

Universidad de Los Andes  
Facultad de Ciencias  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas  
Postgrado en Ecología Tropical

Efecto de la calidad de las raíces sobre el secuestro  
de carbono al reemplazar una sabana nativa  
por una pastura de *Brachiaria brizantha*.

Ing<sup>a</sup>. Agrónoma  
Acácia Lima Neves

Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como requisito parcial para  
optar al grado de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical

Mérida, enero de 2003



# VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios del Postgrado, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO** de **Acácia Lima Neves**, para optar el título de **Magister Scientae en Ecología Tropical** y que se titula:

**“Efectos de la calidad de las raíces sobre el secuestro de carbono al reemplazar una sabana con una pastura de *Brachiaria brizantha*.”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy 21 de enero de 2003, a las 2:30 p.m. nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, en la Facultad de Ciencias, siendo Presidente del Jurado la Dra. Lina Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo la defensa pública del trabajo presentado a nuestra consideración. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de este mismo día, en el salón A-17 se dio curso al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente la presidenta 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 EL TRABAJO DE GRADO PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN.**

  
Dra. Lina Sarmiento  
Tutora



  
Dra. Aura Azócar  
Jurado

  
Dra. Michele Ataroff  
Jurado

Este estudio se desarrolló en los laboratorios del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes – Mérida, bajo la dirección de la **Dra. Lina Sarmiento**.

Este estudio forma parte del proyecto **“Increasing carbon sequestration through environmental management of acid soils in the tropics”**, financiado por la Overseas Development Administration – ODA (Gran Bretaña), donde participan investigadores y estudiantes del Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT (Colombia), de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA (Brasil) y del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE (Venezuela).

“Afagar a terra,  
conhecer os desejos da terra,  
cio da terra, propícia estação,  
e fecundar o chão...”

Milton Nascimento y Chico Buarque de Holanda

A la memoria de mi hermano Marco Antonio y de mi abuela Francisca

A mi hijo Alexandre y a mis sobrinas Raíssa y Fabiola

A una agricultura sana y a la justicia social en el campo

Dedico.

## Agradecimientos

A mi tutora, Dra. Lina Sarmiento, por sus enseñanzas, su incentivo, su paciencia y su eterno buen humor.

Al Profesor Dimas Acevedo, por sus enseñanzas, sus comentarios, y las divertidas y calorosas salidas de campo.

A Dra. Aura Azocar y a Dra. Michele Atarof, por sus adecuadas sugerencias y sugerencias.

Al Dr. Mario Fariñas y al Dr. Samuel Segnini, por sus comentarios estadísticos.

A la Bióloga Sonia García y a los técnicos Gerardo Paredes, Zulay Mendez y Jhonny Marquez, por su ayuda en la instalación del experimento y en los análisis químicos.

A las secretarias Nancy Gavidia y Idalba Guadua, por solucionaren mis problemas burocráticos.

A Leonardo Ruiz y a Julia Smith, por colaboraren con la estética de la presentación escrita.

A mis compañeros del postgrado, muy cariñosamente a Holanda Moreno y Adriana Ruiz, por compartieren conmigo las delicias y los atropellos académicos.

A mi querida familia venezolana, muy cariñosamente a mi suegra, la Ing<sup>a</sup>. Agrónoma Gladys Ramos, por su apoyo incondicional.

A minha amada família brasileira. Meus pais, Cândido e Irismar; meus irmãos. Marco Antonio. Marco Aurélio e Aline; minha sobrinha Raíssa; meus tios Iomar e Olivar; minhas primas Carina y Carolina; e minha cunhada Fabíola, por todo o amor, a proteção, o incentivo e a torcida.

“Afagar a terra,  
conhecer os desejos da terra,  
cio da terra, propícia estação,  
e fecundar o chão...”

Milton Nascimento y Chico Buarque de Holanda

A la memoria de mi hermano Marco Antonio y de mi abuela Francisca  
A mi hijo Alexandre y a mis sobrinas Raíssa y Fabiola  
A una agricultura sana y a la justicia social en el campo

Dedico.

# Índice General

Página

## Resumen

1. Introducción.....	1
1. 1. <i>Antecedentes</i> .....	4
1. 2. <i>Planteamiento del problema e hipótesis</i> .....	8
1. 3. <i>Objetivos</i> .....	12
1. 3. 1. <i>Objetivo general</i> .....	12
1. 3. 2. <i>Objetivos específicos</i> .....	12
2. Materiales y Métodos.....	13
2. 1. <i>Área de estudio</i> .....	13
2. 2. <i>Materiales de estudio</i> .....	15
2. 2. 1. <i>Material vegetal</i> .....	15
2. 2. 2. <i>Suelo</i> .....	16
2. 3. <i>Fase de campo</i> .....	19
2. 3. 1. <i>Colecta de suelo</i> .....	19
2. 3. 2. <i>Colecta de raíces</i> .....	19
2. 4. <i>Fase de laboratorio</i> .....	20
2. 4. 1. <i>Preparación de las raíces</i> .....	20
2. 4. 2. <i>Preparación del suelo</i> .....	20
2. 4. 3. <i>Incubación</i> .....	21
2. 5. <i>Protocolo experimental de la incubación</i> .....	21
2. 5. 1. <i>Diseño de la incubación</i> .....	21
2. 5. 2. <i>Descomposición de las raíces (pérdida de peso)</i> .....	22
2. 5. 3. <i>Calidad del material</i> .....	24
2. 5. 4. <i>Liberación de CO<sub>2</sub></i> .....	26
2. 6. <i>Análisis de los resultados</i> .....	28

2. 6. 1. <i>Descomposición de las raíces (pérdida de peso)</i> .....	28
2. 6. 2. <i>Mineralización del C de la MOS</i> .....	30
2. 6. 3. <i>Mineralización del C de las raíces</i> .....	31
2. 6. 4. <i>Balance de C</i> .....	32
3. <i>Resultados</i> .....	33
3. 1. <i>Calidad de las raíces utilizadas en la incubación</i> .....	33
3. 2. <i>Descomposición de las raíces</i> .....	33
3. 2. 1. <i>Pérdidas de peso</i> .....	33
3. 2. 2. <i>Cambios en la composición del material vegetal durante la incubación</i> .....	39
3. 2. 2. 1. <i>Porcentaje de Carbono</i> .....	39
3. 2. 2. 2. <i>Carbono Total</i> .....	41
3. 2. 2. 3. <i>Porcentaje de Nitrógeno</i> .....	43
3. 2. 2. 4. <i>Nitrógeno Total</i> .....	45
3. 2. 2. 5. <i>Relación C/N</i> .....	47
3. 3. <i>Mineralización del C de la MOS</i> .....	49
3. 3. 1. <i>Mineralización diaria</i> .....	49
3. 3. 2. <i>Mineralización acumulada</i> .....	51
3. 4. <i>Mineralización del C de las raíces</i> .....	53
3. 4. 1. <i>Mineralización diaria</i> .....	53
3. 4. 2. <i>Mineralización acumulada</i> .....	57
3.5. <i>Balance de C en el frasco de incubación</i> .....	63
4. <i>Discusión</i> .....	70
4.1. <i>Calidad de las raíces</i> .....	70
4.2. <i>Descomposición de las raíces</i> .....	71
4.3. <i>Mineralización del C</i> .....	73
4.4. <i>Extrapolación de los datos de incubación a condiciones de campo:</i> <i>una evaluación de la metodología de incubación</i> .....	76
4.5. <i>Consideraciones finales</i> .....	79

