS

### 5.1 CARACTERIZACION FISICO-QUIMICA DE LOS SUELOS

En las Tablas 4 a y b está recopilada la información analítica de los suelos, para las dos épocas, vemos que no se presentan grandes variaciones estacionales en los parámetros fisico-químicos. En general los menores pH son para los sitios de la Qiv. El menor pH se presentó en la parcela 4, siendo entre 4.69-3.83 para lluvia y sequía respectivamente, de igual manera en este mismo sitio se encontraron los valores más altos de materia orgánica (16.45%), N total (0.52%), fósforo (29 ppm) y CIC (26.25) particularmente en la época de sequía. Los sitios 1, 7, 10 mostraron los valores más altos de pH para las dos épocas. De acuerdo a las bases cambiables, de las 10 sabanas analizadas, cinco (1,7,8,9,10) corresponden a lo que Sarmiento (1990) denominó distróficas, las otras cinco (2,3,4,5,6) a sabanas hiperdistróficas, es decir de una extrema pobreza de nutrientes.

Para la época de lluvias, en los sitios 2 y 3 no se encontraron valores de fósforo, mientras que el sitio 9, luego del 4, presentó un alto contenido de fósforo con 11-4.90 ppm en sequía y lluvia. También las bases cambiables fueron bajas, especialmente en el sitio 3 en la época de lluvias

Tabla 4a: Análisis químico de los suelos (5-10 cms. de profundidad) - EPOCA LLOVIA

| Nro. Parcela  | pH   | Materia Orgánica (%) | Carbono Orgánico (%) | Nitrogeno Total (%) | Relación C/N | Fósforo Extrac Kurt Bray (ppm) | C I C meq/100g | BASES CAMBIABLES (meq/100g) |          |         | Capacidad de Campo (%) | CRH % |
|---------------|------|----------------------|----------------------|---------------------|--------------|--------------------------------|----------------|-----------------------------|----------|---------|------------------------|-------|
|               |      |                      |                      |                     |              |                                |                | Calcio                      | Magnesio | Potasio |                        |       |
| 1 - Bco Q2H   | 5.43 | 4.72                 | 2.74                 | 0.07                | 39.14        | 0.70                           | 4.60           | 0.56                        | 0.82     | 0.23    | 20.10                  | 16.67 |
| 2 - Bco BPO2  | 4.98 | 2.31                 | 1.34                 | 0.05                | 26.80        | 0.00                           | 2.70           | 0.21                        | 0.25     | 0.14    | 21.84                  | 13.16 |
| 3 - Bj PQ2    | 5.52 | 1.30                 | 0.75                 | 0.04                | 18.75        | 0.00                           | 3.50           | 0.13                        | 0.16     | 0.09    | 31.70                  | 19.11 |
| 4 - Bj PSQ4   | 4.69 | 8.98                 | 5.21                 | 0.19                | 27.42        | 2.30                           | 14.45          | 0.11                        | 0.16     | 0.11    | 86.50                  | 56.67 |
| 5 - Arb AQ4   | 4.87 | 0.77                 | 0.45                 | 0.06                | 7.50         | 2.80                           | 3.30           | 0.14                        | 0.14     | 0.09    | 20.20                  | 13.35 |
| 6 - Arb CQ4   | 4.84 | 0.67                 | 0.39                 | 0.05                | 7.80         | 2.08                           | 3.40           | 0.14                        | 0.14     | 0.10    | 17.50                  | 14.33 |
| 7 - Bco Q1H   | 5.31 | 1.57                 | 0.90                 | 0.09                | 10.00        | 0.35                           | 8.00           | 1.65                        | 1.57     | 0.17    | 29.83                  | 17.33 |
| 8 - Bco Q2P   | 5.10 | 0.67                 | 0.39                 | 0.06                | 6.50         | 2.80                           | 4.85           | 0.34                        | 0.70     | 0.28    | 20.10                  | 12.75 |
| 9 - Bco Q2Pm  | 5.07 | 0.67                 | 0.39                 | 0.06                | 6.50         | 4.90                           | 5.60           | 0.50                        | 0.88     | 0.36    | 20.10                  | 13.49 |
| 10 - Bco pQ2H | 5.34 | 0.87                 | 0.50                 | 0.06                | 8.33         | 2.80                           | 5.85           | 0.56                        | 0.99     | 0.13    | 20.90                  | 16.3  |

Tabla 4b: Análisis químico de los suelos (5-10 cms. de profundidad) - EPOCA SEQUIA

| Nro. Parcela  | pH   | Materia Orgánica (%) | Carbono Orgánico (%) | Nitrogeno Total (%) | Relación C/N | Fósforo Extrac Kurt Bray (ppm) | C I C meq/100g | BASES CAMBIABLES (meq/100g) |          |         | Capacidad de Campo (%) | CRH % |
|---------------|------|----------------------|----------------------|---------------------|--------------|--------------------------------|----------------|-----------------------------|----------|---------|------------------------|-------|
|               |      |                      |                      |                     |              |                                |                | Calcio                      | Magnesio | Potasio |                        |       |
| 1 - Bco Q2H   | 5.66 | 1.76                 | 1.02                 | 0.07                | 14.57        | 3.00                           | 4.50           | 0.88                        | 0.69     | 0.27    | 20.10                  | 6.0   |
| 2 - Bco BPO2  | 5.07 | 1.50                 | 0.87                 | 0.07                | 12.43        | 3.00                           | 2.50           | 0.20                        | 0.16     | 0.12    | 21.84                  | 5.3   |
| 3 - Bj PQ2    | 4.74 | 1.59                 | 0.92                 | 0.07                | 13.14        | 4.00                           | 2.50           | 0.32                        | 0.09     | 0.04    | 31.70                  | 8.3   |
| 4 - Bj PSQ4   | 3.83 | 16.45                | 9.54                 | 0.52                | 18.35        | 29.00                          | 26.25          | 0.01                        | 0.10     | 0.14    | 86.50                  | 46.8  |
| 5 - Arb AQ4   | 4.97 | 1.59                 | 0.92                 | 0.10                | 9.20         | 4.00                           | 3.75           | 0.00                        | 0.03     | 0.05    | 20.20                  | 7.4   |
| 6 - Arb CQ4   | 4.97 | 1.67                 | 0.97                 | 0.08                | 12.13        | 2.00                           | 3.25           | 0.00                        | 0.02     | 0.04    | 17.50                  | 7.2   |
| 7 - Bco Q1H   | 5.43 | 2.47                 | 1.43                 | 0.11                | 13.00        | 2.00                           | 8.25           | 2.04                        | 0.34     | 0.12    | 29.83                  | 8.6   |
| 8 - Bco Q2P   | 5.38 | 1.67                 | 0.97                 | 0.08                | 12.13        | 5.00                           | 4.25           | 0.70                        | 0.66     | 0.25    | 20.10                  | 5.9   |
| 9 - Bco Q2Pm  | 4.97 | 1.41                 | 0.82                 | 0.07                | 15.29        | 11.00                          | 4.25           | 0.75                        | 0.65     | 0.27    | 20.10                  | 6.2   |
| 10 - Bco pQ2H | 5.52 | 1.84                 | 1.07                 | 0.08                | 13.38        | 2.00                           | 5.00           | 0.84                        | 0.67     | 0.06    | 20.90                  | 16.0  |

### Tasas de Mineralización

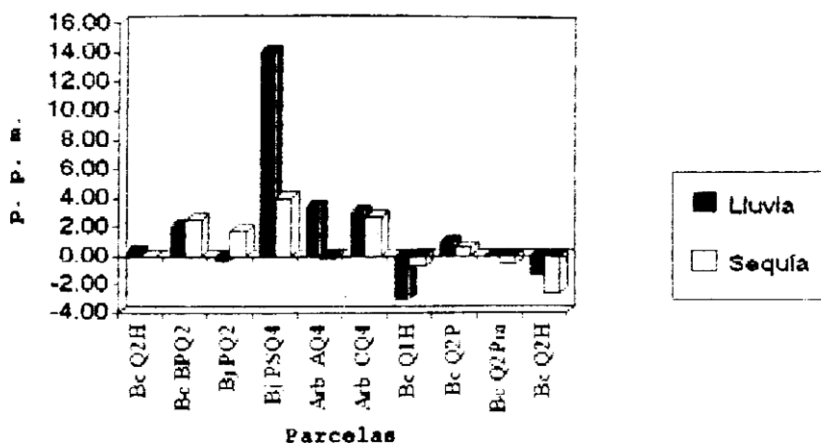


Figura 15: Tasas de Mineralización del Nitrógeno en 35 días: ( ppm N-NO3 N-NH4 \* 35 )

### Tasas de Nitrificación

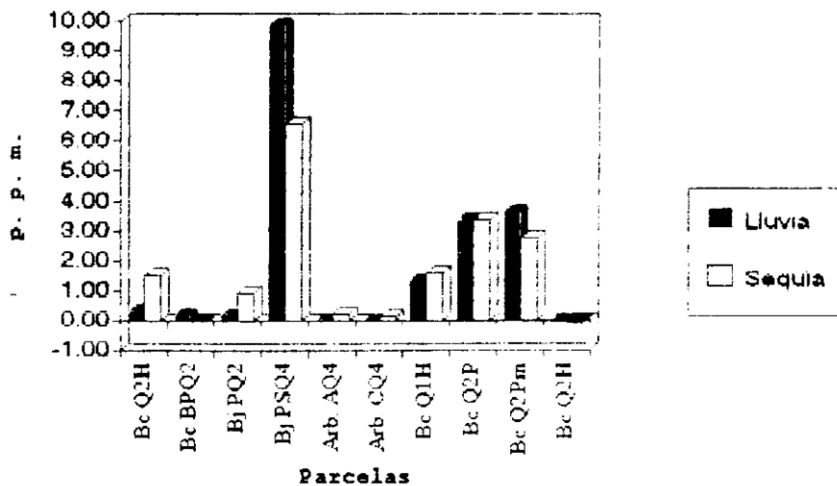


Figura 16: Tasas de Nitrificación en 35 días: ( ppm N-NO3 \* 35 )

1.06 y 54 ppm en 20 días. Todas estas tasas resultaron mayores a las medidas en el presente estudio para 35 días, siendo solo comparables con el bajío de Palma Sola.

Marrs et al. (1991) indican tasas entre 9 y 40 ppm N-NH<sub>4</sub> N-NO<sub>3</sub>, muy por encima de el presente estudio y en el mismo trabajo, estos autores citan las tasas de mineralización de Montagnini & Buschbacher (1989), para ultisoles en bosques Venezolanos (2 ppm N-NH<sub>4</sub> N-NO<sub>3</sub> \*30 días), los cuales son menores a los de este estudio, particularmente para el sitio 4.

En cuanto a las tasas de nitrificación, las del sitio 4 son nuevamente las mayores en las dos épocas (6.6-9.8 ppm) (Tabla 7). El sitio 10 presentó tasas de nitrificación negativas, en las dos épocas, señal de una clara inmovilización del N en esta parcela. Asimismo en el sitio 6 se presentó una tasa de nitrificación negativa para la época de lluvias y el 2 en sequía. En los demás sitios las tasas variaron entre 0.10 ppm (sitio 3) a 3.3-2.7 ppm (sitios 8, 9) en sequía y 0.05 (sitio 5) a 3.4-3.7 ppm (sitios 8, 9). Por lo tanto podemos deducir que la diferencia de la parcela 4 con las demás, se acentúa al comparar sus tasas de nitrificación, particularmente en la época de lluvias (Figura 16).

Al comparar los resultados, en particular del sitio 8 correspondiente a la misma parcela estudiada por Maldonado, 1991, encontramos que las tasas de nitrificación medidas por esta autora (6.21-10.80 mg/Kg), son mucho más altas que las encontradas en el presente trabajo (3.4 ppm), lo cual atribuimos a que en el experimento de Maldonado, la parcela fue fertilizada antes de comenzar con los cortes frecuentes (cada 16 días) y consecuentemente se presentó mayor disponibilidad de nitrógeno, asociada a una mayor actividad de microorganismos. Esto mismo se evidenció en los altos contenidos iniciales de nitrato (1.59-11.6) que encontré.

Comparando con los valores obtenidos por Scholes & Sánchez (1990) en tasas de nitrificación (0.122 ppm N-NO<sub>3</sub>\*mes), vemos que los sitios 4,8,9 tienen valores por encima de las cantidades en Amazonas. Por otra parte Singh et al (1989, 1991) encontraron tasas de nitrificación de -2-18 y 0.8-15 ppm N-NO<sub>3</sub>\*mes respectivamente; en ningún caso encontramos valores mayores a los de estos autores. Marrs et al (1991) encontraron para la sabana una tasa de 3.0 ppm N-NO<sub>3</sub> \*mes, lo cual es menor con respecto a lo encontrado en los sitios 4,8,9. Raghubanshi (1992), para la zona baja del gradiente topográfico en un bosque de la India indica tasas de -2-12 ppm N-NO<sub>3</sub> \*mes, comparable en su rango mínimo con nuestros datos. El mismo autor presenta los datos de tasas de nitrificación de Vitousek

& Matson (1988), con 6-54 ppm\*10días, también muy por encima de nuestros valores.

#### 6.4 ORDENAMIENTO Y CLASIFICACION FUNCIONAL

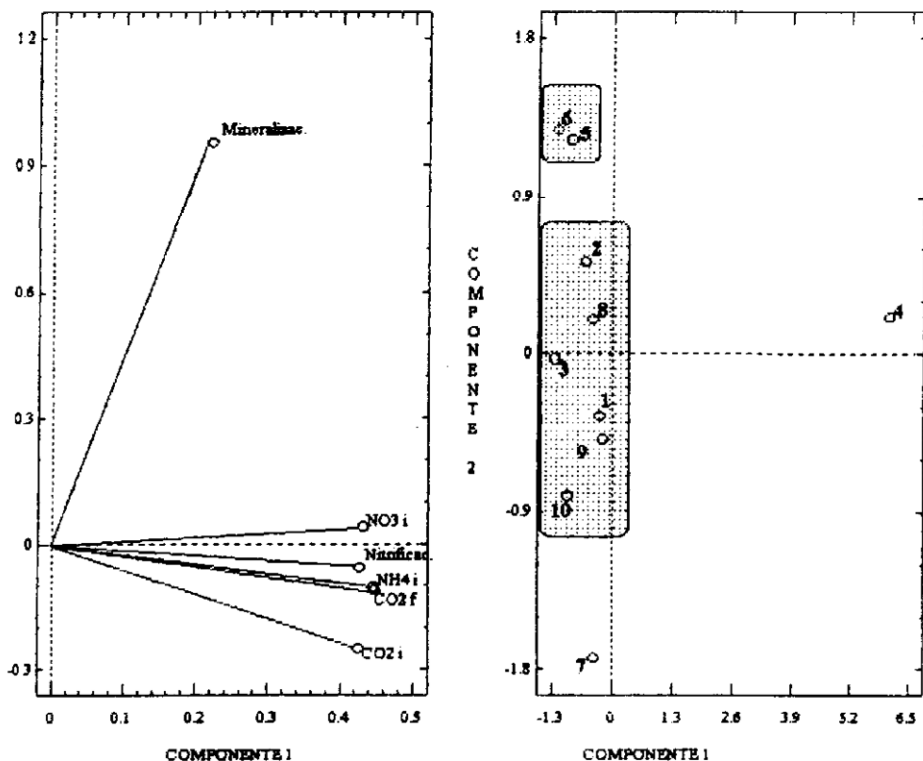
##### 6.4.1 EPOCA DE LLUVIAS

A- Análisis con todos los sitios:

Observamos que en el ACP para las variables funcionales (contenidos iniciales de  $\text{NH}_4$  y  $\text{NO}_3$ , C- $\text{CO}_2$  inicial y final, tasas de mineralización, tasas de nitrificación), en la época de lluvias (Fig. 17), el componente 1 con una explicación del 78% de la variación total tiene asociadas las variables medidas de respiración ( $\text{CO}_2$ ),  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$  y tasas de nitrificación. Este componente separa al sitio 4 por su mayor funcionamiento en comparación con los demás sitios de estudio. Lejos de comparación con otros.

A lo largo del componente 2, con tan solo un 13% de explicación de la variación total, se distribuyen los otros sitios, en un gradiente que puede ser interpretado de mineralización. Se encuentran varios grupos que en orden descendente respecto a este gradiente son:

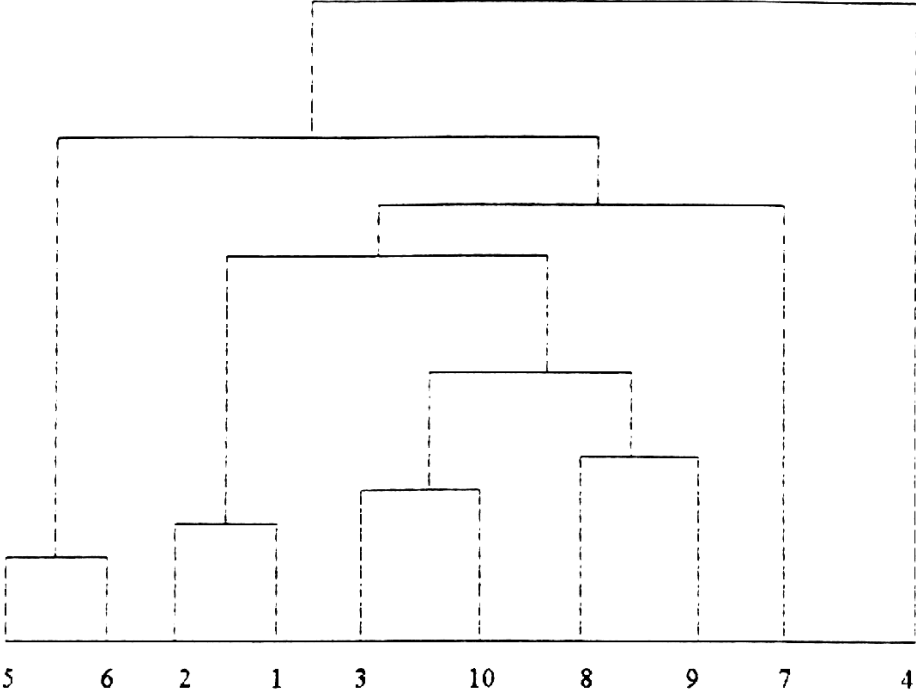
**ORDENAMIENTO DE LOS SITIOS SEGUN VARIABLES DE FUNCIONAMIENTO  
EPOCA DE LLUVIA**



| Correlación Variable-Componente |              |              | Coeficiente de Determinación |              |
|---------------------------------|--------------|--------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                    | Componente 2 |              | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.92                            | -0.23        | CO2 i        | 0.85                         | 0.05         |
| 0.97                            | -0.10        | CO2 f        | 0.94                         | 0.01         |
| 0.97                            | -0.09        | NH4 i        | 0.94                         | 0.01         |
| 0.48                            | 0.87         | Mineralizac. | 0.23                         | 0.76         |
| 0.94                            | 0.04         | NO3 i        | 0.88                         | 0.00         |
| 0.93                            | -0.05        | Nitrificac.  | 0.86                         | 0.00         |

**Figura 17: Análisis de Componentes Principales.** El primer componente explica el 78.4% de la variación total y el segundo el 13.9% (total 92.3%). El coeficiente de determinación indica que cantidad de la variación de la variable es explicada por el Componente.

fig.18: Variables funcionales. Epoca lluvia.



SITIOS DE MUESTREO

Las sabanas arboladas (5 y 6) con tasas de mineralización relativamente altas.

Los sitios sobre acumulaciones Qii (2,3,8) (1,9,10) con niveles medios a bajos en sus tasas de mineralización.

El sitio 7(Qi) con tasas de mineralización mínimas a nulas, aparece aislado de todo el grupo.