5. Conclusiones.....81

6. Bibliografía.....83

## Índice de Tablas

Página

Tabla 1. Cantidades de C ( $t\ ha^{-1}$ ) en los suelos de sabanas nativas y de pasturas manejadas en Colombia (Fisher <i>et al</i> , 1994).....	5
Tabla 2. Propiedades físico-químicas del perfil de suelo de la sabana nativa, clasificado como un tropustalf oxico. Datos del Proyecto Secuestro de C – Venezuela, sin publicar).....	16
Tabla 3. Peso y contenido de humedad del suelo para las capas de 0-10 y 40-60 cm.....	21
Tabla 4. Parámetros y tratamientos evaluados con el respectivo número de frascos utilizados en la incubación.....	28
Tabla 5. Porcentaje inicial y cantidad (mg) de C y N, así como la relación C/N de la necromasa de raíces de sabana y de pastura utilizadas para la incubación.....	33
Tabla 6. Parámetros de ajuste de las curvas de descomposición a ecuaciones doble exponenciales.....	35
Tabla 7. Tiempo (días) estimado para la descomposición del 50% y 99% de las fracciones lábil (A) y recalcitrante (R), y del material total de raíces de sabana y de pastura en condiciones de incubación.....	37
Tabla 8. Valores de los residuales de cada tratamiento en relación con un ajuste común de los puntos de todos los tratamientos a una ecuación doble exponencial.....	37
Tabla 9. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el porcentaje de peso restante de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	38

Tabla 10. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el %C de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	41
Tabla 11. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el C total (mg) de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	43
Tabla 12. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el % de N de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	45
Tabla 13. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el N total (mg) en la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	47
Tabla 14. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre la relación C/N de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación.....	49
Tabla 15. C orgánico total del suelo ( $\text{mg Kg}^{-1}$ ) y fracción mineralizada de C ( $C_M$ ) después de los 247 días de incubación en las capas de 0-10 y de 40-60 cm, a 90 y a 60% de la capacidad de campo.....	52
Tabla 16. Parámetros de ajuste de las curvas de la mineralización acumulada de la MOS a ecuaciones triples exponenciales.....	53
Tabla 17. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana y de pastura en ambas capas de suelo a 90% de la capacidad de campo.....	60
Tabla 18. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana y de pastura en ambas capas de suelo a 60% de la capacidad de campo.....	61
Tabla 19. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana en ambas capas y contenidos de humedad.....	62

Tabla 20. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de pastura en ambas capas y contenidos de humedad.....	63
--	----

## Índice de Figuras

	Página
Figura 1. Esquema básico de los reservorios y flujos de C en pasturas.....	8
Figura 2. Esquema hipotético de los cambios en los reservorios y flujos de C al reemplazar sabanas naturales por pasturas manejadas.....	11
Figura 3. Ubicación del Jardín Botánico de la UNELLEZ, en los Llanos de Barinas – Venezuela.....	13
Figura 4. Climadiagrama de la ciudad Barinas para los años 1989-1996 (Fuente: Estación Meteorológica Barinas – Aeropuerto).....	14
Figura 5. Características texturales del suelo de la sabana nativa (Proyecto Secuestro de C – Venezuela, sin publicar).....	17
Figura 6. Dinámica de la humedad del suelo de la pastura en la capa de 0-17 y 27-60 cm, así como el contenido relativo de humedad (CRH) en la capacidad de campo (CC) y en el punto de marchitez permanente (PMP).....	19
Figura 7. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar la pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura en las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC.....	23
Figura 8. Cronograma de los días e intervalos entre los muestreos para la estimación de la pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura, en las condiciones de 90 y de 60% de la CC.....	23

Figura 9. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar el CO <sub>2</sub> proveniente de la mineralización de las raíces de sabana y de pastura en las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC.....	26
Figura 10. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar el CO <sub>2</sub> proveniente de la mineralización de la MOS de las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC.....	27
Figura 11. Cronograma de los días y intervalos entre los muestreos para la estimación del CO <sub>2</sub> proveniente de la mineralización de la MOS y de las raíces de sabana y de pastura.....	27
Figura 12. Modelo esquemático del balance de C para el suelo durante el período de incubación.....	32
Figura 13. Dinámica de la descomposición de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 cm (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo.....	34
Figura 14. Curvas de descomposición de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 cm (0) y de 40-60 cm (1) y la curva común (CC) a todos los tratamientos.....	38
Figura 15. Porcentaje de C en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación.....	40
Figura 16. Cantidad de C total en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación.....	42
Figura 17. Porcentaje de N en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación.....	44

Figura 18. Nitrógeno total en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación.....	46
Figura 19. Relación C/N de la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación.....	48
Figura 20. Mineralización diaria (mg C día <sup>-1</sup> ) proveniente de la MOS de las capas de 0-10 (N0) y de 40-60 cm (N1), a 90 y a 60% de la capacidad de campo.....	50
Figura 21. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de la MOS de las capas de 0-10 (N0) y de 40-60 cm (N1), a 90 y a 60% de la capacidad de campo.....	51
Figura 22. Mineralización diaria (mg C día <sup>-1</sup> ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo.....	54
Figura 23. Mineralización diaria (mg C día <sup>-1</sup> ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1), a 60% de la capacidad de campo.....	55
Figura 24. Mineralización diaria (mg C día <sup>-1</sup> ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90 y a 60% de la capacidad de campo.....	56
Figura 25. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo.....	57
Figura 26. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 60% de la capacidad de campo.....	58
Figura 27. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% y a 60% de la capacidad de campo.....	60

Figura 28. Balance de C para el suelo de la capa de 0-10 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 90% de la capacidad de campo.....64

Figura 29. Balance de C para el suelo de la capa de 40-60 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 90% de la capacidad de campo.....65

Figura 30. Balance de C para el suelo de la capa de 0-10 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 60% de la capacidad de campo.....68

Figura 31. Balance de carbono para el suelo de la capa de 40-60 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 60% de la capacidad de campo.....69

## Resumen

Trabajos previos han documentado una acumulación importante de carbono en el suelo de sabanas americanas reemplazadas por pasturas manejadas con gramíneas africanas. Esta acumulación es de interés en el contexto del cambio global (aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico). Con el objetivo de entender los mecanismos ecológicos implicados en el secuestro de C se analizó el efecto de la calidad (relación C/N) de las raíces de una sabana nativa y de una pastura de *Brachiaria brizantha* sobre la dinámica de descomposición de estas raíces y su influencia sobre el secuestro de C en el suelo. La hipótesis es que las raíces de pastura presentan una mayor relación C/N y en consecuencia se descomponen más lentamente, lo que explicaría parcialmente la acumulación de C. La metodología se basó en una incubación en laboratorio con condiciones controladas de temperatura (28 °C) y dos contenidos de humedad del suelo (60% y 90% de la CC) que se desarrolló por un período de 217 días. Se utilizó como sustrato para incubar 0,5 mg de ambos tipos de raíces, suelo de dos profundidades (0-10 y 40-60 cm) correspondiente a un alfisol de una sabana estacional de los llanos venezolanos, cuya diferencia principal consiste en un contenido de arcilla dos veces mayor en profundidad. Se midió el desprendimiento de CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización tanto de la materia orgánica del suelo como de ambos tipos de raíces y se evaluó la dinámica de su descomposición a través de la pérdida de peso de las raíces (% del peso restante) a lo largo de los 217 días. Los resultados mostraron que a un mayor contenido de humedad la descomposición de las raíces de sabana fue mayor en relación con las de pastura en ambas profundidades de suelo. A 0-10 cm, se descompuso 41,8% de las raíces de sabana y 36,5% de las de pastura, mientras que a 40-60 cm, se descompuso 66,7% de las raíces de sabana y 47,6% de las de pastura. La mineralización de las raíces de sabana a 90% de la CC fue mayor que las de pastura únicamente en profundidad (63,0 mg C para la sabana y 43,1 mg C para la pastura), mientras que a 60% de la CC, la mineralización de las raíces de sabana fue mayor que las de pastura únicamente en superficie (47,6 mg C para la sabana y 32,0 mg C para la pastura). El efecto de la calidad del material sobre la descomposición de ambos tipos de raíces no solo dependió de la calidad del material, sino también de las condiciones del medio: i) a un mayor contenido de humedad y de arcillas, el efecto de la calidad fue mayor; ii) a un menor contenido de humedad, el efecto de la calidad desapareció, indicando que la disponibilidad de agua en el suelo podría ser un factor más condicionante para el secuestro de C que la calidad del material radical.

## 1.

**Introducción**

Los niveles crecientes de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) observados en la atmósfera durante los últimos años y sus implicaciones sobre el cambio climático (efecto invernadero), han hecho que el ciclo del carbono (C) se tornase un tópico importante en los estudios de ecología, oceanografía y geoquímica (Schimel, 1995). Sin embargo, el ciclo del C comprende numerosos procesos geológicos, físicos, químicos y biológicos que implican una gran dificultad para cuantificar sus flujos, tanto a escala planetaria como ecosistémica (Falkowski *et al*, 2000; Canadell *et al*, 2000).

El CO<sub>2</sub> es el gas de invernadero más importante bajo la influencia del hombre. Cerca del 75% de las emisiones antrópicas de CO<sub>2</sub> se debe a la quema de combustibles fósiles (5,5 Gt C año<sup>-1</sup>); y 25% se debe a los cambios en el uso de la tierra (1,6 Gt C año<sup>-1</sup>), a través de las pérdidas de C de la biomasa, bien sea por mineralización, por quema o por ambos (Houghton, 1995; Schimel, 1995). La estabilización de la concentración del CO<sub>2</sub> atmosférico dependerá de una gran inversión tecnológica a fin de reducir el uso de combustibles fósiles, así como de alternativas de uso y manejo de la tierra que favorezcan el incremento de C orgánico retenido o secuestrado en la biosfera terrestre, donde la materia orgánica del suelo (MOS) constituye su reservorio principal (Batjes y Sombroek, 1997).

Uno de los aspectos claves en las investigaciones del cambio global se refiere a la dinámica futura de la gran cantidad de C que se encuentra como MOS, la cual está regulada por la productividad primaria neta, la distribución de los fotosintetatos en las partes aérea y subterránea, y por las tasas de descomposición y el grado de estabilización de estos componentes orgánicos (Tiessen *et al*, 1984; Batjes, 1996). El contenido de C del suelo depende del balance neto de las entradas vía necromasa (mantillo y raíces) y de las salidas vía mineralización (Vogt *et al*, 1996; Gregorich *et al*, 1996; Bruce *et al*, 1998). En general, el secuestro de C en el suelo dependerá de la cantidad de asimilados distribuidos en la parte subterránea, de asimilados deficientes en nutrientes, de asimilados ricos en lignina, de bajas temperaturas, de condiciones de hidromorfia y anaerobiosis, del contenido y calidad de las arcillas, del grado de agregación

(Sarmiento, 1984; Oades y Walters, 1991; Degens, 1997; Hassink, 1997), de la presencia de determinados grupos de la macrofauna del suelo, como lombrices y termitas; y de la actividad microbiana (Coleman *et al*, 1989; Lavelle y Martin, 1992; Oades, 1993; Guggenberger *et al*, 1995).

La degradación del suelo reduce el contenido de MOS, lo que repercute negativamente sobre el secuestro de C, principalmente en los agrosistemas terrestres (Lal *et al*, 1997; Karlen y Cambardella, 1996; Batjes y Sombroek, 1997). Las prácticas convencionales de implantación y mantenimiento de agrosistemas generalmente promueven pérdidas de C en el suelo, ocasionadas por su degradación acelerada (erosión, compactación, ruptura de agregados), por el incremento de la mineralización de C orgánico debido a los cambios de la humedad del suelo, y las tasas de retorno bajas de la biomasa al suelo (Lavelle, 1987; Brown y Lugo, 1990; Oades, 1993; Singh y Singh, 1995; Lal *et al*, 1997; Bruce *et al*, 1998). La magnitud y velocidad con que se producen estas alteraciones vendrían determinadas principalmente por el tipo de manejo y por las características climáticas (Burke *et al*, 1995; Paustian *et al*, 1995).

La promoción del secuestro de C en los agrosistemas dependerá: a) de la reducción de las tasas de deforestación, b) del aumento de la biomasa vegetal (reforestación y aforestación), y c) del secuestro adicional de C en los suelos, a través del aumento y mantenimiento de la MOS, especialmente de su fracción más recalcitrante (Houghton, 1996; Batjes y Sombroek, 1997). La utilización de manejos apropiados podría representar, globalmente, una acumulación de más de 7,0 Gt C en suelos agrícolas durante los próximos 50 años (Sampson *et al*, 1993, citados por Batjes y Sombroek, 1997). Sin embargo, el papel de la agricultura en el secuestro de C implica una gama de aspectos técnicos, sociales, económicos y culturales, que dificulta un control global.