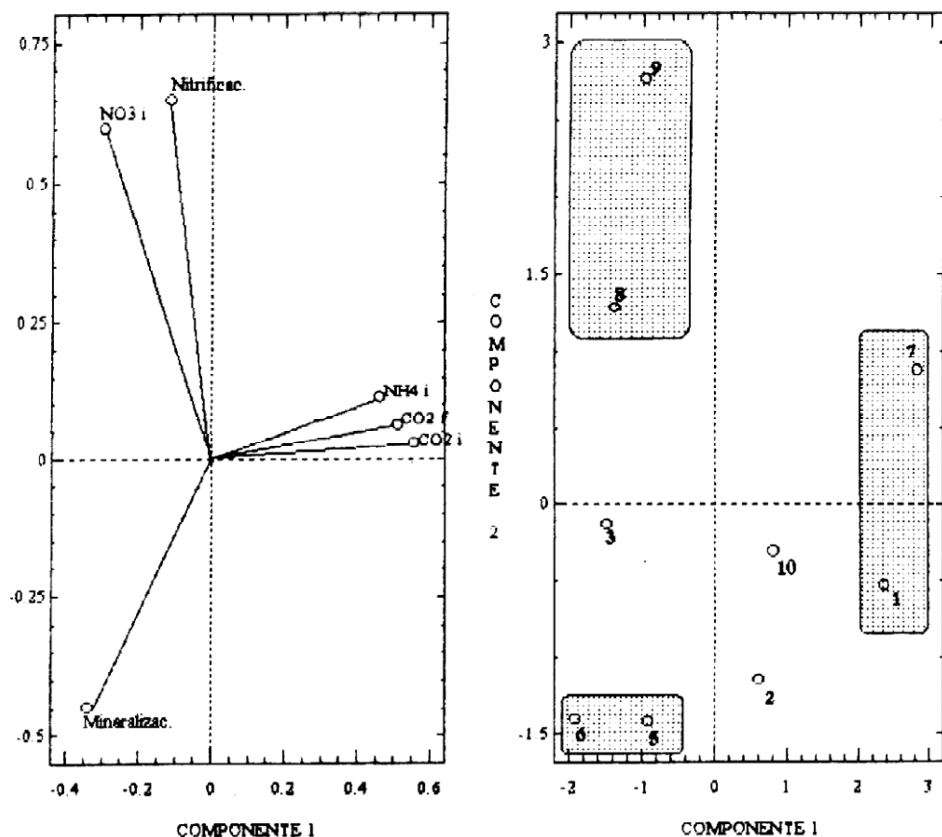
El análisis de conglomerados (Fig. 18), con una visión integrada de todas las variables, nos evidencia la marcada diferencia del sitio 4 con respecto a los demás sitios. Así como las diferencias funcionales de las sabanas arboladas (sitios 5 y 6), determinadas por sus mayores tasas de mineralización, en contraposición con el funcionamiento del sitio 7. De las parcelas sobre las terrazas Qii, con niveles medios en sus tasas de mineralización, se pueden distinguir claramente los grupos afines de los sitios 8 y 9; 1,2; 3,10. Es notorio que los dos sitios de Pagueycito (2 y 3), aunque algunas condiciones edáficas (pobreza de nutrientes) los separan de los otros sitios sobre Qii, funcionalmente guardan similitud, mostrando la importancia del tipo de acumulación sobre el que se encuentren.

#### 8- Análisis excluyendo al sitio 4:

El análisis de componentes principales (Fig. 19), muestra que el componente 1 con una explicación del 50% de la variación total muestra asociadas las variables de CO<sub>2</sub> inicial y final, por lo cual se considera un gradiente de respiración. En este componente se disponen los sitios 1 y 7, con los mayores valores de respiración, seguido del sitio 10. El componente 2 que explica un 32% de la variación total muestra muy asociadas las tasas de nitrificación, mineralización y el NO<sub>3</sub> inicial. Aquí se distribuyen los siguientes sitios conformando dos grandes grupos: 8 y 9 con las tasas de nitrificación más altas y 2,5,6 con tasas de nitrificación muy bajas, en contraste con sus mayores tasas de mineralización en particular para los bancos Qiv (5,6). El sitio 3 no tiene una interpretación clara.

El análisis de conglomerados (Fig. 20) permite apreciar la relación entre los bancos Qii (sitios 2 y 10), cercanía dada por sus valores de respiración, por lo cual luego se unen al grupo de los sitios 1 y 7. También se visualiza la marcada diferencia de los sitios 8 y 9 con respecto a los demás, determinada por sus mayores tasas de nitrificación y contenidos de nitratos iniciales.

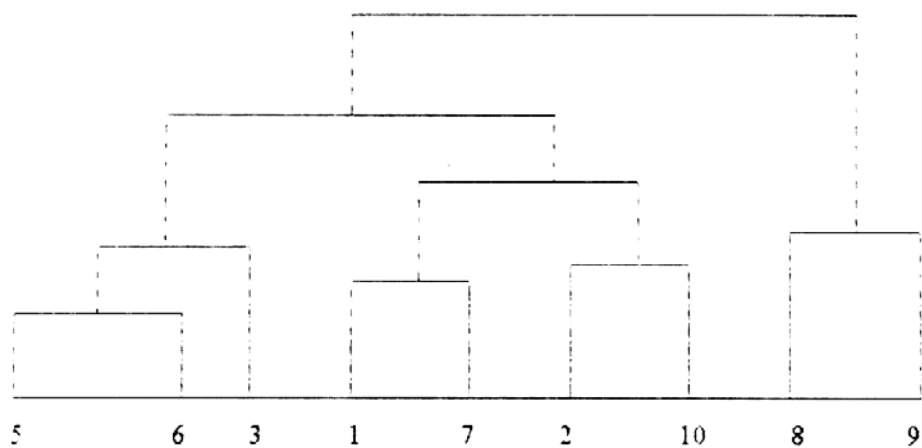
**ORDENAMIENTO DE LOS SITIOS SEGUN VARIABLES FUNCIONALES  
EPOCA DE LLUVIA (SIN PARCELA 4)**



| Correlación Variable-Componentes |              |              | Coeficiente de Determinación |              |
|----------------------------------|--------------|--------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                     | Componente 2 |              | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.9683                           | 0.0402       | CO2 i        | 0.9377                       | 0.0016       |
| 0.8913                           | 0.0866       | CO2 f        | 0.7944                       | 0.0075       |
| 0.8048                           | 0.1597       | NH4 i        | 0.6478                       | 0.0255       |
| -0.5857                          | -0.6280      | Mineralizac. | 0.3430                       | 0.3943       |
| -0.5130                          | 0.8391       | NO3 i        | 0.2631                       | 0.7041       |
| -0.1995                          | 0.9124       | Nitrificac.  | 0.0398                       | 0.9325       |

Figura 19: Análisis de Componentes Principales. El primer componente explica el 50% de la variación total y el segundo el 32% (total 82%).

fig.20: Variables funcionales, Epoca lluvia, sin el sitio 4



SITIOS DE MUESTREO

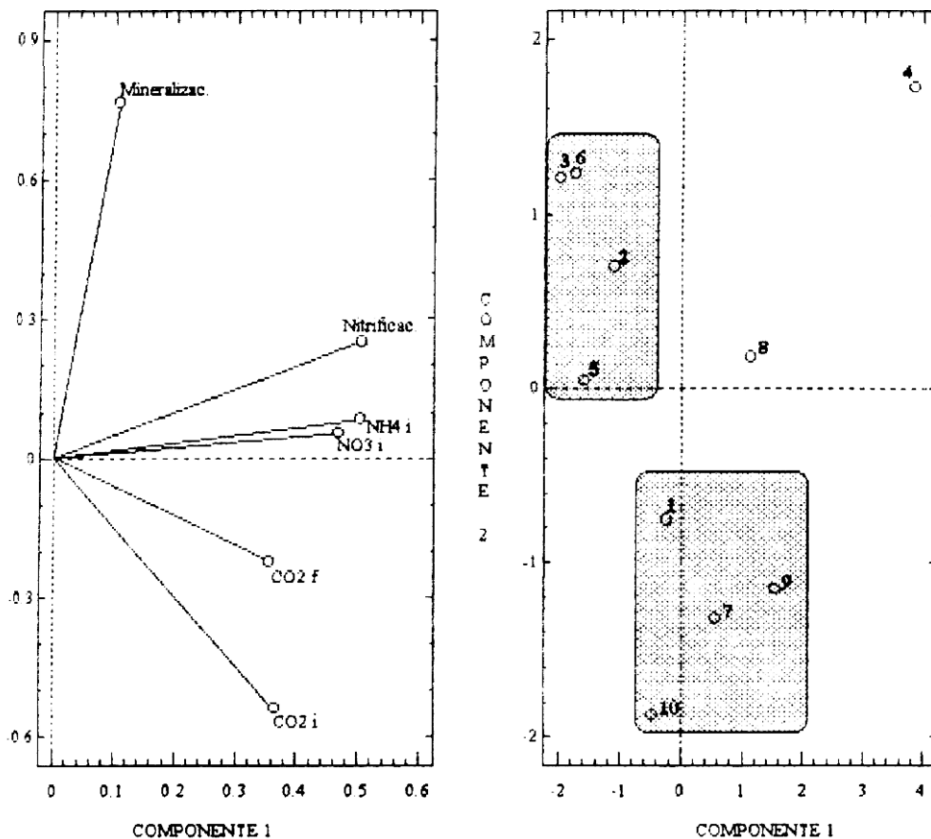
#### 6.4.2 EPOCA DE SEQUIA

A- Análisis con todos los sitios:

El análisis de componentes principales para las variables funcionales de sequía (Fig.21), muestra al componente 1 que explica un 55.4% de la variación total, asociadas las variables: NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>, CO<sub>2</sub> inicial y tasas de nitrificación, siendo interpretado como un gradiente de nitrificación, equivalente al evidenciado para la época de lluvias. Este componente separa nuevamente al sitio 4, sin embargo, los sitios 8 y 9 también se encuentran asociados a dicho componente, lo que no ocurrió en lluvias. Ello nos confirma la consistencia del grupo conformado por las parcelas 8 y 9, de un alto funcionamiento, a nivel respiratorio y de procesos de nitrificación; así como la gran diferencia funcional del sitio 4, con valores muy por encima de los demás (hasta 4 veces).

El componente 2 explica un 25% de la variación total y distribuye los otros sitios en un gradiente de mineralización. Encontrando dos grupos diferenciables: sitios 2,3,5,6 con mayor mineralización y los sitios 1,10,7 y el 9 con menor mineralización y las más altas respiraciones iniciales.

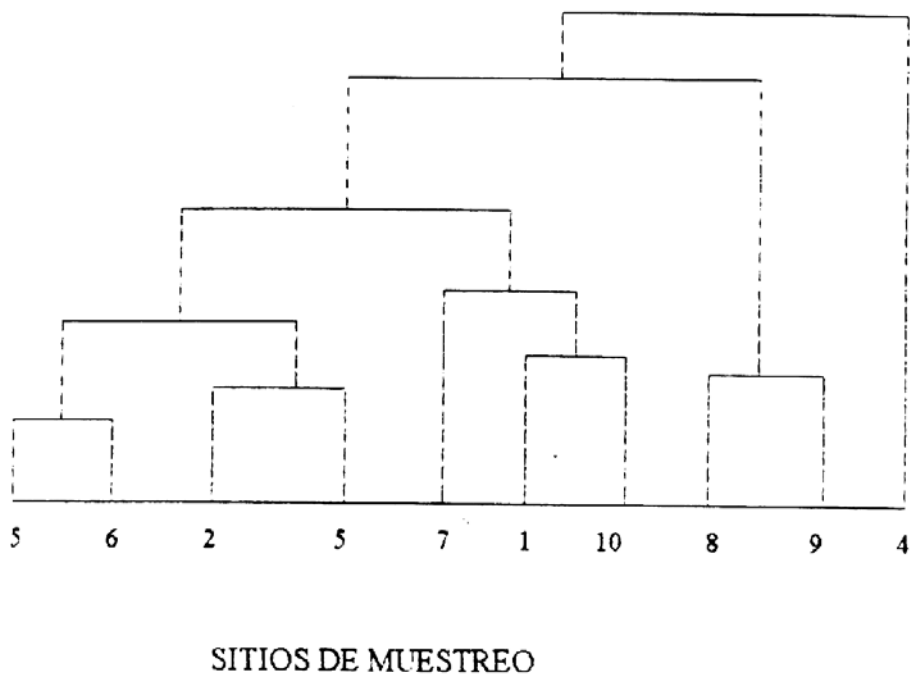
**ORDENAMIENTO DE LOS SITIOS SEGUN VARIABLES FUNCIONALES  
EPOCA DE SEQUIA**



| Correlación Variable-Componentes |              |             | Coeficiente de Determinación |              |
|----------------------------------|--------------|-------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                     | Componente 2 |             | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.6658                           | -0.6626      | CO2 i       | 0.4433                       | 0.4390       |
| 0.6494                           | -0.2743      | CO2 f       | 0.4218                       | 0.0752       |
| 0.9194                           | 0.1038       | NH4 i       | 0.8453                       | 0.0108       |
| 0.1936                           | 0.9441       | Mineralizac | 0.0375                       | 0.8914       |
| 0.8541                           | 0.0670       | NO3 i       | 0.7295                       | 0.0045       |
| 0.9221                           | 0.3078       | Nitrificac  | 0.8504                       | 0.0947       |

**Figura 21: Análisis de Componentes Principales.** El primer componente explica el 55.4 % de la variación total y el segundo el 25 % (total 80.4 %).

fig. 22: Variables funcionales. Epoca sequía



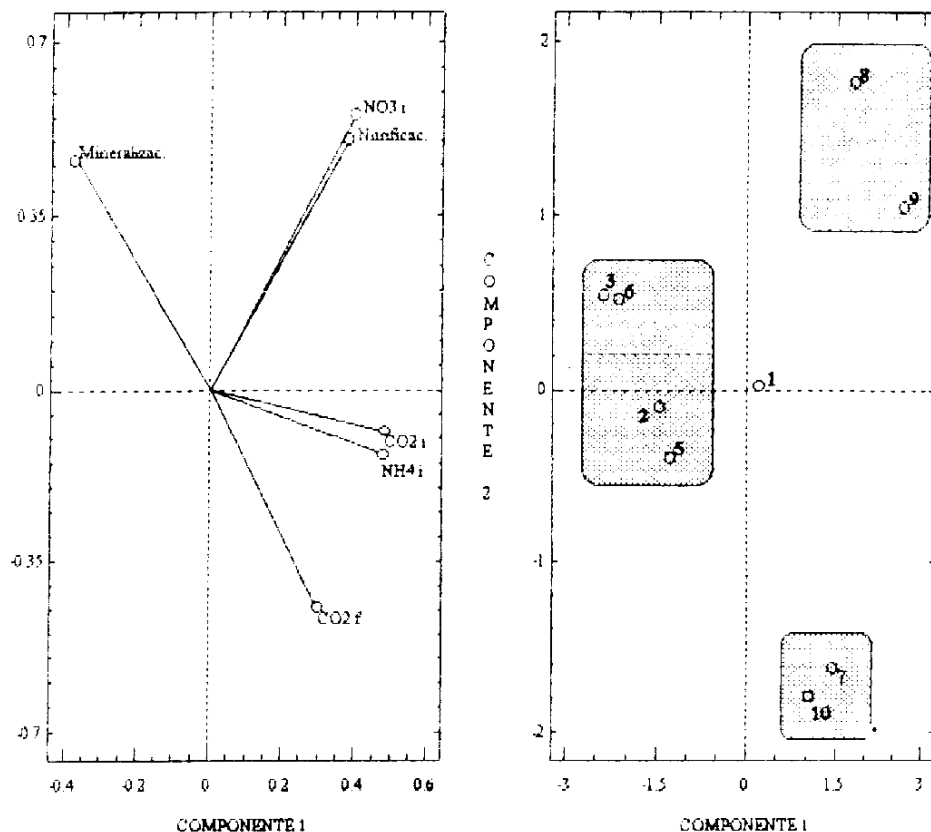
El análisis de conglomerados (Fig. 22), con una visión integral de todas las variables, permitió observar la cercanía entre los sitios 2, 5 y los sitios 3,6 que finalmente conforman un solo grupo; y ver la relativa diferencia entre los bancos  $Q_{ii}$  (1 y 10) y el  $Q_i$  (7).

B- Análisis excluyendo al sitio 4:

Encontramos en el ACP sin incluir la parcela 4 (Fig. 23) al componente 1 con una explicación del 58% de la variación total, asociadas las variables de respiración ( $CO_2$  inicial y las concentraciones de amonio inicial, y con menor peso la variable tasa de nitrificación, y separa a los sitios 8 y 9 del resto, los cuales se caracterizan por sus mayores tasas de nitrificación con respecto a los demás. El componente 2 que explica un 25 % de la variación total tiene asociada la variable de  $CO_2$  final, separa a los sitios 7 y 10 como los de mayor respiración. La variable mineralización también asociada al componente 2 pero con menor peso que el  $CO_2$  final, dispone los sitios 3,6; 2,5 que corresponden a las parcelas con mayores tasas de mineralización en orden descendente respectivamente.

El ACP no permite una clara interpretación para el sitio 1, sin embargo con el análisis de conglomerados (Fig. 24) se

**ORDENAMIENTO DE LOS SITIOS SEGUN VARIABLES FUNCIONALES  
EPOCA DE SEQUIA (SIN PARCELA 4)**



| Correlación Variable-Componente |              |              | Coeficiente de Determinación |              |
|---------------------------------|--------------|--------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                    | Componente 2 |              | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.9030                          | -0.0983      | CO2 i        | 0.8153                       | 0.0097       |
| 0.5624                          | -0.5189      | CO2 f        | 0.3163                       | 0.2693       |
| 0.8953                          | -0.1539      | NH4 i        | 0.8016                       | 0.0237       |
| -0.7005                         | 0.5386       | Mineralizac. | 0.4907                       | 0.2901       |
| 0.7458                          | 0.6446       | NO3 i        | 0.5563                       | 0.4155       |
| 0.7083                          | 0.5858       | Nitrificac.  | 0.5017                       | 0.3431       |

**Figura 23: Análisis de Componentes Principales.** El primer componente explica el 58 % de la variación total y el segundo el 25 % (total 83 %).

fig. 24: Variables funcionales. Epoca sequía. Sin sitio 4.



ve su ubicación entre el grupo 2,3,5,6 y el grupo 7,10, lo cual puede deberse en buena medida a tener medidas de respiración y tasas de mineralización medias. Se corrobora la diferencia del grupo conformado por los sitios del Jardín Botánico (8 y 9).

Después de presentar el análisis por separado para cada época, podemos apreciar, que desde el punto de vista funcional hay dos grupos claramente diferenciables, que corresponden al sitio 4 (indiscutiblemente el de mayor actividad funcional) y el grupo de los sitios 8 y 9. Entre los sitios 2,3,5,6 que conforman otro grupo, se presentan más diferencias, siendo notables para los sitios de Pagueycito, que en la época de sequía se comportan prácticamente como las sabanas arboladas (5 y 6), momento en el cual también coinciden sus condiciones de suelo. En la época de lluvias tienden a parecerse a los otros sitios ubicados sobre las terrazas Qii, lo que es más evidente para el banco (sitio 2) y la semejanza con los bancos 1 y 10, determinada por sus medidas de respiración. Respecto a otro grupo que es posible establecer (sitios 1,10,7) tienen más diferencias en la época de lluvias, particularmente la parcela 7 con una elevada respiración, incluso con respecto a sus cercanas 1 y 10.

En forma general y de acuerdo a las variables que se encuentran asociadas a los componentes en los ACP, vemos que no se aprecian diferencias para cada época, por lo tanto la distribución de los sitios en dos componentes principales es prácticamente la misma. Salvo algunas diferencias entre sitios, ya mencionadas, las afinidades no se alteran, por lo cual se dispuso hacer un único ordenamiento funcional, incluyendo las variables medidas en las dos épocas.

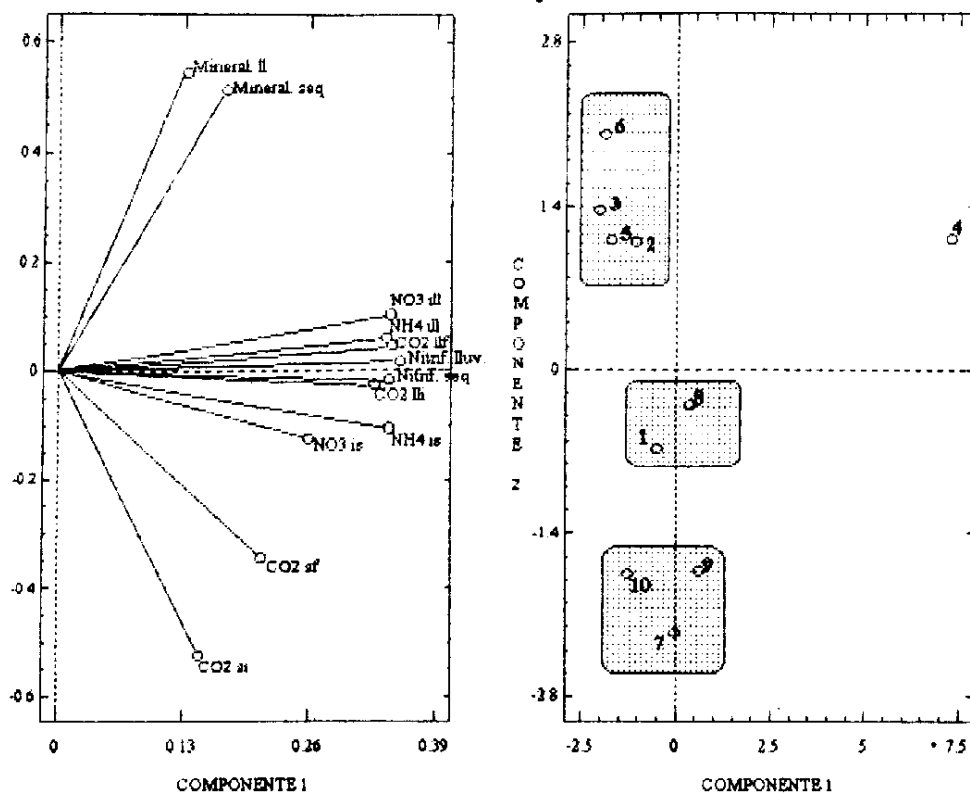
#### 6.4.3 FUNCIONAMIENTO- LUVIA/SEQUIA

##### A- Análisis con todos los sitios:

El análisis de componentes principales para las variables de funcionamiento en las dos épocas (Fig. 25), con un componente 1 que explica un 62% de la variación total, separa al sitio 4 de los demás, por sus altas tasas de nitrificación. El componente 2 explicando el 20% de la variación total, a lo largo del cual se distribuyen los sitios restantes de la siguiente manera:

sitios 2,3,5,6: mayores tasas de mineralización.  
sitios 1,8: Presentan tasas intermedias de mineralización  
sitios 7,9,10: Mientras tienen las tasas de mineralización más bajas, se presentan los valores de respiración más elevados.

**ORDENAMIENTO DE SITIOS SEGUN VARIABLES DE FUNCIONAMIENTO  
EPOCAS DE SEQUIA Y LLUVIA**



| Correlación Variable-Componente |              |            | Coeficiente de Determinación |              |
|---------------------------------|--------------|------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                    | Componente 2 |            | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.40                            | -0.80        | CO2 SE i   | 0.16                         | 0.65         |
| 0.57                            | -0.53        | CO2 SE f   | 0.33                         | 0.28         |
| 0.89                            | -0.04        | CO2 LL i   | 0.80                         | 0.00         |
| 0.94                            | 0.06         | CO2 LL f   | 0.89                         | 0.00         |
| 0.93                            | -0.16        | NH4 SE i   | 0.87                         | 0.02         |
| 0.47                            | 0.78         | Mineral SE | 0.22                         | 0.62         |
| 0.93                            | 0.08         | NH4 LL i   | 0.86                         | 0.00         |
| 0.36                            | 0.83         | Mineral LL | 0.13                         | 0.70         |
| 0.71                            | -0.19        | NO3 SE i   | 0.50                         | 0.03         |
| 0.93                            | -0.03        | Nitrif SE  | 0.88                         | 0.00         |
| 0.94                            | 0.13         | NO3 LL i   | 0.88                         | 0.02         |
| 0.97                            | 0.02         | Nitrif LL  | 0.94                         | 0.00         |

Figura 25: Análisis de Componentes Principales. El primer componente explica el 62.7 % de la variación

fig. 26: Variables funcionamiento. Lluvia/Sequía



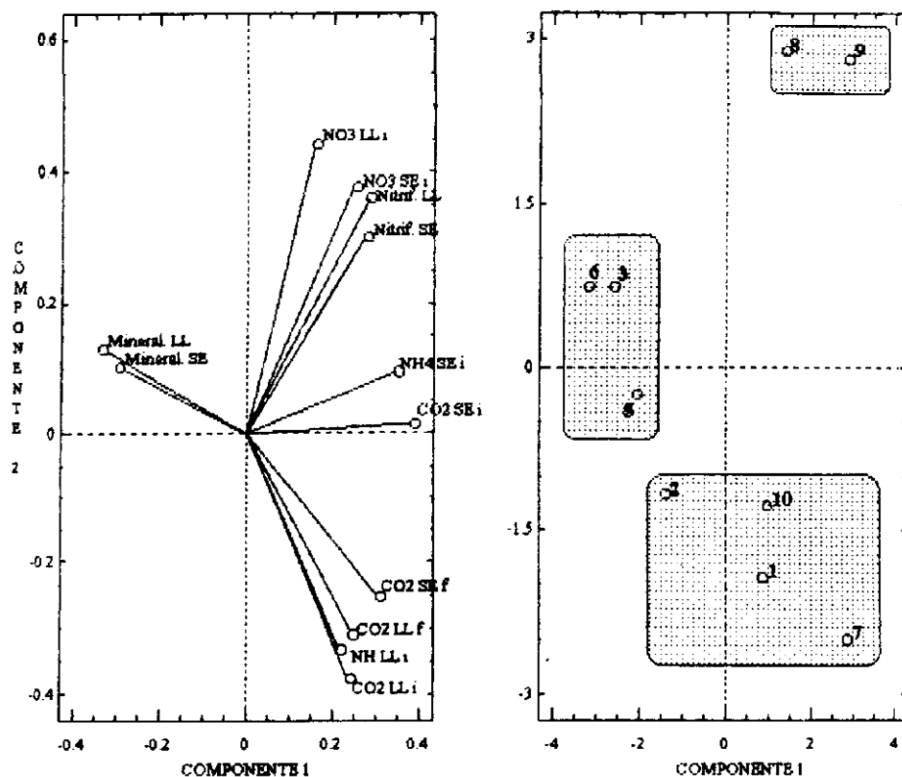
El análisis de conglomerados para las variables funcionales (Fig. 26) nos muestra claramente los sitios más similares entre el gran grupo de afinidad: 1,8; 7,9,10 no bien definido por los componentes principales. Con este análisis integral de las variables encontramos que los bancos Qii del Jardín Botánico (sitios 8 y 9) y los bancos también sobre sedimentos Qii (sitios 1, 10) son diferenciables. En cuanto a los sitios afines 2,3,5,6, aunque las sabanas arboladas (5 y 6) guardan mas similitud, los sitios 2 y 3 siguen mostrando que funcionalmente se acercan a éstas.

Indudablemente el sitio 4, aparece como la parcela con más diferencias funcionales. Presenta los valores mayores en mineralización, nitrificación y en algunas medidas de respiración edáfica. Sus condiciones hídricas, con alto CRH durante todo el año, el alto contenido de materia orgánica, podrían explicar este alto funcionamiento.

#### B- Análisis excluyendo el sitio 4:

Dadas las diferencias evidentes que presenta el sitio 4, se hace necesario incluir este análisis. En el análisis de componentes principales (Fig. 27), encontramos que al componente 1 que explica un 44% de la variación total, están

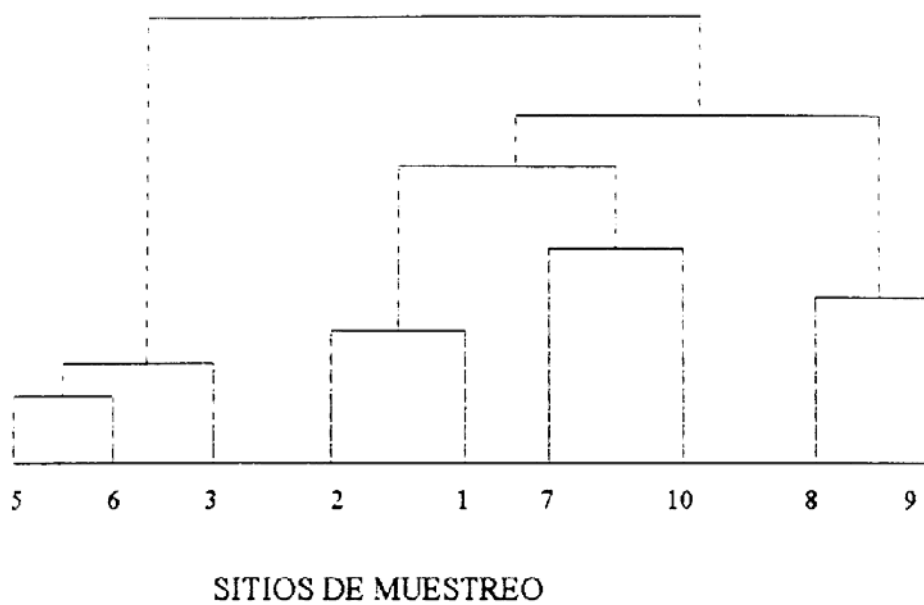
**ORDENAMIENTO DE SITIOS SEGUN VARIABLES FUNCIONALES  
EPOCAS DE SEQUIA Y LLUVIA (SIN PARCELA 4)**



| Correlación Variable-Componente |              |             | Coeficiente de Determinación |              |
|---------------------------------|--------------|-------------|------------------------------|--------------|
| Componente 1                    | Componente 2 |             | Componente 1                 | Componente 2 |
| 0.9065                          | 0.0277       | CO2 SE i    | 0.8217                       | 0.0008       |
| 0.7256                          | -0.4935      | CO2 SE f    | 0.5265                       | 0.2435       |
| 0.5675                          | -0.7336      | CO2 LL i    | 0.3220                       | 0.5381       |
| 0.5835                          | -0.6056      | CO2 LL f    | 0.3405                       | 0.3668       |
| 0.8182                          | 0.1814       | NH4 SE i    | 0.6707                       | 0.0329       |
| -0.6785                         | 0.1978       | Mineral. SE | 0.4603                       | 0.0391       |
| 0.5185                          | -0.6489      | NH4 LL i    | 0.2688                       | 0.4211       |
| -0.7711                         | 0.2499       | Mineral. LL | 0.5946                       | 0.0624       |
| 0.5993                          | 0.7308       | NO3 SE i    | 0.3591                       | 0.5341       |
| 0.6564                          | 0.5838       | Nitrif. SE  | 0.4309                       | 0.3408       |
| 0.3806                          | 0.8576       | NO3 LL i    | 0.1448                       | 0.7355       |
| 0.6717                          | 0.6994       | Nitrif. LL  | 0.4512                       | 0.4892       |

**Figura 27: Análisis de Componentes Principales.** El primer componente explica el 44.9 % de la variación total y el segundo el 31.7 % (total 76.6%). El coeficiente de determinación indica que cantidad de la variación de la variable es explicada por el Componente.

fig.28: Variables funcionales. Sequía/Lluvia, Sin sitio 4.



asociadas las variables mineralización y respiración edáfica inicial de sequía. Los sitios 3,6,5 son los mejor explicados por este componente, presentan las tasas más altas de mineralización y los menores valores de respiración edáfica inicial en sequía.

El componente 2, que explica un 31.7% de la variación total, tiene asociadas las variables nitratos y nitrificación, permite ver mejor la afinidad entre los sitios 8 y 9 que se ubican en el extremo superior del gradiente (altos valores de nitratos y tasas de nitrificación) y se separan de los sitios 1, 7, 10 que ahora muestran mayor similitud entre sí (alto CO<sub>2</sub>f y CO<sub>2</sub>i de lluvia), ubicándose al extremo opuesto del grupo anterior.

El sitio 2, banco alto de Pagueycito, no muestra un comportamiento claro, es difícil, por lo tanto, relacionarlo con los otros sitios.

Complementando la información aportada por los componentes, el análisis integral que da el conglomerado (Fig. 28), muestra que el sitio 2 tiene más semejanzas con los otros bancos 1 y 10 que con los sitios 5 y 6, como se determinaba al incluir al sitio 4 dentro del análisis. Inclusive está más cerca de las parcelas 8 y 9.

## 7. COMPOSICION Y DIVERSIDAD

### 7.1 RELACION ENTRE COMPOSICION FLORISTICA- DIVERSIDAD ESPECIFICA- DIVERSIDAD FUNCIONAL

Aún cuando los ecosistemas de sabana son considerados de baja riqueza florística comparados con otros sistemas tropicales, podemos destacar el significativo número de especies que se censaron en el presente trabajo, si se tiene presente la limitada área geográfica donde este se desarrolló.

En el conjunto de los 10 sitios de muestreo se encontró un total de 150 especies (Anexo 1), con poca variación en el número de especies por parcelas, entre 26 para el sitio 2 y 41 especies para el sitio 6, a excepción del sitio 1 con solo 13 especies (Tabla 8). En cuanto a la diversidad específica, vemos que los mayores índices se presentan en las parcelas 5 y 6, caracterizadas también por su abundancia de especies, mientras que los sitios 1,7,10 tienen los índices de diversidad específica más bajos y corresponden a las parcelas con una especie dominante, lo cual se podría comparar con un sistema de pastura, por lo que parece razonable este resultado.

Tabla No. 8: Diversidad específica

| Parcelas |          | No. Especies | Suma de Frecuencias | Indice de diversidad Especifica |         |         |         |
|----------|----------|--------------|---------------------|---------------------------------|---------|---------|---------|
| No.      | Tipo     |              |                     | Shanon                          | Hill N1 | Simpson | Hill N2 |
| 1        | Eco Q2H  | 13           | 3.06                | 1.58                            | 4.85    | 0.74    | 3.89    |
| 2        | Eco BPQ2 | 26           | 4.73                | 2.52                            | 12.37   | 0.90    | 9.71    |
| 3        | Bj PQ2   | 40           | 6.43                | 3.12                            | 22.65   | 0.95    | 18.18   |
| 4        | Bj PSQ4  | 33           | 3.49                | 2.52                            | 12.43   | 0.87    | 7.69    |
| 5        | Arb. AQ4 | 36           | 6.57                | 2.96                            | 19.30   | 0.93    | 14.29   |
| 6        | Arb. CQ4 | 41           | 5.30                | 3.15                            | 23.34   | 0.95    | 18.87   |
| 7        | Eco Q1H  | 29           | 2.85                | 2.35                            | 10.49   | 0.83    | 5.95    |
| 8        | Eco Q2P  | 39           | 4.64                | 2.81                            | 16.61   | 0.92    | 11.76   |
| 9        | Eco Q2Pm | 28           | 3.00                | 2.40                            | 11.02   | 0.85    | 6.88    |
| 10       | Eco Q2H  | 27           | 2.19                | 2.17                            | 8.76    | 0.76    | 4.18    |

Tabla 9: Frecuencias relativas de grupos funcionales

| Grupo Funcional | Sitios de muestreo |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-----------------|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                 | 1                  | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   |
| G. Perennes     |                    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| A Precoces      |                    | 0.01 | 0.06 |      | 0.11 | 0.17 |      |      |      |      |
| B Tempranas     |                    | 0.39 | 0.21 | 0.43 | 0.17 | 0.10 | 0.05 | 0.26 | 0.34 |      |
| C Intermedias   |                    |      |      |      | 0.11 | 0.14 |      |      |      |      |
| D Tardías       | 0.36               |      | 0.10 | 0.13 | 0.07 | 0.06 | 0.36 | 0.00 |      | 0.48 |
| E G. Anuales    |                    |      | 0.02 | 0.00 |      |      |      | 0.01 | 0.02 |      |
| F Cyperáceas    | 0.24               | 0.16 | 0.15 | 0.07 | 0.16 | 0.13 | 0.01 | 0.15 | 0.20 | 0.10 |
| Leguminosas     |                    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| G Perennes      | 0.34               | 0.19 | 0.00 | 0.01 | 0.10 | 0.09 | 0.10 | 0.15 | 0.07 | 0.12 |
| H Anuales       | 0.03               |      |      |      | 0.01 | 0.00 | 0.07 | 0.15 | 0.16 | 0.17 |
| Otras hierbas   |                    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| I Perennes      | 0.02               | 0.03 | 0.19 | 0.06 | 0.17 | 0.18 | 0.29 | 0.04 | 0.03 | 0.07 |
| J Anuales       | 0.01               | 0.22 | 0.23 | 0.29 | 0.07 | 0.10 | 0.13 | 0.23 | 0.15 | 0.05 |
| K Leñosas       |                    |      |      |      | 0.03 | 0.01 |      |      |      | 0.00 |
| L Acuáticas     |                    |      | 0.04 |      |      |      |      |      |      |      |

De los 12 grupos funcionales establecidos (Tabla 9), se encontró que en cuanto a representación por parcela, los sitios 5 y 6 con 10 grupos funcionales son los de mayor riqueza y los sitios 1 y 2 los de menor riqueza. Esto nos muestra que no hay una gran variación desde el punto de vista de cantidad; sin embargo los tipos de grupos funcionales en cada sitio y/o su dominancia muestran diferencias. Las gramíneas anuales se presentan en los sitios 3,4,8,9, aunque en ninguno de los casos como dominantes; mientras las hierbas anuales aparecen en todas las parcelas, con dominancia en el sitio 3, seguido por los sitios 4,8,9 que a su vez van a corresponder a los que presentan dominancia del grupo funcional B (tempranas).

Los índices de diversidad funcional tienen el mismo comportamiento que los de diversidad específica, reportándose los mayores para los sitios 5 y 6, siguiéndoles el sitio 3 (Figura 30). Sin embargo la variación entre los diferentes sitios es menor que con respecto a la diversidad específica, lo cual posiblemente tiene que ver con el número de grupos funcionales con las mayores frecuencias, que varía de 2 a 3 por sitio. Por otra parte, en los sitios 5 y 6 la diversidad funcional está determinada por la dominancia y variedad de gramíneas perennes, junto a la abundancia de hierbas perennes. Mientras en el sitio 3, son las hierbas anuales las determinantes, lo cual está relacionado con el mosaico de

Tabla No. 10: Índices de Diversidad Funcional

| Parcelas |          | No. Grupos Func. | Diversidad Funcional |         |
|----------|----------|------------------|----------------------|---------|
| No.      | Tipo     |                  | Simpson              | Hill N2 |
| 1        | Bco Q2H  | 6                | 0.697                | 3.30    |
| 2        | Bco BPQ2 | 6                | 0.736                | 3.79    |
| 3        | Bj PQ2   | 9                | 0.830                | 5.88    |
| 4        | Bj PSQ4  | 7                | 0.703                | 3.37    |
| 5        | Arb. AQ4 | 10               | 0.870                | 7.69    |
| 6        | Arb. CQ4 | 10               | 0.866                | 7.46    |
| 7        | Bco Q1H  | 6                | 0.756                | 4.10    |
| 8        | Bco Q2P  | 8                | 0.807                | 5.18    |
| 9        | Bco Q2Pm | 7                | 0.781                | 4.57    |
| 10       | Bco Q2H  | 7                | 0.706                | 3.40    |

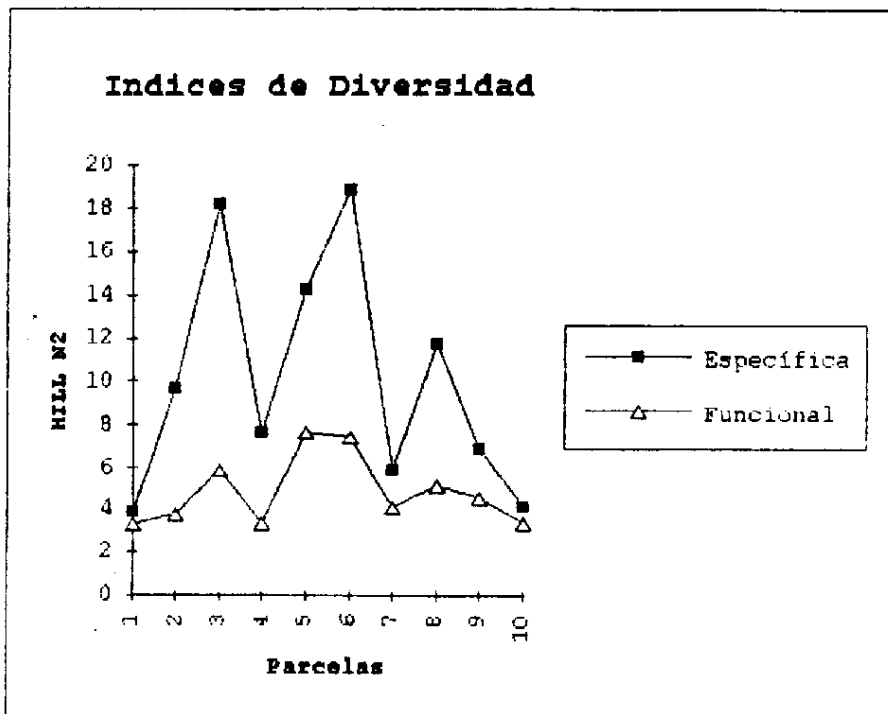


Figura 30: Índices de Diversidad (N2), Específico y Funcional para cada sitio

habitats que se presentan en el sitio, para esta época. Esto nos lleva a la relación entre riqueza de especies/diversidad específica y riqueza funcional/ diversidad funcional (Tabla 10).