Prácticas de manejo enfocadas a promover el secuestro de C y a reducir la degradación de los suelos en agrosistemas tropicales incluyen el empleo de labranza mínima, abonos verdes y cercas vivas; la incorporación de residuos orgánicos por debajo de la zona de labranza; el manejo del agua, irrigación y drenaje; el uso de fertilizantes químicos y residuos orgánicos, la inoculación de microorganismos fijadores de nitrógeno y el control de la acidez; la estabilización de laderas y terrazas; la adopción de rotación de cultivos y sistemas de cultivos perennes/anuales; el control

de pastoreo a niveles sustentables; la introducción de especies adaptadas agroecológica y fisiológicamente; y la introducción de especies de enraizamiento profundo (Karlen y Cambardella, 1996; Batjes y Sombroek, 1997; Fisher *et al*, 1997; Bruce *et al*, 1998).

En Sudamérica, los ecosistemas de sabanas tropicales constituyen una parte substancial de la cobertura vegetal que ha sufrido cambios estructurales fuertes debido a una intensa ocupación humana y actividad agrícola (Sarmiento, 1983). Dada la gran demanda de proteínas y fibras, una gran extensión de las áreas de sabanas naturales ha sido convertida en pasturas manejadas, implicando una disminución drástica en la biodiversidad, una vez que los pastos nativos de baja calidad forrajera fueron desplazados por unas pocas especies de gramíneas africanas (Sarmiento, 2000), de mejor calidad forrajera (Lascano y Euclides, 1996).

El manejo tradicional de las sabanas nativas tropicales consiste básicamente en quemadas anuales para la limpieza de malezas y un sistema de pastoreo extensivo y continuo con una carga animal muy baja (0,1 a 0,2 animal ha<sup>-1</sup>); mientras que las pasturas introducidas raramente son quemadas, utilizan un sistema de pastoreo rotacional, reciben moderada fertilización de implantación y soportan una carga animal mayor que las sabanas nativas, de 2 a 3 animal ha<sup>-1</sup> (Thomas *et al*, 1990; Lascano, 1991; Fisher *et al*, 1996).

Fisher *et al* (1994) observaron en sabanas sobre oxisoles de Colombia que la reducción de la quema de la biomasa aérea, el aumento del estatus nutricional del suelo y la introducción de gramíneas africanas con enraizamiento profundo, solas o en asociación con leguminosas, resultaron en un mayor rendimiento por área cultivada que las sabanas nativas. Se observó que el sistema radical abundante y profundo de las gramíneas africanas favorece una mayor asimilación de nutrientes y de agua en las capas más profundas del suelo y promueve la redistribución y el secuestro de C en capas profundas del perfil. El incremento de C en suelos con el uso de gramíneas africanas también ha sido comprobado en pasturas no fertilizadas implementadas sobre ultisoles de la Amazonia brasileña (Feilg *et al*, 1995; Moraes *et al*, 1996; Nelly *et al*, 1996), pero la ganancia de C del suelo observada fue muy pequeña comparada con la pérdida de C producida por la quema de la biomasa aérea de la selva para la instalación de estas pasturas (Nelly *et al*, 1996).

En el caso de los bosques tropicales puede concluirse que mantener el C de la biomasa aérea es la estrategia principal para el secuestro de C (Fearnside, 2000), pero el modelo de manejo propuesto por Fisher *et al* (1994) podría representar un aumento significativo de la productividad y del contenido de C del suelo de extensas áreas de sabanas de Sudamérica, ya implantadas con pasturas de gramíneas africanas y que se encuentran en diferentes estados de degradación.

En este trabajo se analizan algunos mecanismos que pudieran estar contribuyendo a que ocurra un secuestro de C en el suelo cuando sabanas tropicales son convertidas en pasturas manejadas con gramíneas africanas.

Este estudio forma parte del proyecto “*Increasing carbon sequestration through environmental management of acid soils in the tropics*”, financiado por la Overseas Development Administration – ODA (Gran Bretaña), donde participan investigadores y estudiantes del Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT (Colombia), de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA (Brasil) y del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE (Venezuela), que a lo largo de este trabajo se citará como Proyecto C – Venezuela.

### 1. 1. *Antecedentes*

En un experimento agronómico realizado por el equipo del Programa de Pasturas Tropicales del CIAT se observaron los efectos de la introducción y manejo de gramíneas africanas con enraizamiento profundo, solas o asociadas a leguminosas suramericanas, sobre el reservorio de C del suelo. Los estudios se desarrollaron en parcelas de pasturas experimentales y sabanas nativas inmediatamente adyacentes a las pasturas, implantadas sobre oxisoles de la finca comercial “Hacienda Matazul” y de la Estación Experimental del CIAT – Carimagua, en los Llanos Orientales de Colombia (Fisher *et al*, 1994).

En la Hacienda Matazul, se analizó el C total del suelo en una pastura manejada con *Andropogon gayanus* y la leguminosa *Stylosanthes capitata* con 3 años de implantación y fertilizada únicamente en el establecimiento. En la Estación Experimental Carimagua, se analizaron

pasturas manejadas únicamente con *Brachiaria humidicola* (9 años) y con *B. humidicola* y la leguminosa *Arachis pintoi* (6 años), ambas fertilizadas en el establecimiento y cada dos años. En todos los casos, se observó un incremento en el contenido de C del suelo promovido por las pasturas de gramíneas africanas, principalmente en las capas más profundas, lo cual indicaría que la conversión provoca un secuestro de C considerable (Tabla 1).

Tabla 1. Cantidades de C ( $t\ ha^{-1}$ ) en los suelos de sabanas nativas y de pasturas manejadas en Colombia (Fisher *et al.*, 1994). Columnas en color gris indican el incremento de C de las pasturas en relación con las sabanas.

Sitio	Hacienda Matazul			Estación Experimental de Carimagua				
	Sabana	<i>A. gayanus</i> + <i>S. capitata</i> (3 años)		Sabana	<i>B. humidicola</i> (9 años)		<i>B. humidicola</i> + <i>A. pintoi</i> (6 años)	
Capa (cm)	C	C	Incremento	C	C	Incremento	C	Incremento
0-20	64,0	71,1	7,1**	70,3	76,0	5,7	88,1	17,8**
20-40	42,7	51,9	9,3**	52,4	57,6	5,3	71,2	18,6**
40-100*	79,8	114,2	34,3**	74,3	89,2	14,9**	108,4	34,0**
Total	186,5	237,2	50,7**	197,0	222,8	25,9**	267,7	70,4**

\*Para la Estación Experimental de Carimagua la capa fue de 40-80 cm.