## 7.2 ORDENAMIENTO COMPOSICION FLORISTICA

El Análisis de Componentes Principales en base a la composición de las parcelas (Fig. 31), muestra en el Componente 1, que explica un 23% de la variación total, asociados los sitios 1,7,10 que presentan en común la dominancia de Hyparrhenia rufa. Podría definirse como un gradiente de dominancia de especies, encontrando en un extremo los sitios con una especie dominante y menor riqueza (1,7,10), sigue el sitio 9 con la dominancia de Panicum maximum, y con diversidad mayor debido a la ocurrencia de otras especies (leguminosas). Al extremo opuesto de este eje se ubican las parcelas 3,4,5 y 6, de alta riqueza florística.

En el Componente 2, que explica un 19% de la variación total, están asociadas las parcelas correspondientes a los bajíos (3,4) y opuestas a éstas las sabanas arboladas (5,6). Este eje puede ser interpretado como un gradiente topográfico. Encontrando desde las especies típicas de bajío como son

Leersia hexandra, Brachiaria decumbens y Reimarochloa acuta (gramíneas perennes), y además tienen en común presencia de gramíneas anuales; siguiendo por las especies de los bancos sobre terrazas Qii, hasta llegar a los bancos Qiv (sabanas arboladas 5,6) con sus especies comunes Axonopus affinis y Ruellia geminiflora (gramíneas perennes, hierbas perennes).

Como resultado de la separación de ambos ejes, las sabanas se asocian claramente en cuatro grupos:

1. Las sabanas estacionales dominadas por Hyparrhenia rufa (1,7,10), sometidas a diferentes manejos de pastoreo/corte, corte no periódico y quema respectivamente. Lo que muestra la amplia competitividad de esta especie introducida.

2. Las sabanas arboladas (5 y 6), sometidas al mismo manejo, presentaron en común a Axonopus affinis, entre las dominantes. Además de Ruellia geminiflora y Axonopus canescens, en el sitio 5 y Trachypogon vestitus en el 6. Los géneros Andropogon, Axonopus y Trachypogon son de amplia distribución en sabanas estacionales Sarmiento (1992). Otras especies exclusivas de estos sitios fueron: Andropogon hypoginus, Ichtyotere terminalis, Leptocoryphium lanatum, Pavonia speciosa.

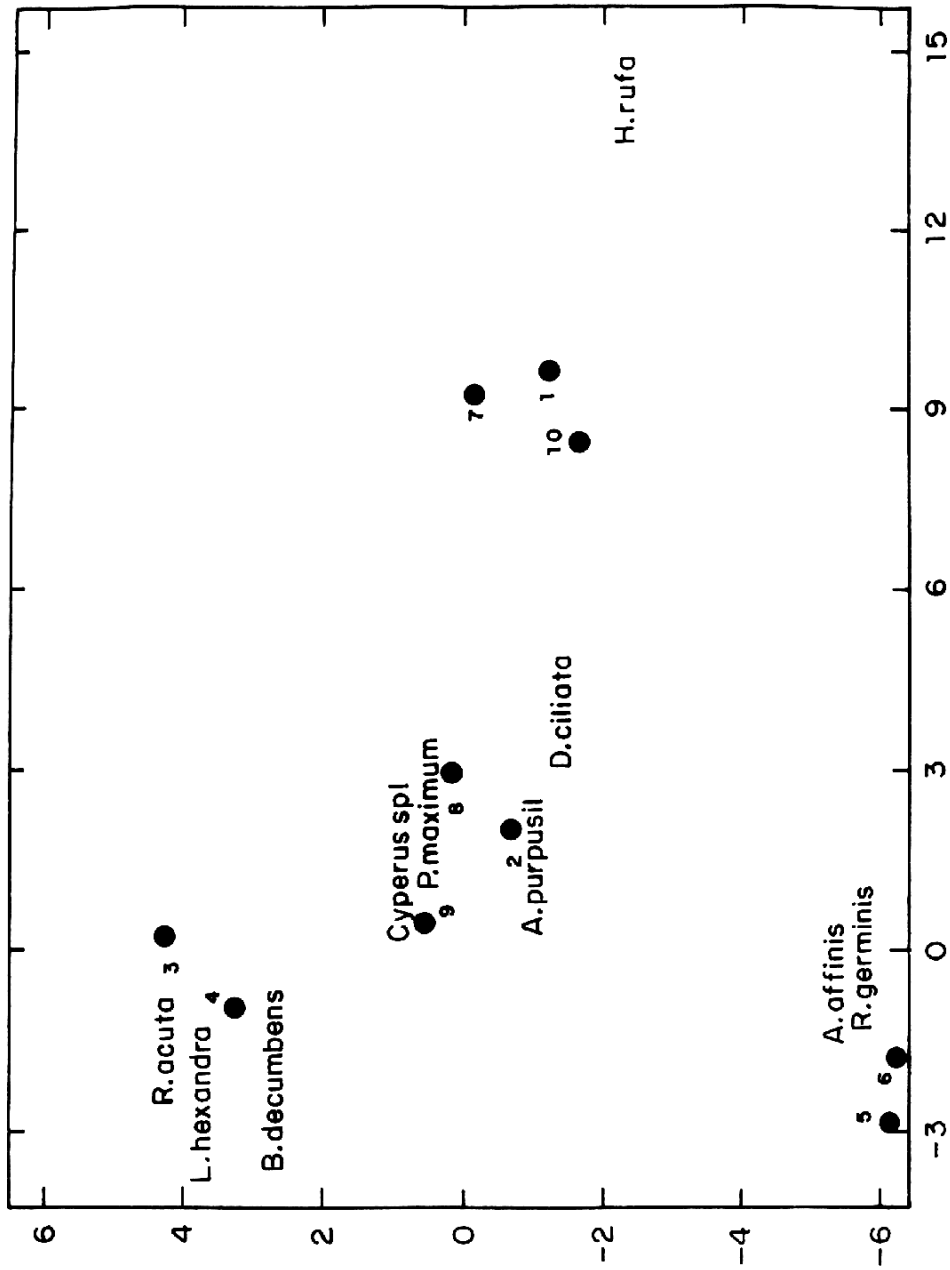


Figura 31. Ordenamiento de especies según los sitios.

y Tephrosia adunca.

3. Las sabanas estacionales Qii (2, 8 y 9). El sitio 2 sometido a sobrepastoreo guarda relación en composición con el sitio 8, por la dominancia de Paspalum plicatulum, considerado una especie de hábitats sometidos a disturbios (Sarmiento, 1990). Mientras los sitios 8 y 9, con un mismo manejo de cortes periódicos tienen como especies exclusivas a Sphilanthes barinensis (dominante en el 8), Axonopus compressus y Compuesta sp2 sp3 y Panicum maximun (dominante en el 9). En común para los tres sitios está Croton sp. y P. plicatulum.

4. Las sabanas hiperestacionales (3 y 4), sometidas a sobrepastoreo y pastoreo respectivamente, tienen como especies dominantes a Leersia hexandra y Reimarochloa acuta. En la parcela 4 la especie con mayor frecuencia fue la forrajera Brachyaria decumbens.

### 7.3 COMPOSICION E INDICES DE DIVERSIDAD

Relacionando los grupos establecidos en el ACP y los respectivos índices de diversidad (Fig. 32), no surge un patrón claro como el que se percibe al comparar con el ordenamiento ambiental y funcional. De los sitios afines establecidos en esos ordenamientos se confirman dos: las parcelas 1, 7 y 10 muy relacionadas en su composición presentan los índices (Hill N1, N2) menores; en contraposición con el grupo de las terrazas Qiv (5 y 6), con los índices (Hill N1, N2) más altos.

Los demás sitios no muestran un patrón fácilmente interpretable, es así como los bajíos 3 y 4, de Paguaycito y Palma Sola respectivamente, cuyas condiciones edáficas y funcionales son muy diferentes, quedan próximos por su composición, sin embargo no presentan relación con sus índices de diversidad. Los cambios en diversidad son explicados por la abundancia de los grupos funcionales (I,J) en el sitio 3. Lo cual implica que el manejo además de ejercer un gran efecto en la variabilidad ambiental y funcional es básica en las diferencias en la diversidad específica y funcional de estos ecosistemas.

Entre los bancos Qii (sitios 8 y 9), de condiciones de suelo y funcionamiento similares, únicamente es posible

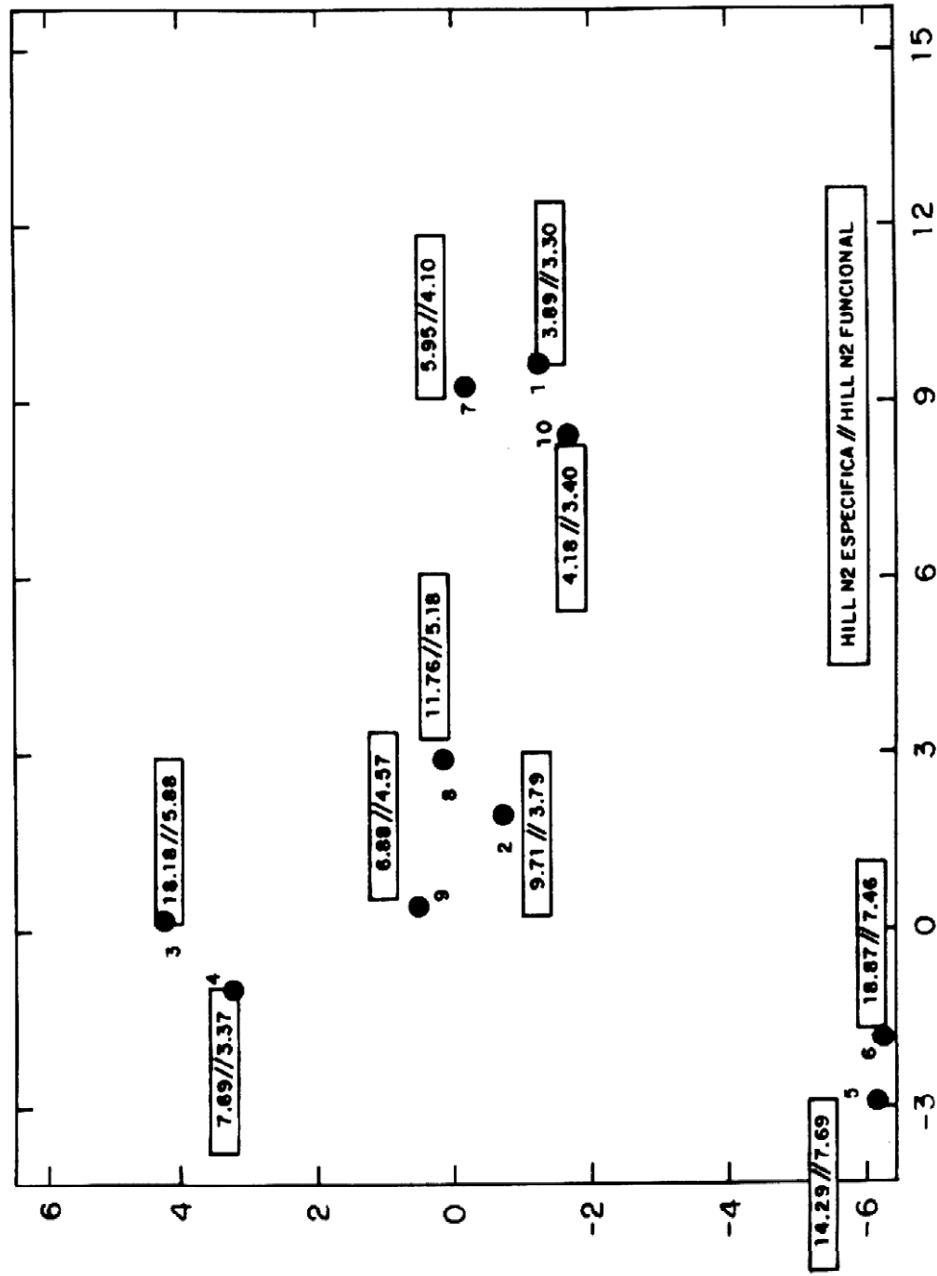


Figura 32.- Ordenamiento de especies según los sitios. Con índices de diversidad específica y funcional.

encontrar que tienen algunas especies comunes, pero no guardan esta misma afinidad en su diversidad. Lo mismo ocurre con el banco de Pagueycito (sitio 2), con especies comunes con los otros bancos Qii, particularmente con el sitio 8, con quien tiene en comun la dominancia de la especie Paspalum plicatulum, así como la presencia de gramíneas anuales, también comunes para los bajíos (3 y 4), sin embargo, su diversidad puede considerarse en nivel medio.

En general se puede deducir que no hay una relación muy clara entre composición y diversidad, debido a que otros factores como el manejo intervienen en esta relación.

## 8. INTERRELACIONES

### 8.1 CONDICIONES AMBIENTALES (SUELO)- DIVERSIDAD- MANEJO

En la Figura 33 se muestra la disposición de las parcelas en los dos componentes y sus respectivos índices de diversidad y características de manejo. Encontramos que los sitios que se encuentran bajo condiciones ambientales (edáficas) similares, también presentan índices de diversidad cercanos; es así como el grupo de los sitios 3,5,6 presentan altos índices de Hill-N2. Sin embargo, como se había dicho anteriormente, los grupos de especies dominantes y que determinan la diversidad funcional de los sitios 5 y 6 son los mismos (gramíneas perennes y herbáceas perennes), que son especies adaptadas al fuego. Mientras el sitio 3, otro tipo de sabana (Hiperestacional) y sometido al sobrepastoreo, tiene predominancia de los grupos de hierbas anuales. Esto sugiere que la alta diversidad específica y funcional es resultado de la partición de recursos por las especies a lo largo de un eje climático-topográfico (Sarmiento 1983 b).

En los sitios 5 y 6 se ve el efecto del fuego anual que favorece la evolución de especies adaptadas a los ecosistemas de sabana.

ORDENAMIENTO DE SITIOS SEGUN CONDICIONES EDAFICAS  
CON SUS INDICES DE DIVERSIDAD

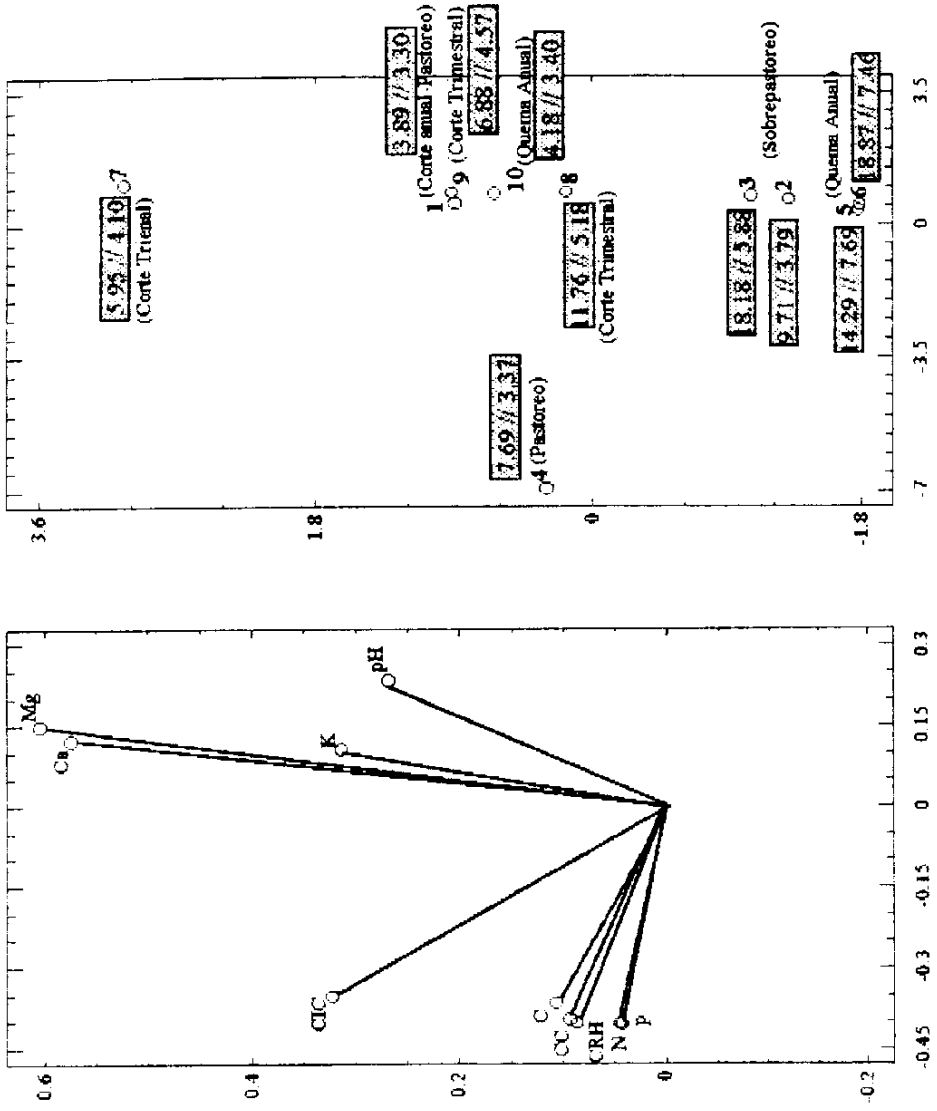


Figura 33:  
Ordenamiento con  
indices de Diversidad y  
Manejo.

HILL-N2 ESPECIFICA // HILL-N2 FUNCIONAL

Respecto a los sitios 8 y 9, que presentan condiciones de suelo similares e igual manejo, vemos que tienen diferencias en su diversidad específica y funcional. Esto nos indica la importancia de la historia del sitio en la dinámica de la comunidad de especies (Tilman, 1987), ya que la parcela 9 por una parte tiene menor tiempo sin fertilizantes y está dominada por la especie introducida Panicum maximum, lo que decrece la diversidad de esta sabana.

Las parcelas 1 y 10 aunque con manejos diferentes, están en condiciones ambientales muy similares y presentan los índices de Hill-N2 más bajos, junto con el sitio 7. En el análisis de conglomerados se unen los tres, que tienen la característica de tener H. rufa como dominante.

El sitio 4 presenta un índice de diversidad intermedio, no obstante el estar en mejores condiciones hídricas y tener un manejo moderado, lo cual implica que hay más factores involucrados en la diversidad.

El efecto directo del manejo sobre las condiciones edáficas se evidenció en los sitios 2 y 3, que no obstante estar sobre la terraza Qii, presentan un déficit de fósforo y minerales que los acerca a los sitios de suelos más pobres (5 y 6) sobre terrazas Qiv. Esto refuerza lo dicho por Holt

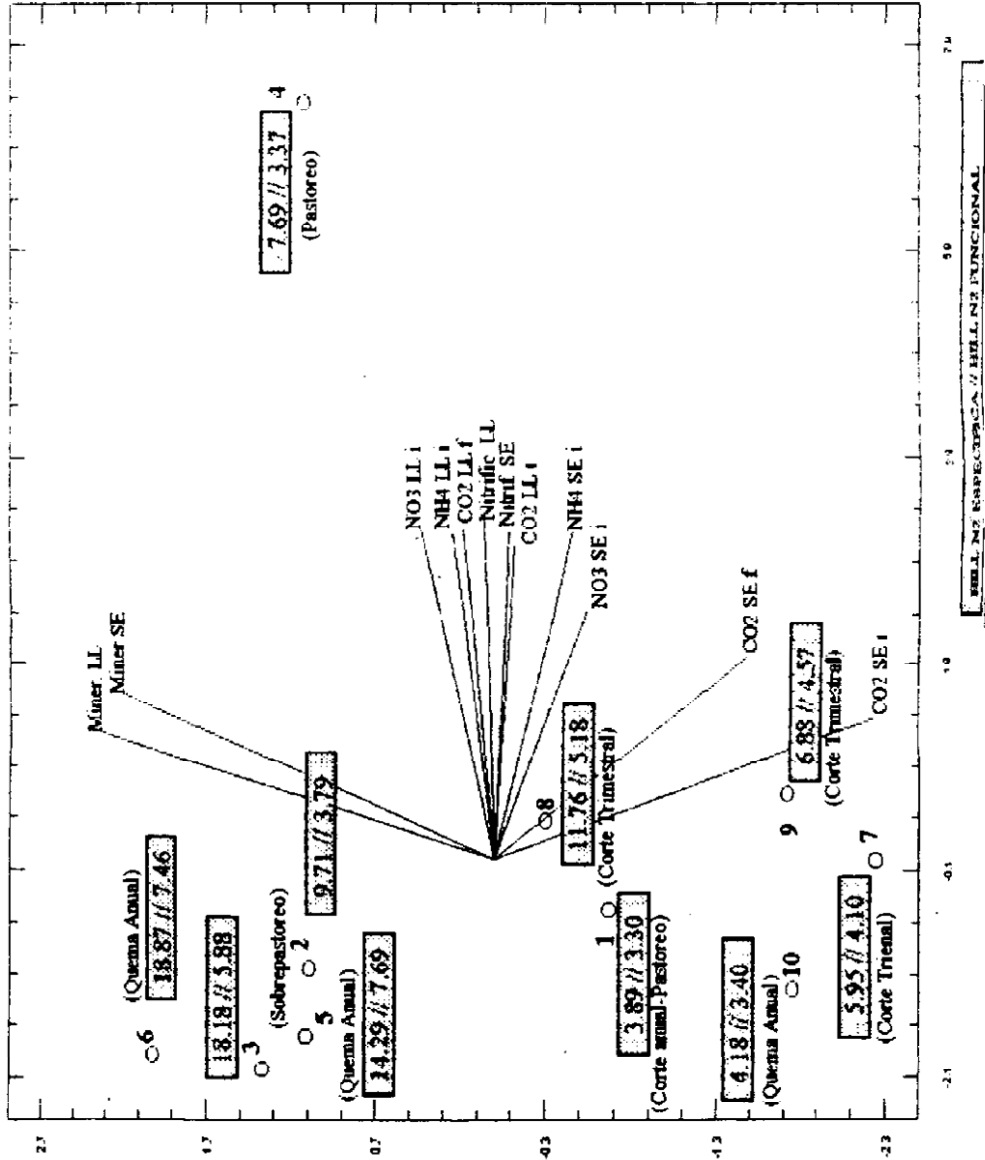
& Coventry (1990) sobre la acción erosiva del sobrepastoreo, principalmente en ecosistemas bajo alta presión de uso.

En general para las variables edáficas o ambientales de los sitios muestreados, es posible establecer ciertos patrones de comportamiento. Se percibe claramente que las características de cada suelo como su contenido de nutrientes, capacidad de intercambio catiónico y condiciones hídricas también determinadas por el tipo de relieve, son fundamentales en la diversidad específica y funcional, tenemos el caso de grupos afines muy consistentes, como son los sitios 5,6; 1,10. No obstante no es factible encontrar un patrón de diversidad bien definido que nos indique su aumento o disminución de acuerdo con las condiciones de riqueza o pobreza de los suelos, porque el manejo actual y pasado tienen también un papel importante en la diversidad.

## **8.2 FUNCIONAMIENTO- DIVERSIDAD- MANEJO**

Representando graficamente los índices de diversidad en el ordenamiento de componentes principales (Fig. 34), encontramos un cierto patrón en los grupos conformados a lo largo del gradiente de mineralización, descritos anteriormente: los sitios 5 y 6, con altas tasas de mineralización presentan índices de diversidad específica y funcional también altos.

ORDENAMIENTO FUNCIONAL DE LOS SITIOS.  
CON SUS INDICES DE DIVERSIDAD Y EL MANEJO



Asímismo el sitio 3, funcionalmente próximo a los anteriores, aunque no en tasas de mineralización, también tiene alta diversidad, notándose más un efecto del manejo en su funcionamiento y diversidad.

Mientras ocurre lo contrario en los sitios con menores tasas de mineralización. Las sabanas tienen en común la dominancia de H. rufa, por consiguiente hay una disminución en la variedad de gramíneas nativas y en la diversidad (sitios 1,7,10).

Nuevamente se aprecia la diferencia que marca la dominancia de P. maximum en la parcela 9, al distanciarla en diversidad de su cercano funcional, sitio 8, lo cual como ya se dijo, tiene que ver con el tipo de manejo que ha recibido.

De acuerdo con lo anterior y relacionando también con el tipo de manejo, vemos que los sitios con el mismo manejo y en suelos con condiciones similares, presentan un funcionamiento similar, tenemos los sitios 5 y 6. El tipo de vegetación también influye, ya que sitios con diferente manejo pero con una misma especie dominante presentan funcionamiento semejante. Si bien se presentan diferencias en cuanto al funcionamiento dependiendo de las características edáficas de cada uno de los sitios, el manejo influye como se evidencia en el parecido

encontrado entre el sitio 3, bajío ubicado en una terraza Qii, con los 5 y 6 (Qiv). Además de estas relaciones entre manejo - funcionamiento y diversidad- funcionamiento es posible detectar como el manejo afecta la diversidad, encontrando altos índices específico y funcional en el sitio 3 sometido a sobrepastoreo.

### **8.3 FUNCIONAMIENTO- CONDICIONES AMBIENTALES**

#### **8.3.1 ANALISIS DE CORRELACION FUNCIONAMIENTO-SUELOS**

Con el fin de dilucidar la estrecha relación entre funcionamiento y condiciones edáficas, se hizo la correlación entre todas las variables ambientales y funcionales, para cada época, de manera que fuera posible visualizar cuales de estas variables estaban operando (Tablas 11 y 12).

Los resultados mostraron que hay una alta correlación entre las variables ambientales y las funcionales, lo cual ratifica lo expuesto anteriormente en los análisis de Componentes principales y de conglomerados para funcionamiento y para suelos en cada época, donde se establecieron grupos homogéneos en los distintos ordenamientos.

Tabla 12: Tabla de Correlación entre Variables de Funcionamiento y Suelos. Epoca de Lluvia

|              | CO2 LL | CO2 LL | NH4 LL | Miner. LL | NO3 LL | Nitrific. LL | pH LL | C LL  | N LL  | P LL  | C/C LL |
|--------------|--------|--------|--------|-----------|--------|--------------|-------|-------|-------|-------|--------|
| CO2 LL       | 1      |        |        |           |        |              |       |       |       |       |        |
| CO2 LL       | 0.98   | 1      |        |           |        |              |       |       |       |       |        |
| NH4 LL       | 0.94   | 0.96   | 1      |           |        |              |       |       |       |       |        |
| Miner. LL    | 0.28   | 0.4    | 0.39   | 1         |        |              |       |       |       |       |        |
| NO3 LL       | 0.75   | 0.83   | 0.88   | 0.44      | 1      |              |       |       |       |       |        |
| Nitrific. LL | 0.77   | 0.85   | 0.85   | 0.36      | 0.97   | 1            |       |       |       |       |        |
| pH LL        | -0.29  | -0.43  | -0.44  | -0.79     | -0.51  | -0.51        | 1     |       |       |       |        |
| C LL         | 0.94   | 0.94   | 0.91   | 0.45      | 0.75   | 0.72         | -0.3  | 1     |       |       |        |
| N LL         | 0.89   | 0.94   | 0.94   | 0.57      | 0.92   | 0.88         | -0.55 | 0.9   | 1     |       |        |
| P LL         | 0.84   | 0.9    | 0.94   | 0.54      | 0.96   | 0.92         | -0.59 | 0.82  | 0.98  | 1     |        |
| C/C LL       | 0.9    | 0.91   | 0.94   | 0.15      | 0.86   | 0.88         | -0.33 | 0.78  | 0.86  | 0.89  | 1      |
| Ca LL        | 0.08   | -0.03  | -0.04  | -0.79     | -0.27  | -0.13        | 0.43  | -0.14 | -0.29 | -0.27 | 0.18   |
| Mg LL        | 0.03   | -0.09  | -0.12  | -0.87     | -0.25  | -0.1         | 0.51  | -0.21 | -0.29 | -0.28 | 0.15   |
| K LL         | -0.13  | -0.12  | -0.19  | -0.4      | 0.03   | 0.19         | 0.16  | -0.17 | -0.13 | -0.12 | -0.03  |
| C LL         | 0.88   | 0.92   | 0.96   | 0.42      | 0.91   | 0.86         | -0.41 | 0.86  | 0.92  | 0.93  | 0.9    |
| CRH LL       | 0.89   | 0.93   | 0.97   | 0.45      | 0.91   | 0.86         | -0.41 | 0.89  | 0.95  | 0.95  | 0.91   |

|        | Ca LL | Mg LL | K LL  | CC LL | CRH LL |
|--------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Ca LL  | 1     |       |       |       |        |
| Mg LL  | 0.92  | 1     |       |       |        |
| K LL   | 0.26  | 0.5   | 1     |       |        |
| CC LL  | -0.15 | -0.24 | -0.28 | 1     |        |
| CRH LL | -0.18 | -0.25 | -0.27 | 0.99  | 1      |

TABLA 11: Tabla de Correlación entre Variables de Funcionamiento y Suelos. Epoca de Sequía

|               | CO2 SEI | CO2 SEI | NH4 SEI | Miner. SEI | NO3 SEI | Nitrific. SEI | pH SEI | C SEI | N SEI | P SEI | CIC SEI |
|---------------|---------|---------|---------|------------|---------|---------------|--------|-------|-------|-------|---------|
| CO2 SEI       | 1       |         |         |            |         |               |        |       |       |       |         |
| CO2 SEI       | 0.47    | 1       |         |            |         |               |        |       |       |       |         |
| NH4 SEI       | 0.5     | 0.6     | 1       |            |         |               |        |       |       |       |         |
| Miner. SEI    | -0.46   | -0.06   | 0.26    | 1          |         |               |        |       |       |       |         |
| NO3 SEI       | 0.59    | 0.24    | 0.7     | 0.18       | 1       |               |        |       |       |       |         |
| Nitrific. SEI | 0.39    | 0.49    | 0.84    | 0.44       | 0.83    | 1             |        |       |       |       |         |
| pH SEI        | 0.22    | -0.07   | -0.58   | -0.76      | -0.34   | -0.63         | 1      |       |       |       |         |
| C SEI         | 0.15    | 0.47    | 0.87    | 0.59       | 0.48    | 0.83          | -0.8   | 1     |       |       |         |
| N SEI         | 0.13    | 0.48    | 0.87    | 0.58       | 0.48    | 0.82          | -0.81  | 1     | 1     |       |         |
| P SEI         | 0.28    | 0.37    | 0.87    | 0.55       | 0.68    | 0.9           | -0.84  | 0.94  | 0.93  | 1     |         |
| CIC SEI       | 0.25    | 0.6     | 0.91    | 0.48       | 0.5     | 0.85          | -0.72  | 0.98  | 0.98  | 0.91  | 1       |
| Ca SEI        | 0.51    | 0.66    | -0.01   | -0.61      | -0.05   | -0.05         | 0.59   | -0.27 | -0.27 | -0.31 | -0.1    |
| Mg SEI        | 0.8     | 0.14    | 0.09    | -0.65      | 0.39    | 0.08          | 0.62   | -0.28 | -0.3  | -0.16 | -0.19   |
| K SEI         | 0.73    | 0.23    | 0.22    | -0.12      | 0.71    | 0.45          | 0.24   | 0.01  | -0.02 | 0.2   | 0.06    |
| CC SEI        | 0.08    | 0.5     | 0.82    | 0.6        | 0.41    | 0.81          | -0.83  | 0.98  | 0.98  | 0.91  | 0.96    |
| CRH SEI       | 0.17    | 0.43    | 0.88    | 0.46       | 0.41    | 0.75          | -0.76  | 0.97  | 0.97  | 0.89  | 0.96    |

|         | Ca SEI | Mg SEI | K SEI | CC SEI | CRH SEI |
|---------|--------|--------|-------|--------|---------|
| Ca SEI  | 1      |        |       |        |         |
| Mg SEI  | 0.55   | 1      |       |        |         |
| K SEI   | 0.31   | 0.73   | 1     |        |         |
| CC SEI  | -0.21  | -0.33  | 0.05  | 1      |         |
| CRH SEI | -0.26  | -0.23  | -0.09 | 0.95   | 1       |

Es posible hacer ciertas consideraciones que expliquen mejor cada sitio y desde luego su ubicación con respecto a los otros. Se aprecia claramente la correlación negativa entre las variables ambientales pH, Mg y Ca con las tasas de mineralización, evidente para los sitios 1, 7 y 10, que son las parcelas que presentaron pH altos (mayores a 5.3) y tasas de mineralización bajas a negativas de (Tabla 7). Marrs et al. (1988), en un gradiente altitudinal en Costa Rica, determinaron en condiciones de campo y laboratorio, una fuerte correlación negativa entre el pH y la mineralización.

El caso más relevante en las correlaciones de nutrientes y variables funcionales se presenta en la parcela 7, donde también se encuentran los contenidos de Ca y Mg mayores en la época de sequía (1.57 -1.65 meq/100g suelo), correlacionadas positivamente con los elevados valores de respiración de este sitio (Tabla 5). Esto nos indica que hay una alta actividad de microorganismos, que inmovilizan el nitrógeno para incorporarlo a su biomasa, con las consecuentes tasas de mineralización negativas, además de la limitación en mineralización por falta de oxígeno (Marrs et al. 1988) . En tanto que el grupo conformado por los sitios 2,3,5,6, muestra tasas de mineralización mayores en lluvia y sequía (Tabla 7), excluyendo por supuesto al sitio 4, y los menores contenidos de Mg y Ca (0.14 - 0.2 meq/100g suelo), por lo cual se podría especular

sobre el efecto supresor del Ca o del Mg sobre la mineralización, contrario a lo señalado por Marrs (1991), en su trabajo en Brasil, quien encuentra un aumento en la mineralización por adición de Calcio. No obstante, Robertson (1984) en experimentos similares llevados a cabo en Costa Rica, no encontró un patrón regular que reforzara esta hipótesis.

Los pH bajos de los sitios 5 y 6 (Tabla 4b) correlacionados con sus bajas tasas de nitrificación (0.02 - 0.09 ppm, respectivamente), están de acuerdo con lo sugerido por Coleman et al. (1983) y Vitousek et al. (1984) sobre la baja actividad de los nitrificadores en suelos ácidos.

Las correlaciones positivas encontradas entre los contenidos de C,N,P,K, con las tasas de nitrificación y con la respiración, nos explican el alto funcionamiento del bajío de Palma Sola (sitio 4), con altos contenidos de Carbono y Nitrógeno, aunado a la Capacidad de Campo, Contenido relativo de humedad y CIC. Bajo estas condiciones las bacterias nitrificadoras encuentren las condiciones óptimas para su actividad, lo que se evidencia en los valores de CO<sub>2</sub> encontrados en este suelo. Asimismo las altas funcionalidades encontradas en los sitios 8 y 9, también pueden ser explicadas por las correlaciones positivas existentes entre los contenidos de K y P, altos para estos sitios, y la nitrificación. En

particular la muy alta correlación del fósforo con la nitrificación. Esta capacidad de nitrificación es el reflejo de la aprovechabilidad de los nutrientes Coleman et al (1983). Por otra parte las altas tasas de nitrificación (270 - 330 ppm), y los altos contenidos de nitrato (0.4 - 0.7 ppm), particularmente en las lluvias, también pueden estar relacionadas con el manejo de estas parcelas, ya que según Paul y Juma (1981), el NO<sub>3</sub> se acumula en suelos disturbados después del corte, clareo o quemas, y en estos sitios los cortes han sido muy frecuentes (cada 2-3 meses).

Es de anotar que la capacidad de campo guarda relación con la mineralización, mientras el CRH no, de allí los sitios 7 y 10, con CRH relativamente altos en sequía, presenten tasas de mineralización negativas, lo que no ocurre en el bajío 4 donde tanto la CC como el CRH son altos y sus tasas de nitrificación y mineralización también.

Otro aspecto a referir es la relación C/N, en los procesos de nitrificación, lo cual se aprecia en sus correlaciones, que son iguales, con los contenidos iniciales de NH<sub>4</sub> y tasas de nitrificación. Esta relación se presenta en la mayoría de los sistemas terrestres, si la entrada de C es alta no se acumula N mineral (Clark 1981). Así como la alta relación C-N-P, específicamente en la época de lluvias, con la respiración,

contenidos de  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$  y tasas de nitrificación. Todo esto nos lleva a cuestionarnos sobre si en realidad el factor limitante en estos procesos de mineralización y nitrificación es el contenido de Nitrógeno o más bien la relación de éste con el Carbono y el Fósforo. Pues la interrelación entre el C, N, S y P puede indicar los cambios en la materia orgánica (Coleman, 1983), lo cual se explica según Mc Gill y Cole, 1981 cit. por Coleman et al. (1983), porque el N y el S se estabilizan como resultado de la asociación con el P y son mineralizados por oxidación del C. Vitousek et al (1984) y Pastor et al. (1987) también encuentran alta correlación entre el P y las tasas de nitrificación.

#### **8.4 RELACIONES: FUNCIONAMIENTO-SUELOS-DIVERSIDAD-MANEJO**

De acuerdo con las afinidades establecidas a partir de los análisis de componentes principales, de conglomerado y de correlación, se encontró una estrecha relación entre los factores edáficos y las variables funcionales en las sabanas muestreadas. Los grupos de afinidad son prácticamente los mismos en cada una de las clasificaciones y ordenamientos. Detallando los diferentes sitios afines vemos mejor esta relación, así como la influencia del manejo y los cambios en diversidad.

Las sabanas 8 y 9; bancos Qii, tienen suelos con una riqueza mineral intermedia, altos contenidos de N, P, K, lo cual está diferenciados de los demás, con énfasis en el contenido de fósforo para el sitio 9 que fue fertilizado. La mineralización separa, con valores medios a bajos, el sitio 9 con tasas negativas (-0.6, -0.8 ppm), cerca funcionalmente de los sitios 1 y 10, también en bancos Qii con especies dominantes introducidas. El gradiente de nitrificación marca las diferencias para estos dos sitios (8 y 9), con los restantes, conformando un grupo muy homogéneo. Con los sitios que guardan mayores diferencias son con 2, 3, 5, 6, que van a conformar otro de los grupos. Están sometidos al mismo manejo actualmente, pero presentan diferentes índices de diversidad explicables por la historia diferente de cada uno.

Las sabanas 5,6: 2,3. Las sabanas arboladas de Palma Sola (5 y 6) son similares tanto en sus condiciones edáficas como en su funcionamiento. Presentan el mismo manejo, reforzando la relación manejo- ambiente -funcionamiento. Corresponden a suelos con extrema pobreza mineral, con los más bajos valores de calcio y magnesio de todas las parcelas de estudio. Aquí se aprecia la influencia del fuego en la alta diversidad funcional (gramíneas y hierbas perennes) y las adaptaciones a este disturbio.