\*\* $P < 0,05$ .

El reemplazo de la sabana por pasturas asociadas con leguminosas promovió un secuestro de C mayor que la pastura sola. La pastura de *B. humidicola* presentó un incremento de C mayor en profundidad, mientras que las pasturas asociadas con leguminosas presentaron incrementos de C en todo el perfil del suelo en relación con las sabanas. La pastura manejada únicamente con *B. humidicola* promovió un secuestro de C de  $25,9\ t\ ha^{-1}$ , pero en asociación con *A. pintoi*, el secuestro fue 3 veces mayor ( $70,4\ t\ ha^{-1}$ ) a pesar del menor tiempo de establecimiento, representando un incremento de  $44,5\ t\ ha^{-1}$  en relación con la *B. humidicola* sola, lo que indica un efecto positivo de la leguminosa sobre el secuestro de C. También se observa una acumulación de C importante y rápida ( $50,7\ t\ ha^{-1}$ ) con la asociación de *A. gayanus* con *S. capitata*.

Resultados de diversos estudios realizados tanto en la Hacienda Matazul como en la Estación Experimental de Carimagua que indican algunas de las posibles causas del secuestro de C mayor en pasturas manejadas, serán presentados a continuación.

Una estimación de la biomasa y la extensión de raíces vivas de dos pasturas manejadas (4 años) y de una sabana nativa se realizó durante la estación húmeda (Rao *et al*, 1996; citados por Fisher *et al*, 1997). La biomasa de la pastura sola ( $570 \text{ g m}^{-2}$ ) fue 1,5 veces mayor que de la pastura asociada con una leguminosa ( $380 \text{ g m}^{-2}$ ) y 4,1 veces mayor que la de la sabana nativa ( $140 \text{ g m}^{-2}$ ). La extensión radical de la pastura sola ( $21,5 \text{ km m}^{-2}$ ) fue 1,6 veces mayor que de la asociada ( $13,8 \text{ km m}^{-2}$ ) y 2,3 veces mayor que de la sabana nativa ( $9,5 \text{ km m}^{-2}$ ). Estos resultados pueden explicar la mayor capacidad de exploración de recursos de las gramíneas africanas.

La productividad primaria neta subterránea (PPNS) de *B. dictyonera* sola (8 años:  $8,63 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) y asociada a *A. pintoi* (8 años:  $8,96 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) fue 3 veces mayor que la de sabana nativa ( $2,88 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) y 2,5 veces mayor que la de *B. humidicola* (15 años:  $3,47 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) (Trujillo, 2000).

Generalmente, las gramíneas africanas presentan mayor relación C/N que las leguminosas y las gramíneas nativas, lo que podría causar una descomposición más lenta de la necromasa en pasturas manejadas. No existen datos sobre la relación C/N de la necromasa aérea (mantillo) de las sabanas nativas, pero la de *A. gayanus*, *B. dictyonera* y *B. humidicola* varió entre 89,7 a 193,5; y la de *A. pintoi* y *S. capitata*, entre 20,1 a 31,1 (Thomas y Asakawa, 1993). La relación C/N de la necromasa de raíces de *B. dictyonera* y *B. humidicola* varió entre 100,8 a 224,0; la de *A. pintoi*, fue de 20,81; y de la sabana nativa, 67,7 (Celis Neira, 1993, citado por Fisher *et al*, 1995; Trujillo, 2000). Si se toma la relación C/N como indicador de descomponibilidad, existirían diferencias muy marcadas entre ambos tipos de necromasa tanto de las pasturas manejadas como de las sabanas nativas,

La macrofauna del suelo de dos pasturas manejadas (*B. decumbens* sola y asociada a *Pueraria phaseoloides*: 15 años) y de una sabana nativa fue determinada por Decaëns *et al* (1994), con la metodología recomendada por el programa Tropical Soil Biology and Fertility – TSBF. En las pasturas manejadas se incrementó la actividad de la macrofauna local, la cual presentó una alta riqueza taxonómica; alta biomasa, principalmente de lombrices; y moderada densidad poblacional, principalmente de termitas. Las termitas y las lombrices son importantes redistribuidores de material orgánico entre las capas más profundas del suelo. La alta capacidad

de agregación de los nidos de termitas y pelotas fecales de lombrices protegen físicamente la MOS, lo que resulta en tasas de descomposición considerablemente más lentas (Lee y Wood, 1971; Oades, 1993; Guggenberger *et al*, 1995).

Los resultados señalados anteriormente indican que el mayor secuestro de C en suelos de pasturas manejadas se debe posiblemente a una mayor PPN, principalmente subterránea, a la menor calidad de la biomasa y de la necromasa total, y a la macrofauna del suelo asociada. La mayor acumulación observada en pasturas asociadas con leguminosas puede estar relacionada con una mayor producción vegetal, consecuencia de un suministro adicional de N, fijado por las leguminosas (Thomas, 1995; Ledgard, 2001).

Fisher *et al* (1994) enfatizan la importancia del enraizamiento profundo de gramíneas africanas en el secuestro de C, principalmente en profundidad donde tiende a estar mejor protegido y menos susceptible a la descomposición. Como la mayor parte de las pasturas de Sur América establecidas sobre suelos de sabanas presentan baja productividad, el manejo con gramíneas africanas promovería un aumento en la producción y una ganancia de C para el sistema. Tomando en cuenta que los ecosistemas de sabanas ocupan cerca de 250 millones de hectáreas en Sudamérica, si un cuarto de esta superficie fuese convertido en pasturas manejadas con *B. humidicola* asociada con *A. pintoi*, por ejemplo, en 6 años podría esperarse cerca de 4,4Gt C (0,73 Gt C año<sup>-1</sup>), lo que representaría una acumulación respetable de C en agrosistemas terrestres, equivalente a la mitad de las emisiones debido a cambios en el uso de la tierra.

Aunque los resultados alcanzados con la utilización de gramíneas africanas de enraizamiento profundo por el equipo del CIAT representen una alternativa de manejo para las pasturas poco productivas, establecidas sobre sabanas tropicales, los valores encontrados requieren de una exhaustiva verificación. Además, el origen de las cantidades elevadas de C orgánico secuestrado por estas pasturas manejadas, el efecto de la incorporación de fertilizantes químicos sobre los procesos de secuestro de C y el tiempo necesario para que el C del suelo alcance un nuevo equilibrio, son interrogantes que se deben aclarar. Igualmente, se hace necesario verificar si pasturas establecidas sobre otros tipos de suelos de sabanas responden de igual manera en cuanto al secuestro de C.

## 1. 2. Planteamiento del problema e hipótesis

Dada la gran acumulación de C observada por Fisher *et al* (1994) en suelos de sabanas manejadas con gramíneas introducidas, se plantea cuales son los mecanismos que permiten esa acumulación. Antes de plantear las hipótesis de este estudio, se analizará cuales son los principales reservorios y flujos de C en sabanas y pasturas. En la Figura 1 se presenta un esquema del ciclo del C adaptado a estos ecosistemas, elaborado por investigadores integrantes del Proyecto Secuestro de C. Las cifras presentadas corresponden a un sistema pastoreado y fueron estimadas sobre la base de criterio de expertos.

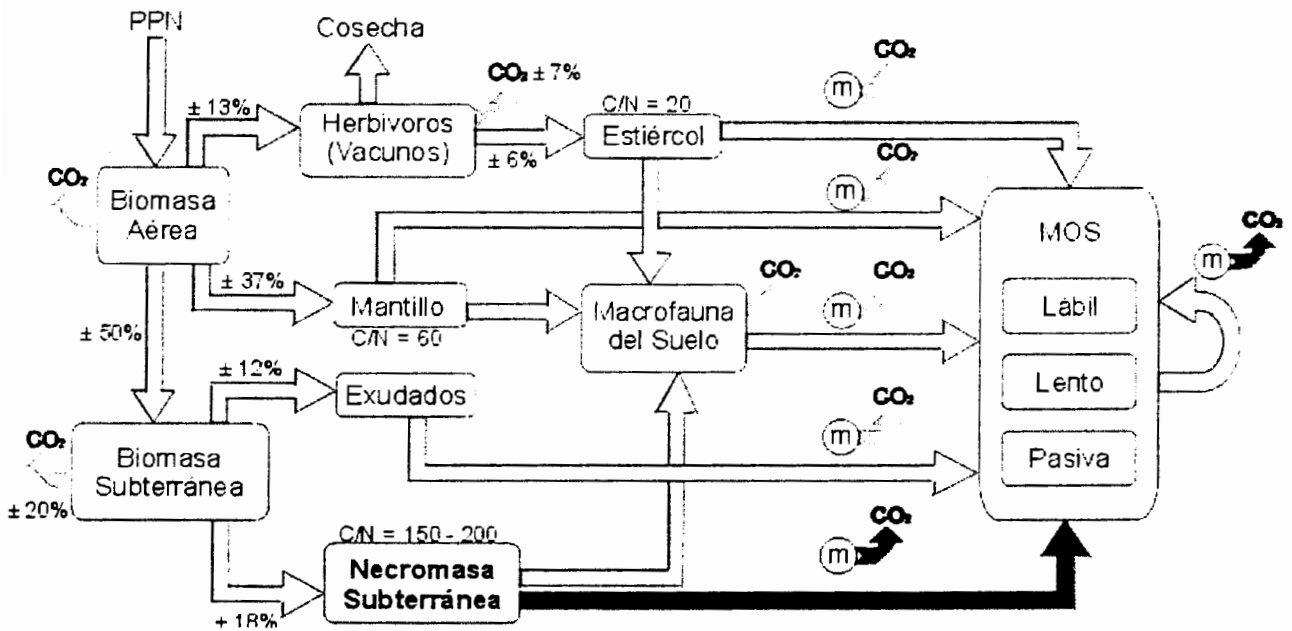


Figura 1. Esquema básico de los reservorios y flujos de C en pasturas. Se indica de manera aproximada la importancia relativa de los principales flujos de C, así como la relación C/N de los diferentes materiales en descomposición. En negrita, los procesos a evaluar en este trabajo. Elaborado por investigadores integrantes del Proyecto Secuestro de C.

Cerca del 50% del C fijado fotosintéticamente y no respirado por la biomasa aérea de las plantas es transferido hacia las raíces vivas. Una pequeña fracción (± 13%) del C de la biomasa aérea es consumida por los vacunos que liberan un poco más de la mitad (± 7%) por el proceso de respiración y el restante (± 6%) retorna en forma de estiércol. El mantillo corresponde a la mayor porción del C (± 37%) de la biomasa aérea y, al igual que el estiércol producido por los vacunos,

pasará a formar la materia orgánica del suelo, como consecuencia de la actividad de la fauna de invertebrados y de la descomposición por los microorganismos.

Del 50% del C transferido hacia las raíces vivas, cerca de  $\pm 20\%$  es perdido a través de la respiración y  $\pm 12\%$  es utilizado para la producción de exudados, rápidamente utilizados por los microorganismos. El  $\pm 18\%$  restante, se convierte en necromasa subterránea que se integrará a la materia orgánica del suelo por acción de la fauna de invertebrados y por la descomposición por microorganismos. Si bien la necromasa subterránea representa únicamente el 18% de la producción primaria subterránea neta, su alta relación C/N en el caso de la pastura y su ubicación dentro del suelo la convierte en la fracción que posiblemente contribuye más a la formación de MOS. Contrariamente, el mantillo, que representa el 37% de la producción primaria aérea neta, es un material de mejor calidad y que está sujeto a la acción de las quemadas y del pastoreo.

Todos los procesos metabólicos realizados por la fauna de invertebrados y los microorganismos del suelo implican la liberación de C en forma de CO<sub>2</sub>, consecuencia del proceso de respiración.

En la materia orgánica del suelo el C puede ser encontrado en tres distintas fracciones, de acuerdo a su resistencia a la descomposición (Parton *et al*, 1988): una fracción activa (lábil) del suelo que comprende a los microorganismos vivos y a los productos microbianos, con un tiempo de renovación entre 2 a 4 años; una fracción protegida y más resistente (recalcitrante o lenta) a la descomposición, como resultado de una protección física o química, con un tiempo de renovación entre 20 a 50 años; y una fracción pasiva, que está protegida físicamente o resistente químicamente a la descomposición, con un largo tiempo de renovación de 800-1200 años. Cuanto mayor la relación C/N de la necromasa, mayor será la resistencia a la descomposición, favoreciendo la acumulación en el suelo.

Los procesos que favorecen un mayor contenido y estabilización del C en los suelos de sabanas cuando se implantan pasturas de gramíneas africanas han sido poco estudiados. Dada la gran acumulación de C observada por Fisher *et al* (1994) se plantea algunos de los posibles mecanismos que permitirían ese secuestro. Se parte de la premisa de que el reemplazo de las sabanas por pasturas manejadas modifica algunos aspectos del ciclo del C, ya sea aumentando o

disminuyendo la velocidad de determinados flujos (Figura 2), proponiéndose algunas hipótesis para el fenómeno del secuestro de C en esos agrosistemas. Del conjunto de hipótesis propuestas para explicar el secuestro de C en las pasturas, únicamente la expuesta en el ítem 3 con relación al material radical se evaluará en este trabajo.