Las sabanas correspondientes al banco y bajío de Pagueycito (2 y 3), muestran condiciones edáficas similares en lo que respecta a las bases antes mencionadas con las de Palma Sola. Sin embargo, se presentan diferencias con el bajío (3), dadas sus condiciones hídricas características, evidenciadas en la época de lluvias (Tabla 4a), que lo alejan de los otros y que a su vez van a determinar la alta diversidad funcional, dada por la abundancia de hierbas anuales. Desde el punto de vista del funcionamiento, se aprecia más distanciamiento con la parcela del banco de Pagueycito (2), que presenta un comportamiento más próximo a otros bancos Qii (1,10), con elevados valores de respiración y contenidos de amonio en la época de lluvias; así como mayores contenidos de materia orgánica. Esto también es crucial en cuanto a la diversidad, ya que presenta índices más cercanos al banco Qii (sitio 8).

Los sitios 5, 6 y 3 se caracterizan por las mayores tasas de mialización, desde luego excluyendo al bajío 4. Respecto al manejo de los sitios 2 y 3, este parece ser la causa de tanta variación ambiental y funcional, al compararlos con los otros sitios Qii. El sobrepastoreo se evidencia específicamente para el sitio 3, con cantidades de materia orgánica 5 veces menores que las del bajío 4 (tabla 4 a,b).

Las sabanas 1, 10. Si bien la consistencia de este grupo afin, no es de la misma magnitud que la encontrada para los sitios 5,6 (ambiente-funcional-diversidad) y para los sitios 8, 9 (ambiental-funcional), pueden considerarse un buen ejemplo de parcelas sometidas a diferente manejo, pero con condiciones ambientales similares y por ende un funcionamiento muy parejo, lo cual nos evidencia nuevamente la relación ambiente-funcionamiento. En cuanto a sus condiciones ambientales y funcionales guardan semejanzas con los otros bancos Qii del Jardín Botánico (8,9), lo cual es de esperarse sabiendo que se encuentran sobre el mismo tipo de sedimentos. La separación la marca el grado de fertilidad de las otras parcelas del Jardín Botánico y del cual se habló anteriormente. Esto condiciona diferencias funcionales como las presentadas en las tasas de nitrificación, que son menores para los sitios de este grupo. Se podría esperar más relación entre el sitio 1 con los 8 y 9, sin embargo, parece ser determinante el contenido de P, mucho menor en esta parcela, y en las bajas tasas de nitrificación encontradas (Tabla 7), ratificando la influencia de los macronutrientes especialmente del fósforo, en los procesos de mineralización y nitrificación.

La sabana 7. La riqueza mineral de este suelo, típico de un banco sobre acumulación Qi, se expresa claramente en la separación de este sitio. Ciertas condiciones funcionales

lo acercan a los sitios 1 y 10 ( bajas tasas de nitrificación y alta respiración en lluvia), pero se puede decir que se aleja más por sus condiciones edáficas que por las funcionales. El aspecto mas relevante a tener en cuenta en su cercanía con 1 y 10 es la dominancia de H. rufa. Si tomamos en cuenta las tasas de mineralización negativas de los sitios 7, 10, se puede suponer un posible efecto de H. rufa en la inmovilización del nitrógeno. Desde luego no contamos con los argumentos necesarios para constatarlo. Sin embargo, para la nitrificación si se ha reportado efecto inhibitor, por competencia entre organismos nitrificadores y raíces de gramíneas en lugares con contenidos de NH<sub>4</sub> menores a 10 ppm, que fue lo encontrado en las sabanas estudiadas (excepto en el sitio 4, en lluvias), como se ve en la Tabla 6.

La sabana del sitio 4, presenta condiciones ambientales y funcionales muy características, lo cual no permite encontrarle cercanía con ningún otro. Incluso con el otro bajo, con el cual podría esperarse alguna semejanza y con el cual tiene en común especies y grupos funcionales típicos de un ecosistema hiperestacional. El contenido de materia orgánica, de agua , N y C están muy por encima de los encontrados en otros sitios. Estas condiciones evidentemente favorables, inducen altas tasas de mineralización,

nitrificación y respiración edáfica, no comparables con las demás parcelas. Parece interesante resaltar que a pesar de su ubicación en una terraza Qiv (pobreza de nutrientes), las características topográficas, permiten mantener condiciones hídricas que van a favorecer la acumulación de materia orgánica y una alta capacidad de intercambio catiónico. Por lo tanto no es comparable con los sitios 5 y 6. En cuanto al manejo, el pastoreo moderado, ayuda a que se mantengan las condiciones edáficas para sostener el alto funcionamiento. En este caso se ve el efecto positivo del pastoreo, que como lo mencionan Stewart y Mckercher, 1982 cit. en Coleman (1981). La diversidad no lo diferencia de los demás sitios, lo cual nos indica que si bien hay una relación diversidad - ambiente y diversidad - funcionamiento, no van en el mismo sentido, es decir, es más fácil predecir el tipo de funcionamiento conociendo las condiciones edáficas, que determinar el orden de magnitud de la diversidad.

## CONCLUSIONES

## 9. CONCLUSIONES

### 9.1 SUELOS

En los ecosistemas estudiados se evidenció la extrema pobreza de los suelos de las sabanas, caracterizados por una alta acidez y baja capacidad de intercambio catiónico, así como por el bajo contenido de bases cambiables. Holt & Coventry (1990) también señalaron la deficiencia de nutrientes en las sabanas de Australia.

No obstante encontrar características comunes en todos los suelos, existe una clara diferenciación determinada por la edad de los materiales parentales (acumulaciones Qi, Qii, Qiv), como por la disponibilidad hídrica que separa las sabanas estacionales de las hiperestacionales.

El caso más particular es el sitio 4, el bajío del Hato Palma Sola, que actúa como una cuenca de captación y presenta los más altos contenidos de materia orgánica, Nitrógeno, CIC y humedad. Esto hace que sus condiciones de suelo sean más similares a las encontradas en ecosistemas de bosques tropicales por Marrs et al. (1988) y Robertson (1982) y con fertilidad potencial mayor que las de otros ecosistemas de sabana en Amazonas (Scholes & Sánchez 1990) y en la India (Singh et al. 1989; Singh et al. 1991).

Los bajos contenidos de fósforo permiten considerarlo como un elemento limitante en estos ecosistemas; más si lo comparamos con lo encontrado por Singh et al. (1991) en las sabanas secas de la India, casi 100 veces más que en el presente estudio. Los bajos contenidos de materia orgánica pueden deberse a una rápida descomposición de ésta (Raghubanshi, 1992 ; Maldonado 1993), lo que es de esperarse en sistemas con limitaciones nutricionales.

Aunque todos los sitios presentan características edáficas propias, fue posible establecer mayores o menores afinidades de acuerdo con el tipo de acumulación sobre el que se encuentran ( edad de las terrazas) mas que con la clasificación de las sabanas según la disponibilidad estacional de agua.

Asi los sitios 2 y 3, no obstante ser una sabana estacional e hiperestacional respectivamente, mostraron mucha afinidad. El mayor contenido de materia orgánica del sitio 3 en lluvia esta relacionado con su condición de bajío, ya que en depresiones hay siempre un mayor contenido de materia orgánica (Zak & Grical, 1992).

El aislamiento del sitio 4 en los análisis de ordenamiento y clasificación de las variables edáficas, no es sorprendente. El alto contenido de materia orgánica establece una diferencia

crucial con las demás sabanas y lo acerca a otros tipos de ecosistemas, como bosques tropicales lluviosos. Al igual que en el bajío del sitio 3, esta cantidad de materia orgánica es producto de la posición topográfica que actúa como una hoya de captación cerrada, que impide la descomposición del material vegetal incrementando los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo. Este efecto ha sido encontrado en estudios a lo largo de gradientes topográficos (Yanket et al. 1988, cit. por Raghubanshi 1992; Zak & Gricál 1991).

La sabana sobre Qi (parcela 7) se distingue por el mayor contenido en bases cambiables (Mg, Ca), propio de un suelo joven con mayor fertilidad que los otros sitios sobre Qii y Qiv, asociada al menor lavado de estos suelos más jóvenes. La acumulación de cationes intercambiables mantiene la acidez baja (García-Miragaya & Cáceres, J.A, 1990), lo que a su vez aumenta la diferencia con las demás sabanas.

Las condiciones edáficas presentaron pocas diferencias estacionales, siendo las más relevantes para los sitios 2, 3 y 7. Los dos primeros sujetos al sobrepastoreo, con cambios, particularmente en lluvias, en la materia orgánica para el sitio 2, y en el CRH% para el sitio 3, por su condición de sabana hiperestacional. Mientras el sitio 7 por la mayor riqueza en bases cambiables en la época de lluvias.

## 9.2 FUNCIONAMIENTO

### 9.2.1 RESPIRACION DEL SUELO

La evolución del C-CO<sub>2</sub> del suelo fue diferente en las dos épocas y por sitios de muestreo. Para las dos épocas la respiración del suelo inicial resultó mayor, posiblemente por una mayor actividad de la microflora, pues al incubarse en condiciones óptimas de humedad y temperatura se dispara una rápida actividad microbiana y subsecuentes flujos de nutrientes, que desaparecen en intervalos más largos (Harris & Riha 1991).

Las mediciones de CO<sub>2</sub> estiman la cantidad de C orgánico mineralizado por microorganismos del suelo (Kaiser 1981). Los suelos 4 y 7, con porcentajes altos de C orgánico en las dos épocas, presentaron las mayores producciones de C-CO<sub>2</sub>.

Por otra parte, sabemos que en la mayoría de los sistemas terrestres los flujos de C y N están estrechamente relacionados, (Paul & Juma 1981), siendo la materia orgánica la fuente de energía para los microorganismos descomponedores. Además se dificultan las mediciones de las tasas de mineralización neta y de inmovilización, por ocurrir simultáneamente ambos procesos. En ecosistemas de sabana los

microorganismos retienen y liberan nutrientes, acumulandolos en su biomasa (Singh et al. 1989).

En nuestras observaciones, los casos más relevantes se encontraron en los sitios 7 y 10, donde se presentaron tasas de mineralización negativas en las dos épocas, asociados a la alta respiración del suelo, lo cual puede indicar que hay una más rápida descomposición de la materia orgánica, que puede conducir a inmovilizar más N en la biomasa microbiana (Harris & Riha, 1991). Mientras en el sitio 4, también con altos valores de C-CO<sub>2</sub>/Kgsuelo, se presentaron las mayores tasas de mineralización y nitrificación, siendo una evidencia de la actividad de los microorganismos nitrificadores.

De acuerdo con las anteriores apreciaciones, las medidas de respiración son útiles para inferir la actividad de los microorganismos en la mineralización de la materia orgánica, sin embargo, dado que ésta es dependiente de las condiciones propias de cada ecosistema, no se puede generalizar sobre la relación entre respiración y mineralización del nitrógeno y su influencia en los procesos del ciclado de nutrientes, como en la medida de ganancia o baja de N para el ecosistema.

### 9.2.2 CONTENIDOS DE N-NH<sub>4</sub> y N-NO<sub>3</sub>

En general los contenidos de N-NH<sub>4</sub> y N-NO<sub>3</sub> encontrados fueron diferentes a través de las dos épocas y por sitio de muestreo. Sin embargo es mayor la variación en los contenidos de N-NO<sub>3</sub>, donde no se pudo establecer un patrón de estacionalidad, como en el caso del N-NH<sub>4</sub> cuyos contenidos aumentaron en todos los sitios para la época de lluvias.

Para todas las parcelas y en los diferentes muestreos los contenidos de amonio encontrados siempre fueron altos (1.2-7.6 ppm, en sequía y 3.2-16.2 ppm, en lluvias), comparados con los contenidos de nitrato.

Estos ínfimos contenidos de nitrato encontrados en las sabanas estudiadas solo son comparables a lo obtenido por De Rham (1974), por lo que se puede suponer que debe haber una gran semejanza es el ciclado de nutrientes entre estos ecosistemas en Africa y América.

Los altos contenidos de N en forma de amonio y bajos de nitrato, podrían ser una estrategia de reserva de nutrientes, promoviendo la inmovilización del N amoniacal, al ser tomado por los microorganismos del suelo. Además la forma nitrato es soluble en agua y por lo tanto sujeta a lavado, mientras que

el amonio puede fijarse en las arcillas y en la materia orgánica del suelo.

### 9.2.3 TASAS DE MINERALIZACION

Las tasas de mineralización variaron por época y sitios de muestreo, lo cual confirma lo descrito por Scholes & Sanchez (1990) en su estudio en pasturas en la estación Yarimaguas, Amazonas, sobre la variabilidad de estos procesos aún en la costancia del clima tropical.

Cabe destacar la gran inmovilización que se encontró en los suelos de las sabanas estudiadas, pues de los 10 sitios, seis presentaron tasas negativas (sitios 3,5,7,9,10), evidenciando que este mecanismo puede ser una estrategia que evita la pérdida de nutrientes en suelos con deficiencia nutricional (Robertson 1984; Singh et al. 1989; Holt & Coventry 1990; Rashubanshi 1992).

Las tasas de mineralización fueron muy bajas, solo comparables a las de los ultisoles de las pasturas estudiadas por Scholes & Sánchez (1990), las de un bosque en Venezuela, también sobre ultisoles ( cit. por Marrs et al. 1988) y lo obtenido por De Rham (1974) en Costa de Marfil.

Comparado con lo encontrado en bosques tropicales húmedos y secos (Marrs et al 1988; Raghubanshi 1992) respectivamente, también se observa que las tasas de mineralización en estas sabanas son muy bajas y solo comparable el bajío de Palma Sola.

#### 9.2.4 TASAS DE NITRIFICACION

La variación a través del tiempo y por muestreos, así como las bajas tasas de nitrificación de las sabanas estudiadas, se pusieron de manifiesto, en los resultados obtenidos.

Los sitios 4,8,9, particularmente la parcela 4, presentaron altas tasas de nitrificación comparadas con lo encontrado por Scholes & Sánchez (1990), así como por Marrs et al (1991) en la sabana de Maracá (1.2-3.0 ppm\*30días). Las altas tasas de nitrificación son más notorias en la época de lluvias, lo cual no esta de acuerdo con lo descrito por Vitousek (1985); Robertson (1984); Marrs et al. (1988-1991); Singh et al. (1989-1991), quienes encontraron que en la época de sequía es cuando aumenta la nitrificación.

Sin embargo, Raghubanshi (1992) en un estudio en bosques de la India obtuvo tasas de mineralización y nitrificación mayores en sequía, mostrando como limitante a la humedad. Por

otra parte Marrs et al (1992) concluye sobre la difícil predicción del efecto de la estacionalidad en zonas tropicales, lo que ha sucedido sin duda en nuestro estudio.

En general, podemos decir que estas bajas tasas de nitrificación son el reflejo de la pobreza de nutrientes de las sabanas, que conduce a un bajo funcionamiento medido en términos de procesos de disponibilidad de nutrientes, pero visto como mecanismo de reserva, serían altamente funcionales. Zak & Grical (1991) encontraron que en sitios en estado sucesional maduro se reprime la nitrificación; lo cual explicaría por qué en el sitio 10, a pesar de un alto contenido de amonio, se presentaron tasas negativas.

La escasez de N mineral disponible es común en pastizales por los bajos contenidos de N-NO<sub>3</sub> y la relativa insolubilidad de las formas de N-NH<sub>4</sub> (Mac Gill et al, 1988 cit. por Seagle & Mc Naughton, 1992). La gran variación encontrada en las tasas de nitrificación ratifica la dificultad de hipotetizar sobre los procesos involucrados en el ciclaje de nutrientes debido a la interacción de factores ambientales determinantes en su desarrollo y discutidos por varios autores en trabajos en el trópico (Robertson 1984; Marrs et al. 1988,1991; Chao et al. 1993).

#### 9.2.6 ORDENAMIENTO Y CLASIFICACION FUNCIONAL

Los análisis de ordenamiento y clasificación para las variables funcionales evidenciaron las variaciones entre épocas y sitios de muestreo. No obstante, las variables que proporcionaron la mayor información para encontrar afinidades entre sitios guardaron un mismo patrón a través del tiempo. Estas variaciones en tasas de mineralización, respiración edáfica y tasas de nitrificación son consistentes con lo encontrado en varios estudios: Singh et al (1989-1991) en sabanas, Raghubanshi (1992) en bosque tropical seco (India); Zak & Grical (1991) en ecosistemas de tierras altas y zonas húmedas y los estudios en bosques tropicales de Marrs et al. (1988-1992) y Robertson (1984); así como en bosques de zonas templadas (Vitousek et al. 1985-1988).

Las diferencias del sitio 4 con respecto a los demás, se ratifican, con mayores tasas de mineralización, nitrificación y alta respiración del suelo. Las altas tasas de nitrificación así como la correlación positiva encontrada con los altos contenidos de amonio de este sitio, corrobora lo hallado por Robertson (1984) y Marrs et al. (1988), quienes afirman que el proceso de nitrificación está limitado por el contenido de amonio al encontrar también una correlación positiva entre estas variables. Esto mismo se aprecia en las parcelas 8 y 9.

Sin embargo, el contenido de amonio es únicamente un factor mínimo en la restricción de la nitrificación (Marrs et al. 1988), como en el caso de la parcela 10, donde pueden estar interviniendo factores como: una represión como la encontrada en bosques y pasturas en estados de sucesión tardía (Zak & Gricak 1991; Stienstra et al. 1994), competencia del  $\text{NH}_4$  por las plantas y microorganismos que inmovilizan el N inorgánico (Paul & Clark 1991), mecanismos de supresión aleloquímica (Rice & Pancholy, 1972 cit. por Vitousek 1982) o por competencia de algún nutriente (Purchase, 1974 cit. Vitousek. 1982).

En los sitios que presentaron tasas de mineralización relativamente altas (parcelas 5, 6), los contenidos de amonio fueron bajos, esto nos muestra que la represión de la mineralización a altos contenidos de amonio que ocurre en zonas de altura (Marrs et al, 1988), también se presenta en zonas bajas. Además, las bajas medidas de respiración en estos mismos sitios y la alta correlación negativa con las tasas de mineralización, corroboran lo encontrado por Vitousek et al. (1982) y por Harris & Riha (1991) para bosques de zonas templadas.

Podemos sugerir que los procesos funcionales de mineralización del N y nitrificación, así como la respiración del suelo, están determinadas en parte por las condiciones de cada ecosistema. Sin omitir, desde luego, que las prácticas de manejo juegan un importante papel y van a marcar las diferencias en el ciclado de nutrientes entre distintos ecosistemas.

### **9.3 COMPOSICION Y DIVERSIDAD**

#### **9.3.1 COMPOSICION FLORISTICA**

Los tipos de sabana determinados según las variaciones estacionales en la disponibilidad de agua del suelo (Sarmiento 1984, 1990), son todos dominados por gramíneas perennes y fisionómicamente similares, diferenciándose por su composición florística y características morfofuncionales. En las sabanas estacionales dominan las gramíneas altas en macollas y en las hiperestacionales dominan otras formas de crecimiento (Sarmiento, 1992). Los resultados obtenidos evidencian esta dominancia de las gramíneas perennes para todos los sitios de estudio, encontrando a las tempranas como el grupo funcional más representativo entre las especies dominantes en cada parcela.

De acuerdo a la composición florística se apreciaron cuatro agrupamientos:

- 1) Las sabanas dominadas por Hyparrhenia rufa (1,7,10)
- 2) Las sabanas arboladas Qiv (5,6)
- 3) Los bajíos (3,4)
- 4) Las sabanas de bancos Qii, del Jardín Botánico (8,9) y Pagueycito (2)

### 9.3.2 DIVERSIDAD ESPECIFICA

La alta diversidad de los sitios 5,6 puede deberse al efecto de la presión selectiva del fuego para mantener esta gran diversidad específica. Según Grubb et al. (1982) los disturbios periódicos y las reacciones de varias especies contribuyen significativamente para la determinación de abundancias relativas, lo cual es evidente por los sitios 5 y 6 como también para el sitio 3, que presenta alta diversidad específica y como se dijo anteriormente es un lugar donde operan fuertes presiones por el sobrepastoreo.

En los sitios con menor diversidad específica, ésta es la respuesta de la fuerte competencia de H. rufa, que se encontró desde habitats no disturbados (sitio 10) a sitios sometidos a

pastoreo y quemas (sitios respectivamente).

Si tenemos presente la relación entre riqueza y diversidad, y tomando como punto central la alta riqueza específica encontrada, podemos deducir que el presente estudio corrobora lo citado por Sarmiento, 1983 b, sobre la alta diversidad específica y fenológica característica de las sabanas estacionales. También las sabanas hiperestacionales presentaron altas diversidades, especialmente el sitio 3, lo cual nos muestra la dificultad de generalizar sobre un aspecto tan relevante como lo es la diversidad y ver que son muchos los factores que intervienen para que esta sea alta.

### **9.3.3 DIVERSIDAD FUNCIONAL**

La alta diversidad funcional encontrada es otra característica en los ecosistemas de sabana, donde la riqueza de gramíneas perennes la favorece. La relación que se encontró entre diversidad específica y diversidad funcional nuevamente corrobora la generalidad sobre la combinación de gramíneas con diferentes grupos funcionales que hay en las sabanas estacionales (Sarmiento 1983 b), y por ende una mezcla de varias especies, no importando las condiciones ambientales donde ocurran estas comunidades. Pero es notorio el alto grado de competencia de las especies

H. rufa y P. maximum, y la consecuente disminución de diversidad específica y funcional en las parcelas donde ellas dominan. Las sabanas hiperestacionales también muestran esta relación, lo cual nos permite deducir que estas son características aplicables a este otro tipo de sabana.

Según Silva et al. (1992) el fuego puede incrementar la reproducción y persistencia a lo largo del tiempo de especies que dependen de la alta frecuencia de éste. De esta forma podría suponerse que en los sitios 5 y 6 el fuego ha estimulado la diversidad funcional manteniendo una alta riqueza florística y desde luego diferentes formas de crecimiento.

#### **9.4 INTERRELACIONES**

##### **9.4.1 RELACION FUNCIONAMIENTO-AMBIENTE**

Como se ha mencionado anteriormente, la fuerte relación entre los procesos funcionales y el ambiente, ha sido claramente establecida por varios autores, con énfasis en los procesos de mineralización y nitrificación. El presente estudio refuerza la concepción sobre el efecto de las condiciones edáficas de cada ecosistema, como determinantes en los procesos de ciclaje de nutrientes, por lo cual se

presentan diferencias dentro de una limitada región geográfica (Zak & Gricar. 1991). El contenido de agua, la topografía, el contenido de materia orgánica y la calidad del sustrato (P,N,Mg,Ca,K) regulan estos procesos.

Las condiciones ambientales y su relación con los procesos de ciclado de nutrientes, tales como mineralización de la materia orgánica son muy importantes en ecosistemas de sabana, por la deficiencia de nutrientes, lo cual requiere un rápido ciclaje de estos en la biomasa de las plantas (Holt et al. 1990). Dos factores importantes en los procesos de mineralización del N y nitrificación son el clima y la calidad del sustrato (Marrs et al. 1992).

La humedad es un parámetro importante en la mineralización del N, por lo cual los mayores pulsos ocurren en la alternancia lluvia-sequía (Birch, 1988; Cabrera & Kissel, 1988a,b cit. por Stienstra et al. 1994). Así mismo la nitrificación, no depende únicamente del contenido de amonio, sino de otros factores como la humedad, P y concentración de O<sub>2</sub>. La importancia del factor humedad fue evidente para el sitio 4, donde se encontraron las mayores tasas de mineralización y nitrificación y una alta correlación con los altos contenidos de humedad, además de haber presentado los mayores contenidos de amonio.

En cuanto a las etapas transicionales del ciclo climático, en el presente estudio se encontró una relación clara, ya que los muestreos que denominamos de época de lluvias, no se llevaron a cabo en el pico de lluvias y se reportaron mayores tasas de nitrificación, contrario a lo hallado por otros autores, para esta misma época.

La compleja interacción de los procesos de ciclado de nutrientes y las características del suelo se percibe al comparar los sitios con las menores tasas de mineralización y de nitrificación. Las tasas de mineralización bajas a negativas en los sitios 1,7,10 y su alta correlación negativa con los contenidos de Ca,Mg,K y el pH, pueden ser causadas por la inmovilización del N y la disminución de la nitrificación, lo que a su vez pueden ser considerados procesos importantes al evitar perdidas de nitrato, como lo señalan Vitousek et al. (1982) en bosques sometidos a disturbios. Mientras los sitios 5 y 6 que son los suelos con mayor deficit de nutrientes y muy bajo pH, tienen consecuentemente las menores tasas de nitrificación.

La dinamica del C y N está regualada por la estacionalidad en combinación con los factores edáficos (Harris & Riha 1991). La actividad microbiana medida como respiración, es ampliamente dependiente de la humedad del suelo (Holt & Coventry, 1990),

como lo confirma lo encontrado en los sitios 4 y 7, con alto contenido de humedad, donde se presentaron los mayores valores de respiración.

En general podemos decir que los procesos funcionales medidos en los ecosistemas de sabana de este estudio (mineralización del N, nitrificación y respiración edáfica), son indudablemente dependientes de la características del suelo, contenidos de humedad y posición topográfica de cada sitio. No es posible hablar de un solo factor limitante en los procesos, sino de la interacción de ellos, lo que en definitiva establece las diferencias en el ciclado de nutrientes entre cada ecosistema.

#### **9.4.2 RELACION AMBIENTE-DIVERSIDAD**

La relación encontrada entre las condiciones edáficas y la diversidad específica y funcional, es de esperarse en estos ecosistemas, ya que la variabilidad ambiental que los caracteriza es considerado uno de los factores más importantes para la alta diversidad de gramíneas de las sabanas (Sarmiento, 1983). Esto también es reforzado por Frank & Mac Naughton (1991) en pastizales de Serengeti, quienes consideran que la diversidad de especies en esos ecosistemas, se debe principalmente a la heterogeneidad espacial de la comunidad.

Igualmente la disponibilidad del agua es indudablemente un factor regulador en el establecimiento y supervivencia de las especies y formaciones de sabana (Bulla, 1980; Sarmiento, 1991).

Por otra parte no solo las características físicas del habitat, sino tambien la disponibilidad de recursos y la historia de la parcela, van a influir directamente sobre la estructura y dinámica de la comunidad (Tilman 1987), por lo tanto en su diversidad específica y funcional. Es por ello que no aparece un patrón claro en esta relación.

La muestra más evidente de lo descrito anteriormente, es como los sitios sometidos a fuertes presiones de manejo (sobrepastoreo), y asociados a ciertas características del relieve que permiten mayor diversidad de hábitats (sitio 3); y los sitios 5 y 6 de condiciones de extrema pobreza y sometidos a fuego anual, fueron los que presentaron los más altos índices de diversidad. Asimismo explica las similitudes encontradas entre los sitios 1,10, de menores condiciones nutricionales, con respecto al 7, el de mayor riqueza nutricional, pero los tres dominados por Hyparrhenia rufa y que presentan los menores índices de diversidad.

El sobrepastoreo, agrava el problema de erosión, resultando en bajas substanciales de nutrientes y descenso en la cobertura de las plantas (Sander & Young, 1988 cit. por Holt & Coventry, 1990). Para los sitios 2 y 3 fue evidente este efecto sobre las condiciones del suelo, sin embargo se presentó alta diversidad para el sitio 3. Esto muestra que el mosaico de vegetación depende de la influencia del pastoreo, condiciones climáticas o estacionalidad anual (Woodmansee et al. en Clark & Roswall 1981). De igual manera el fuego en los sitios 5 y 6, tiene un gran efecto, ya que puede causar un rápida mineralización de la materia orgánica y pérdidas de nutrientes.

Al parecer la alta diversidad de especies y grupos funcionales actúa como un mecanismo de resistencia a los disturbios periódicos y los consecuentes condiciones de deficit de nutrientes a que están sometidos estos ecosistemas. Asimismo la diversidad se dispara en medios más heterogéneos, muchas veces resultado de disturbios. En este sentido nuestras apreciaciones estarían de acuerdo con lo planteado en la hipótesis de biodiversidad-estabilidad, que sugiere que la biodiversidad puede promover resistencia a los disturbios (Tilman & Dowing 1994). Sin embargo en su estudio el número de especies y no de grupos funcionales es importante para el

mantenimiento de la estabilidad; contrario a lo encontrado por nosotros donde la diversidad específica y la diversidad funcional están estrechamente relacionadas.

#### 9.4.3 RELACION FUNCIONAMIENTO-DIVERSIDAD

El tema central del presente estudio, la relación entre los procesos funcionales de mineralización del N, nitrificación y respiración del suelo con la diversidad específica y funcional, como en el caso de la interacción diversidad - ambiente, no muestra un patrón definido. Esto se esperaba, conociendo de antemano la estrecha dependencia del funcionamiento con las condiciones ambientales. No obstante, es un hecho que los procesos funcionales involucrados en el ciclaje de nutrientes y la diversidad están relacionados entre sí.

Es un tipo complejo de relación, resultado de la interacción de varios factores, tanto ambientales como de manejo, por lo cual es imposible encontrar un patrón como el que se presenta cuando se relaciona funcionamiento-ambiente.

En otras palabras, esto implica que en un ecosistema con determinadas condiciones de suelo y habitat, operan fuerzas externas (manejo) que van a generar variaciones funcionales, y a su vez condicionan una mayor o menor diversidad. Esta

amplia relación se evidencia en las adaptaciones arquitecturales y fenológicas de las poblaciones de sabana y en los patrones de desarrollo que aseguran su permanencia frente a los cambios prevalecentes en cada sitio (Sarmiento & Monasterio 1983), y lo sugerido por Seagle & Mc Naughton (1992) de la importancia de observar la interacción plantas-microorganismos para encontrar los factores abióticos y bióticos (manejo) que controlan la disponibilidad de N del suelo.

De acuerdo a este planteamiento, no resulta sorprendente encontrar que los sitios con mayores afinidades en sus procesos funcionales e índices de diversidad, son los sometidos a mayores presiones, como son los sitios 5,6 (fuego) y 3 (sobrepastoreo). Esto concuerda con lo encontrado sobre la alteración en el ciclado del N por prácticas de manejo, tanto en basques (Vitousek & Matson 1985) como en sabanas (Holt & Coventry 1990). Estos sitios están caracterizados por condiciones de suelo muy pobres y bajas tasas de nitrificación y respiración del suelo, así como sometidos a fuertes presiones de manejo, ratificando la imposibilidad de desligar las condiciones ambientales y el funcionamiento del ecosistema, para inferir su relación con la diversidad.

El fuego causa una rápida mineralización de la materia orgánica, incrementando las tasas de ciclado de nutrientes, y también promueve pérdidas por volatilización (Holt & Coventry 1990). Sería el caso de los sitios 5 y 6, donde las tasas de nitrificación son muy bajas.

En el bajío del sitio 3, el sobrepastoreo al disminuir la materia orgánica, puede generar bajas tasas de mineralización, lo cual fue notorio en la época de lluvias. Así, las condiciones edáficas regionales y de pastoreo crean variaciones significativas en los procesos ecosistémicos locales (Seagle & Mc Naughton 1992). Igualmente, Mc Naughton (1985), encontró que hay relación entre la estabilidad de las propiedades funcionales de la vegetación al pastoreo por incremento de la diversidad, esto concuerda con la alta diversidad que se presenta en este sitio.

En síntesis, la interrelación de los factores ambientales, la historia de cada sitio, y el manejo, tienen que ver tanto con los procesos funcionales como con los rangos de diversidad específica y funcional, dificultando la interpretación de la relación entre procesos funcionales y diversidad. Lo que sí es indudable es el efecto favorable (resistencia y resiliencia) de la diversidad a los disturbios, que conllevan cambios ambientales y funcionales dentro de cada ecosistema.

Las fuertes presiones naturales y antrópicas sobre el ecosistema son las que van a determinar la diversidad, y esta actúa a su vez como una fuerza controladora de las mismos.

#### 9.4.4 RELACION COMPOSICION-DIVERSIDAD

La relación más clara entre composición de especies afines y sus diversidades específica y funcional, se encontró en los sitios 1,7,10 que presentaron los menores índices de diversidad y tienen la misma especie dominante (Hyparrhenia rufa); y los sitios 5 y 6 con una composición y diversidad de especies y funcional similares.

Nuevamente se evidencia que las relaciones con la diversidad involucran varios factores; tenemos como caso concreto los sitios 3 y 4, que presentaron afinidad en su composición florística, por ser dos sabanas hiperestacionales, pero no en sus índices de diversidad, lo cual tiene que ver con los factores de suelo y manejo de cada uno de estos ecosistemas y la frecuencia de los diferentes grupos funcionales. Por otra parte el pastoreo crea una mayor apertura del estrato herbáceo y la invasión de anuales, incrementando la diversidad de especies (Lamote & Bourliere 1983), Es el caso concreto del sitio 3, donde se encontró mayor frecuencia de gramíneas y hierbas anuales.

Asimismo los sitios 8 y 9, muy cercanos por sus condiciones de suelo y manejo, presentan índices de diversidad no afines, en este caso tiene mucha relación con la historia de cada parcela, pues el sitio 9 que ha sido cultivado en tiempos recientes, además tiene una especie introducida, Panicum maximun, como dominante, lo que induce menor diversidad. Mientras que el sitio 8 muestra una composición más diversa y con otras especies dominantes. Esto también explicaría porque estos sitios tienen más distanciamiento funcional y a su vez corrobora la realación de funcionamiento y diversidad, detallada en el numeral anterior.

Frank & Mc Naughton (1991), encontraron una relación positiva en pastizales de Serengeti, entre la composición de especies resistentes al pastoreo y la diversidad. Sin embargo no es comparable con el presente estudio donde se involucraron muchas más variables, por lo que es posible que unas enmascaren a otras; además de establecer la relación no solo con respecto a la riqueza de especies sino con la frecuencia de estas en cada parcela.

En términos generales los lugares con una composición florística más pobre presentaron menores índices de diversidad, mientras que ecosistemas con mayor número de especies codominantes, que ocurren frecuentemente en sitios sometidos

a fuertes presiones (manejo, estres de nutrientes), presentaron los mayores índices de diversidad.

#### **9.4.5 RELACION COMPOSICION- AMBIENTE / FUNCIONAMIENTO**

Aunque se sabe que los ecosistemas difieren en sus especies vegetales y en los procesos que regulan la disponibilidad de N (Zak & Grical, 1991), la única relación evidente encontrada entre composición - ambiente / funcionamiento fue para los sitios 5 y 6 (correspondientes a los de mayor índice de diversidad y para los sitios 1,7,10 (menores índices de diversidad). Lo cual refuerza lo expuesto por Harris & Riha (1991) de la alta variabilidad en la interacción de especies y la estacionalidad en la mineralización del N y C.

Hay una serie de factores ambientales que influyen en la composición de especies, así como fuerzas externas que aumentan la variación.

El primer grupo (5 y 6) presenta afinidad tanto en sus características ambientales como en su funcionamiento, así como el tipo de manejo y sus respectivas diversidades, por lo tanto es obvia la relación con la composición. Aquí indudablemente, las especies, en su gran mayoría gramíneas y hierbas perennes,

están adaptadas tanto a las quemas anuales como al deficit de nutrientes. De esta manera se aprecia la interacción adaptativa de especies a las condiciones ambientales característicos de los ecosistemas de sabana (Sarmiento & Monasterio 1983), y por lo tanto al funcionamiento general de estos ecosistemas.

El grupo de afinidad (1,7,10), dominado por H. rufa, presenta tasas de mineralización del N y nitrificación de muy bajas a negativas, lo cual sugiere una posible inmovilización del N en la biomasa microbiana, o un efecto alelopático de la H. rufa sobre los organismos nitrificadores, que son las dos hipótesis que analizaron Stienstra et al. (1994). Si tomamos como base las bajas cantidades de amonio (menos de 10 ppm) encontradas en las parcelas, así como las altas medidas de respiración podemos pensar en una típica inmovilización del N por los microorganismos. Sin embargo De Rham (1974) hace referencia a dos especies de Hyparrhenia y su efecto represor de la nitrificación (antagonismo de gramíneas y las bacterias del suelo). De esto podemos suponer que hay un efecto de la H. rufa, pero queda por dilucidar si de competencia o represión.

Adicionalmente, en la parcela 9 con dominancia de otra especie introducida: P. maximum, y bajo condiciones de suelo muy diferentes a los sitios anteriores, también se presentaron

tasas de mineralización negativas, lo cual aumenta la incertidumbre sobre el posible efecto de las gramíneas no nativas en los procesos funcionales.

Harris y Riha (1991), encontraron que la interacción entre especies de bosque y la mineralización del N y el C, resultaban difíciles de interpretar por la interacción con los factores edáficos, lo que concuerda con lo establecido en este estudio.

## **9.5 CONCLUSION FINAL**

Tanto la diversidad específica como la diversidad funcional de los ecosistemas de sabana, juegan un papel importante como agentes reguladores- estabilizadores frente a dos factores inherentes a estos sistemas: por una parte la marcada estacionalidad y por otra el manejo a que están sometidos. Estos factores ejercen una acción permanente sobre las condiciones edáficas, que a su vez son las determinantes en el desarrollo de los procesos funcionales ecosistémicos. De esta manera la relación funcionamiento - diversidad es indirecta y aparece como resultado de una compleja interacción entre los distintos compartimientos del ecosistema. Por lo tanto resulta difícil generalizar sobre sus posibles

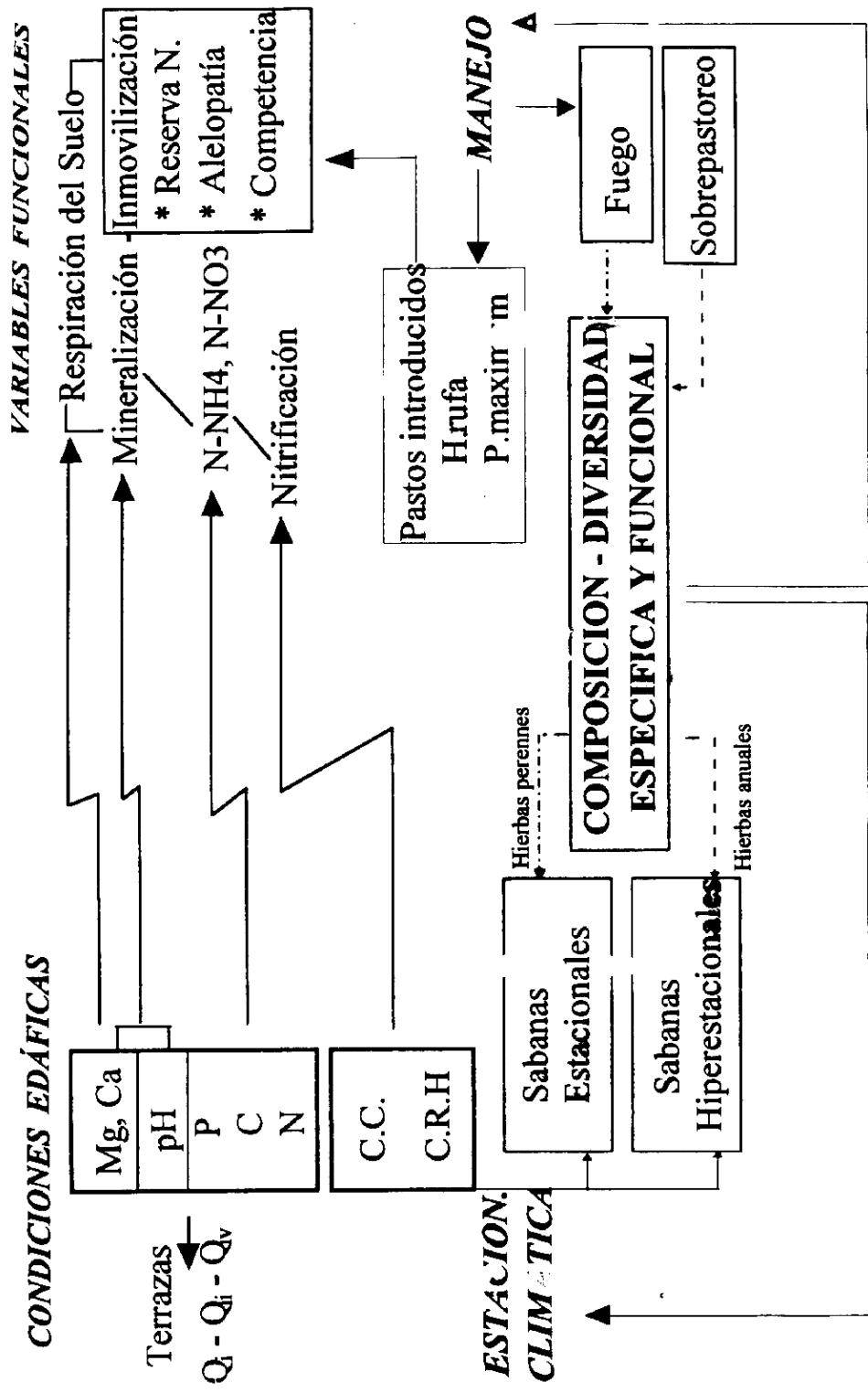


Fig. 35: Interrelación, condiciones edáficas, procesos funcionales del suelo y diversidad en ecosistemas de sabanas.

activadores y limitantes, y mucho más hacer predicciones acerca de su desarrollo (Fig. 35).