1. La mayor tasa de PPN presentada por las gramíneas introducidas implicaría un aumento de la cantidad de biomasa aérea y subterránea, lo que de por sí contribuiría a aumentar los reservorios de C en la biomasa vegetal.
2. La mayor PPN de las gramíneas introducidas también implica mayores cantidades de necromasa aérea y subterránea a partir de la cual se forma la MOS.
3. La diferencia entre la calidad (relación C/N) de los materiales vegetales (mantillo y raíces) tendría consecuencias sobre las tasas de descomposición. Es de esperar una menor calidad (alta relación C/N) en la pastura manejada, ya que una mayor biomasa es producida con igual cantidad de nutrientes disponibles. Una mayor relación C/N reduciría las tasas de descomposición, lo cual incurriría en una acumulación mayor de C.
4. Una mayor relación C/N del material vegetal (mantillo y raíces) afectaría la estructura funcional de la macrofauna del suelo, provocando:
  - reducción de la actividad epígea (fragmentación y consumo del mantillo).
  - aumento de la actividad anécica (mayor transferencia del mantillo para el interior del suelo) debido al aumento de la cantidad de mantillo producido en pasturas manejadas.
  - aumento de la actividad de lombrices endógenas como consecuencia del aumento de la actividad anécica y de la producción mayor de necromasa subterránea. lo que puede resultar en el transporte vertical de cantidades considerables de C, el cual queda protegido físicamente en forma de productos fecales.

5. Un menor contenido relativo de humedad en los suelos de las pasturas manejadas, resultante de una mayor tasa de transpiración, traería como consecuencia una disminución de las tasas de descomposición.

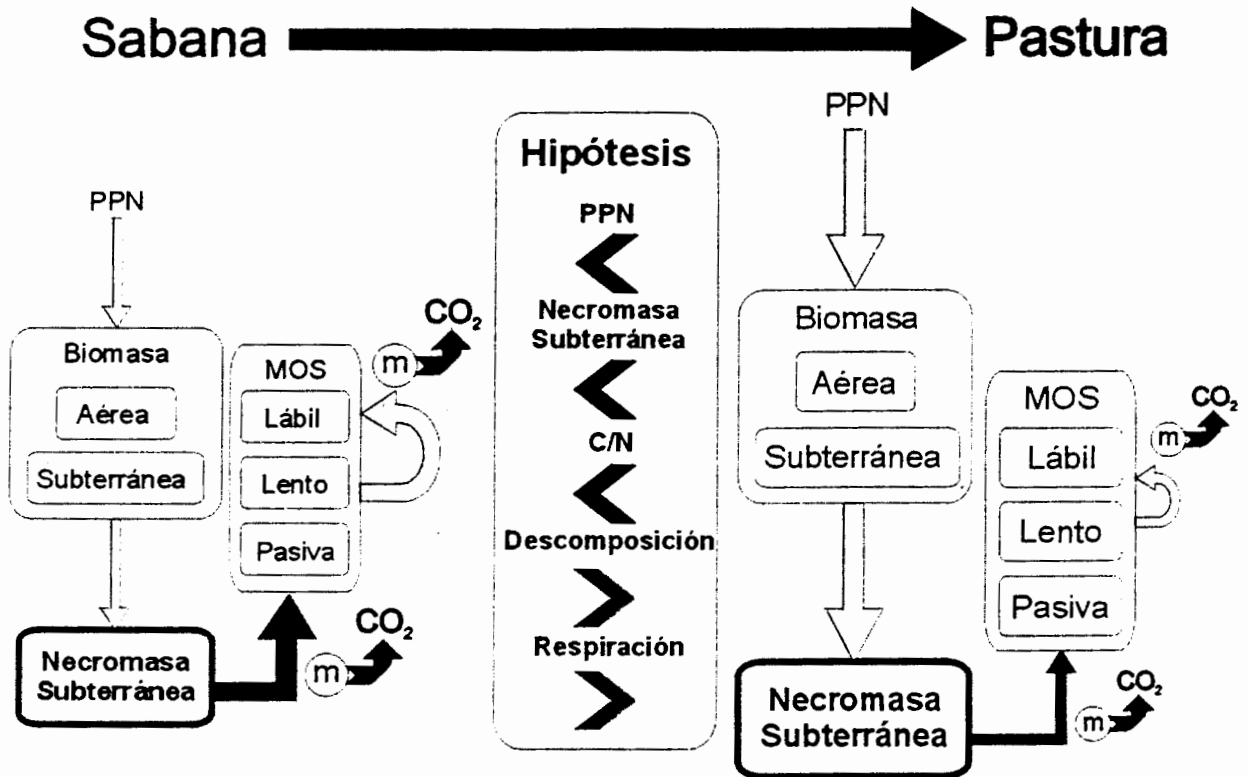


Figura 2. Esquema hipotético de los cambios en los reservorios y flujos de C al reemplazar sabanas naturales por pasturas manejadas. Las flechas mayores indican los flujos que son comparativamente mayores en cada sistema. En negrita, los procesos y compartimentos evaluados en este trabajo.

### 1. 3. *Objetivos*

#### 1. 3. 1. *Objetivo general*

- Evaluar si la diferencia en la calidad del material vegetal (relación C/N) entre las raíces de gramíneas nativas e introducidas y su efecto sobre la dinámica de descomposición de estas raíces, puede explicar, total o parcialmente, el secuestro de C que ocurre al convertir sabanas nativas en pasturas manejadas.

#### 1. 3. 2. *Objetivos específicos*

- Determinar la calidad de las raíces de la sabana nativa y de la pastura, a través de la relación C/N.
- Comparar la descomposición (pérdida de peso) de ambos tipos de raíces (sabana nativa y pastura) en dos profundidades del suelo y con dos contenidos de humedad.
- Comparar el CO<sub>2</sub> desprendido proveniente de la descomposición de las raíces de la sabana nativa y de la pastura con el fin de establecer la fracción de C que se mineraliza (respiración) y la que se transforma en MOS (humificación).
- Medir el CO<sub>2</sub> proveniente de la descomposición de la MOS, con el fin de separar el CO<sub>2</sub> proveniente la descomposición de las raíces de aquel proveniente de la MOS.
- A partir de los resultados obtenidos construir balances de C para analizar la cantidad de material que se descompone y la proporción del C contenido en este material que es mineralizado o humificado en los diferentes tratamientos (raíces de sabana y de pastura, profundidades y contenidos de humedad).



## 2.

**Materiales y Métodos**

El presente estudio se desarrolló en dos fases: a) una fase de campo, en la cual se realizaron colectas de suelo de una sabana nativa, y de raíces de una sabana nativa y de una pastura de *Brachiaria brizantha*, y b) una fase de laboratorio, en la cual se evaluó la descomposición de ambos tipos de raíces, a dos profundidades de suelo, en un experimento de incubación bajo condiciones controlada de temperatura y humedad.