Por otra parte, resulta relevante el efecto de las pasturas introducidas tanto en la diversidad como en el funcionamiento de los ecosistemas, al evidenciarse a pesar de la complejidad mencionada que envuelve esta relación.

## BIBLIOGRAFIA

ACEVEDO, D.R. 1988. Economía hídrica de dos ecosistemas tropicales: una pastura permanente y un cultivo de maíz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida.

ACEVEDO, D.R. 1994. Metodologías para la determinación del Nitrógeno en materiales ecológicos. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias. CIELAT.

ATALAO, R. & ATALAO, R. 1977. Components of diversity: Multivariate Analysis with interaction. Ecology 58: 900-906.

ALLEN, S., GRIMSHAW, H., PARKINSON, J. & QUARMBY, C. 1974. Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications. Oxford. London. Edinburgh. Melbourne.

ANDERSON, J. M. & INGRAM, J.S. 1987. Tropical Soil Biology and Fertility Programme. TSBF Methods Handbook. UNESCO-MAB, IUBS.

BATE, G.C. 1981 In Terrestrial Nitrogen Cycles (eds) Clark & Roswall. pp.463-476.

BULLA, L., MIRANDA, R. y PACHECO, J. 1980. Producción, descomposición, flujo de materia orgánica y diversidad de una sabana de banco del módulo experimental de mantecal (Estado Apure, Venezuela). Acta Cient. Venezolana 31:331-338.

BULLA, L., MIRANDA, R. Y PACHECO, J. 1980. Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en mantecal (Venezuela). Acta Cient. Venezolana 31: 339-344.

CLARK, F.E & ROSWAL, T. 1981 Terrestrial Nitrogen Cycles. (eds) Clark & Roswall.

COLEMAN, D.C, REID, C.P. & COLE C.W. 1983. Biological Strategies of Nutrient Cycling in Soil Systems, In Nutrient Strategies in Soil Systems. Ed. by Coleman et al. pp. 1-44.

CROPPER, W.P., CARTER, K. & RAICH, J.W. 1985. The measurement of soil CO<sub>2</sub> evolution in situ. Pedobiología 28: 35-40.

CHACON, E. 1992. Crecimiento compensatorio de Panicum maximum. Tesis de Maestría. CIELAT, Fac. Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida.

CHAO, W.L; GAN, J.D & CHAO, C.C. 1993. Nitrification and Nitrifying potential of tropical and subtropical soil. Biol. Fertil. Soils. 15: 87-90.

DE RHAM, P. 1974. Recherches sur la mineralisation de L'azote dans les Sols des Savanes de Lamto (Cote d' Ivoire). Revue D' Ecologie et de Biologie du Sol. 10 (2): 169-195.

FARIÑAS, M. & SAN JOSE, J.J. 1987. Efectos de la supresión del fuego y del pastoreo sobre la composición de una sabana de Trachypogon en los llanos del Orinoco. In San José, J.J. & Montes, R. (eds.) La Capacidad Bioproductiva de las Sabanas, pp. 513-545. Centro Internacional de Ecología Tropical, Caracas.

FRANK, D.A. & MC NAUGHTON, S.J. 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. OIKOS 62: 360-362.

GRUBB, P.J., KELLY, K. & MITCHLEY, J. 1982. The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. The plant community as a working mechanism (ed. by I.I. Newman), pp. 79-97. Special Publication Series No.1, Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford

GARCIA-MIRAGAYA, J. & CACERES, A. 1990. Soil chemistry changes in a forest-grassland vegetation gradient within a fire and grazing protected savanna from the Orinoco llanos, Venezuela. Acta Ecológica 11: 775-781.

HARRIS, M.M. & RIHA, S.J. 1991. Carbon and Nitrogen Dynamics in forest floor during short-term laboratory incubations. Soil. Biol. Biochem. 23: 1035-1041.

HATCH, D.J; JARVIS, S.C. & REYNOLS, S.E. 1991. An assessment of contribution of net mineralization to nitrogen cycling in grass swards using a field incubation method. Plant and Soil. 138 (1): 28-32.

HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology 54: 427-432

JARVIS, S.C. & BARRACLOUGH, D. 1991. Variation in mineral nitrogen under grazed grassland swards. Plant and Soil 138 (2): 177-188.

HOLT, J.A. & COVENTRY, R.J. 1990. Nutrient cycling in Australian savannas. Journal of Biogeography 17: 427-432.

JENKINSON, D.S AND POWLSON, D.S. 1966. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. Soil biology and Biochemistry 8:209-213.

JAMES, F. & Mc CULLOCH, C. 1990. Multivariate analysis in ecology and sistematics: Panacea or Pandora's box? Annual Rev. Ecol. Syst. 21: 129-166.

KAISER, P. 1983. The role of soil micro-organisms in savanna. In Tropical Savannas, F. Bourliere (ed.), 541-556, Elsevier.

KREBS, CH.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper International Edition. London. pp. 507-509

LAMOTTE, M & BOURLIERE, F. 1983. Energy flow and nutrient cycling in Tropical Savannas. In Tropical Savannas, F. Bourliere (ed.), 583-603, Elsevier.

MALDONADO, H. 1991. Influencia de algunas prácticas de manejo sobre la fertilidad de las sabanas. Tesis de Doctorado. Universidad de los Andes.

MARRS, R., THOMPSON, J., SCOTT, D. and PROCTOR, J. 1991. Nitrogen mineralization and nitrification in terra firme forest and savanna soils on Ilha de Maracá, Roraima, Brazil. Journal of Tropical Ecology 7: 123-137.

MARRS, R., PROCTOR, J., HEANEY, A. and MOUNTFORD, M. 1988. Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 76: 466-482.

MC NAUGHTON, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. Ecological Monographs 55: 259-294.

MEDINA, E. 1969. Respiración edáfica de algunas comunidades tropicales. Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 28: 211-213.

MEDINA, E. 1987. Nutrients: Requirements, conservation and cycles in the herbaceous layer. In Detriminants of savannas. Walker, B. (ed.): IUBS Monographs Series 3: 39-65.

MELILLO, J.M. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. Ecology. 65: 256-268.

MENAUT, J.C. BARBAULT, R. LAVELLE, P. & LEPAGE, M. 1985. African savannas: Biological Systems of Humification and Mineralization. In Ecology and Management of the Worlds Savannas. The Australian Academy of Sciences Camberra. Tothill, J.C. & Mott, J.J. (eds.). pp. 14-33

MOLINARI, J. 1989. La diversidad Ecológica: Un enfoque unificado conceptual y metodológico, para su amplia cuantificación. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Postgrado en Ecología. Universidad Central, Caracas, Venezuela.

MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and the semi-deciduos forest of the Venezuelan llanos. Journal Biogeography 2: 325-356.

OBOT, E. 1991. Tha savannas woodlands of Kainji Lake National Park. Discovery and Innovation 3: 45-51.

PASTOR, J., ABER, J.D., MC CLAUGHERTY, CH. A. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a Nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. Ecology 65: 256-268.

PAUL, E. & JUNA, N. 1981. Mineralization and immobilization of soil nitrogen by microorganism. In Terrestrial Nitrogen Cycles (eds) Clark & Roswall. Ecol. Bull. 33: 179-195.

PAUL, E, & CLARK, F.E. 1984. In Soil Microbiology and Biochemistry.

PIVELLO, V.R. & COUTINHO, L.M. 1992. Tranfers of macro-nutrients to the atmosphere during experimental burnings in a open cerrado (Brazilian savanna). Journal of Tropical Ecology. 8: 487-497.

PRICE, S. 1990. The effects of cutting and fertilization on Venezuelan savanna grasses. Ph.D. Thesis, University of Cambridge.

RAGHUBANSHI, A.S. 1992. Effect of topography on selected soil properties and nitrogen mineralization in a dry tropical forest. Soil Biology and Biochemistry. 24: 145-150.

ROBERTSON, G. & VITOUSEK, P. 1981. Nitrification in primary and secondary succession. Ecology 62: 376-386.

ROBERTSON, P.G. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. Oecología 61: 99-104.

ROSWALL, T. 1982. The Biogeochemical Nitrogen Cycle, In Some perspectives of the major biogeochemical cycles. Ed. by E. Likens J. Wiley, N.Y. 25 - 49.

SARMIENTO, G. 1983 a. The Savannas of Tropical America. In Tropical Savannas, F. Bourliere (ed.), 245-287, Elsevier.

SARMIENTO, G. 1983 b. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. Journal of Biogeography, 10: 373-391.

SARMIENTO, G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard University Press, Cambridge.

SARMIENTO, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabana de América del Sur. En G.Sarmiento (Ed.): Las Sabanas Americanas, 15-39. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.

SARMIENTO, G. 1992. Adaptative strategies of perennial grasses in South American savannas. Journal of Vegetation Science 3: 325-336.

SARMIENTO & MONASTERIO. 1983. Life forms and Phenology. In Tropical Savannas. F. Bourliere (ed.), 79-107. Elsevier.

SCHOLES, M.C & SANCHEZ, P.A. 1990. Low soil nitrogen mineralization rates in a humid tropic pasture. Tropical Ecology. 31: 12-15.

SEAGLE, S.W. & MC NAUGHTON, S.J. 1992. Stimulated effects of grazing on soil Nitrogen and Mineralization. Ecology. 73 (3): 1105-1123.

SILVA, J. & SARMIENTO, G. 1976. Influencia de los factores edáficos en la diferenciación de la sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación ecológica. Acta Cient. Venez.: 27: 141-147

SILVA, J., RAVENTOS, J., CASWELL, H & TREVISAN, C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass. Andropogon semiberbis: a matrix model approach. J. Ecol. 79: 345-356

SINGH, J.S; RAGHUBANSHI, A.S; SINGH, R.S & SRIVASTAVA. L.S. 1989. Microbial biomass acts as source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. Nature 338 (6215): 459-500.

SINGH, R.S, RAGHUBANSHI, A.S. & SING, J.S. 1991. Nitrogen, Mineralization in dry tropical savanna: Effects burning and grazing. Soil. Biol. Biochem. 23 (3): 269-273.

SOKAL, R. & ROHLF, F. 1980. Introducción a la Bioestadística. Editorial Reverte. España. 130-200.

STIENSTRA, A.W; GUINEWICK, P. & LAANBROCK, H.J. 1994. Represion of nitrification in soils under a climax grassland vegetation. FEMS Microbiology Ecology 14: 45-52.

TILMAN, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. Ecological Monographs, 57: 189-214.

TILMAN, D. & DOWING, J.A. 1994. Biodiversity and Stability in grasslands. Nature 367: 365-367.

VERSTRAETE, W. 1981. In Terrestrial Nitrogen Cycles (eds) Clark & Roswall. pp. 565-572

VITOUSEK, P.M; GOSZ, J.R, GRIER, CH. E, MELILLO, J.M AND REINERS, W. 1982. Ecological Monographs. 52: 155-177.

VITOUSEK, P.M. & MATSON, P.A. 1985. Disturbance, nitrogen losses in a intensively managed loblolly pine plantation. Ecology 66: 1350-1376.

WOODMANSEE, R.G, VALLIS, I, MOTT, J.J. 1981 443- 462. In Terrestrial Nitrogen Cycles (eds) Clark & Roswall.443-463

ZACK, D.R. & GRICAL, D.F. 1991. Nitrogen mineralization, nitrification and denitrification in upland y wetland ecosystems. Oecología 88: 189-196.

ZINK, A & STAGNO, P. 1966. Estudio Edafológico de la zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Estado Barinas; Ministerio de Obras Publicas. Guanare.

**ANEXOS**







| Especie                       | Grupo Func. | SITIOS DE MUESTREO |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-------------------------------|-------------|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                               |             | 1                  | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   |
| <i>Ipomoea asarifolia</i>     | J           |                    |      |      | 0.03 |      |      |      | 0.05 | 0.01 |      |
| Labiada                       | J           |                    |      | 0.30 |      | 0.04 |      |      |      |      |      |
| <i>Lantana</i> sp1.           | I           |                    |      | 0.01 |      |      |      | 0.01 |      |      |      |
| <i>Lantana</i> sp2.           | I           |                    |      |      |      |      |      | 0.02 |      |      |      |
| <i>Leersia hexandra</i>       | B           |                    |      | 0.56 | 0.58 |      |      |      |      |      |      |
| Leguminosa sp1.               | GH          |                    |      |      |      |      |      | 0.11 |      |      |      |
| Leguminosa sp2.               | GH          |                    |      |      |      |      |      |      |      |      | 0.02 |
| <i>Leptocoryphium lanatum</i> | A           |                    |      |      |      | 0.49 | 0.32 |      |      |      |      |
| Liliaceae                     | I           |                    |      |      |      | 0.03 | 0.01 |      |      |      |      |
| Lirio de agua                 | L           |                    |      | 0.01 |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ludwigia</i> sp1.          | I           |                    |      | 0.24 | 0.01 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ludwigia</i> sp2.          | I           |                    |      | 0.02 |      |      |      |      |      |      |      |
| Lythraceae                    | J           |                    |      |      | 0.09 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Malachra</i> sp.           | J           |                    |      |      |      |      |      | 0.01 |      |      |      |
| <i>Malva</i>                  | IJ          |                    | 0.01 |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Manisuris altissima</i>    | B           |                    |      |      |      |      |      | 0.13 | 0.03 | 0.04 |      |
| <i>Melochia</i> sp1.          | I           | 0.04               | 0.02 | 0.58 | 0.06 |      |      | 0.47 | 0.01 |      | 0.01 |
| <i>Melochia</i> sp2.          | I           |                    |      | 0.23 |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Mesosctetum chaseae</i>    | B           |                    |      | 0.03 |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Miconia</i> sp.            | I           |                    |      |      | 0.01 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Mimosa</i> sp.             | G           | 0.17               | 0.03 |      |      |      |      | 0.03 | 0.22 | 0.08 |      |
| <i>Ninphaea</i>               | L           |                    |      | 0.10 |      |      |      |      |      |      |      |
| Orquidea                      | I           |                    | 0.03 |      |      |      |      |      |      |      | 0.06 |
| <i>Palicourea rigida</i>      | K           |                    |      |      |      |      |      | 0.01 |      |      |      |
| <i>Panicum laxum</i>          | B           |                    |      | 0.04 | 0.07 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Panicum maximum</i>        | B           |                    |      |      |      |      |      |      | 0.03 | 0.85 |      |
| <i>Panicum olyroides</i>      | B           |                    |      |      |      | 0.12 |      |      | 0.02 |      |      |
| <i>Panicum</i> sp.            | B           |                    |      |      | 0.01 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Paspalum Gardnerianum</i>  | B           |                    |      |      |      |      |      |      | 0.25 |      |      |
| <i>Paspalum plicatum</i>      | B           |                    | 0.85 | 0.01 |      |      |      |      | 0.78 | 0.14 |      |
| <i>Paspalum</i> sp.           | B           |                    |      |      | 0.03 |      |      |      | 0.02 | 0.02 |      |
| <i>Passiflora</i>             | J           |                    |      |      |      |      |      | 0.01 |      |      |      |
| <i>Pavonia</i> sp.            | I           |                    |      |      |      | 0.06 | 0.17 |      |      |      |      |
| <i>Pectis ciliaris</i>        | J           |                    |      |      |      | 0.03 |      |      |      |      | 0.03 |
| <i>Phaseolus</i> sp.          | G           |                    |      |      | 0.03 | 0.03 |      | 0.10 |      |      |      |
| <i>Phyllanthus</i> sp.        | J           |                    |      |      | 0.09 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Polygala</i>               | J           |                    | 0.01 |      |      |      |      |      |      |      | 0.02 |
| <i>Psidium</i> sp.            | I           |                    |      |      |      |      |      |      |      |      | 0.03 |
| <i>Reimarochloa acuta</i>     | B           |                    |      | 0.65 | 0.66 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Reibunium</i> sp1.         | J           |                    |      |      | 0.01 |      |      |      |      |      |      |
| <i>Rhynchospora</i> sp.       | F           |                    |      | 0.02 | 0.04 |      |      |      |      |      | 0.01 |
| <i>Richardia scabra</i>       | J           |                    | 0.18 |      |      | 0.05 | 0.37 |      |      | 0.10 |      |
| Rubiaceae sp1.                | J           |                    |      |      | 0.01 |      |      |      |      |      |      |
| Rubiaceae sp2.                | J           |                    |      | 0.22 |      |      |      |      |      |      |      |

| Especie                      | Grupo Func. | SITIOS DE MUESTREO |      |      |      |       |       |      |       |       |       |
|------------------------------|-------------|--------------------|------|------|------|-------|-------|------|-------|-------|-------|
|                              |             | 1                  | 2    | 3    | 4    | 5     | 6     | 7    | 8     | 9     | 10    |
| <i>Ruellia germiniflora</i>  | I           |                    |      |      |      | 0.83  | 0.51  | 0.01 |       |       | 0.03  |
| <i>Scleria</i> sp.           | F           |                    |      |      | 0.04 |       |       |      |       |       |       |
| Scrophulariaceae sp1.        | J           |                    |      | 0.15 |      |       |       |      |       |       |       |
| Scrophulariaceae sp2.        | J           |                    |      | 0.03 |      |       |       |      |       |       |       |
| <i>Setaria</i>               | B           |                    | 0.03 |      |      |       |       |      |       |       |       |
| <i>Sida</i> sp1.             | J           |                    | 0.33 | 0.09 | 0.36 |       |       | 0.10 | 0.03  |       | 0.03  |
| <i>Sida</i> sp2.             | J           |                    |      |      |      |       |       |      | 0.01  |       |       |
| <i>Smilax</i> sp.            | I           |                    |      |      | 0.02 |       |       |      |       |       |       |
| <i>Spilanthes barinensis</i> | J           |                    |      |      |      |       |       |      | 0.63  | 0.28  |       |
| <i>Sporobolus cubensis</i>   | B           |                    | 0.44 |      |      | 0.20  | 0.40  |      |       |       |       |
| Sterculiaceae sp1.           | I           |                    |      |      |      |       | 0.01  | 0.39 | 0.01  |       |       |
| Sterculiaceae sp2.           | I           |                    |      |      |      |       |       | 0.04 |       |       |       |
| <i>Stylopappus pittieri</i>  | J           |                    | 0.24 | 0.02 | 0.04 |       |       |      | 0.12  |       |       |
| <i>Stylosanthes humilis</i>  | G           |                    | 0.01 |      |      | 0.01  | 0.03  |      |       | 0.01  | 0.06  |
| <i>Tephrosia adunca</i>      | G           |                    |      |      |      | 0.25  | 0.09  |      |       |       |       |
| <i>Trachypogon plumosus</i>  | C           |                    |      |      |      | 0.01  | 0.09  |      |       |       |       |
| <i>Trachypogon vestitus</i>  | C           |                    |      |      |      | 0.01  | 0.40  |      |       |       |       |
| <i>Vernonia brasiliensis</i> | I           | 0.01               |      | 0.05 | 0.01 |       |       |      | 0.01  | 0.03  | 0.02  |
| <i>Zornia</i> sp.            | G           |                    | 0.01 |      |      | 0.19  | 0.06  |      |       |       | 0.01  |
|                              |             | 4.06               | 6.73 | 9.44 | 7.49 | 11.57 | 11.30 | 9.85 | 12.64 | 12.00 | 12.19 |