2.1. *Área de estudio*

La colecta de suelo y de los diferentes materiales radicales se llevó a cabo en áreas experimentales del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora - UNELLEZ, al noroeste de la ciudad de Barinas ( $8^{\circ} 36' 55''$  N y  $70^{\circ} 12' 25''$  W), Estado Barinas – Venezuela (Figura 3), en la zona comprendida entre los Ríos Santo Domingo y Pagüey, en los Llanos Altos Occidentales o Llanos de Barinas, a 165 m.s.n.m.

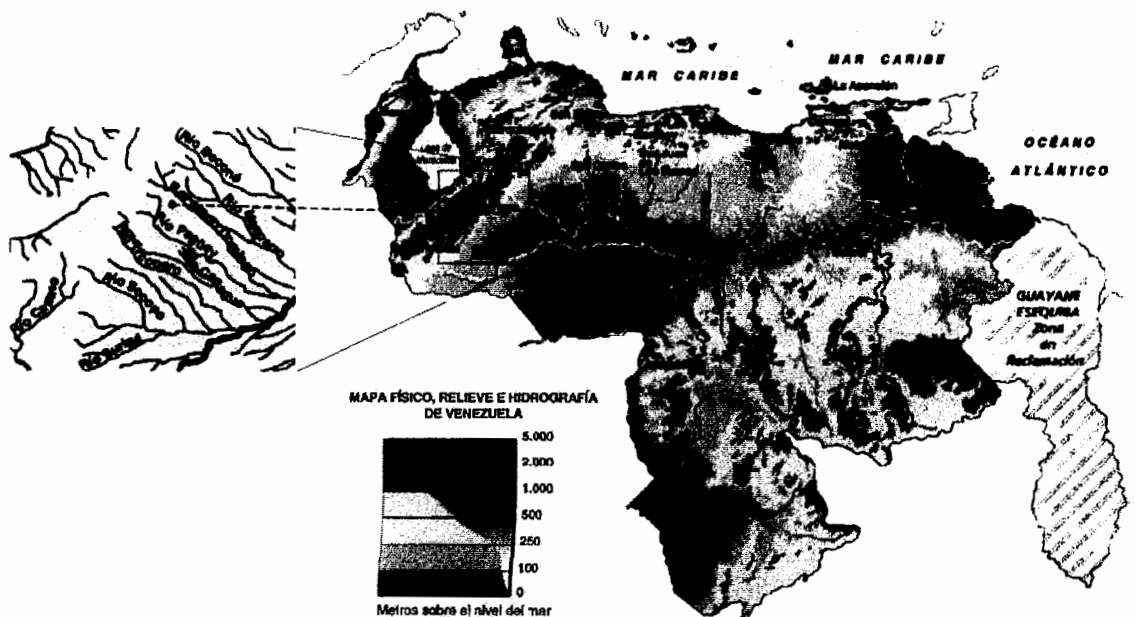


Figura 3. Ubicación del Jardín Botánico de la UNELLEZ, en los Llanos de Barinas – Venezuela.

La región presenta un clima megatérmico, con isoterma anual (Aw de Köppen) y una temperatura media anual de 26,5 °C. El régimen pluviométrico es marcadamente estacional, con una precipitación promedio anual de  $1552 \pm 287$  mm, de los cuales  $1467 \pm 277$  mm caen durante la estación húmeda (diciembre-marzo) y  $85 \pm 36$  mm, durante la estación seca (abril-noviembre). Bajo estas condiciones (Figura 4) se desarrolla lo que Sarmiento y Monasterio (1975) definen como sabanas estacionales.

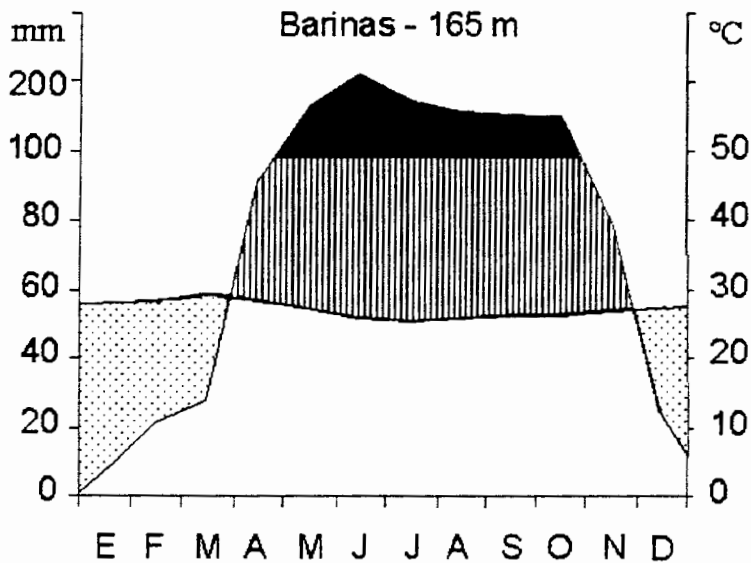


Figura 4. Climadiagrama de la ciudad Barinas para los años 1989-1996 (Fuente: Estación Meteorológica Barinas – Aeropuerto).

Los suelos del Jardín Botánico corresponden a la Serie Barinas y son representativos de los alfisoles tropicales bien drenados (tropustalf oxidado) que predominan sobre los depósitos aluviales del Cuaternario medio (Q<sub>II</sub>) y se desarrollan bajo vegetación de sabana, presentando productividad moderada y fertilidad natural baja. Poseen una pendiente general NW-SE que no sobrepasa el 0,15%, con moderado drenaje interno y un drenaje superficial que varía desde muy rápido hasta moderado, según la pendiente local (Zinck y Stagno, 1966). La temperatura media anual del suelo a 50 cm de profundidad es de 28 °C (Mogollón y Comerma, 1994).

## 2. 2. *Materiales de estudio*

### 2. 2. 1. *Material vegetal*

Las raíces utilizadas en la incubación fueron colectadas en una sabana nativa y en una pastura de *Brachiaria brizantha*, una especie africana ampliamente difundida en Sudamérica. La sabana nativa es del tipo denominada *abierta* o *pastizal*, presentando como especies dominantes las gramíneas *Paspalum gardnerianum*, *Axonopus chrysoblepharis*, *Cenchrus pilosus* y *Spilanthes barinensis* (Sarmiento *et al*, 1991). La pastura es una parcela experimental que, en la época del muestreo, contaba con 9 años de implantación.

Fisonómicamente, las gramíneas que componen la sabana nativa presentan un porte de moderado a bajo (Ramia, 1974), mientras que la pastura de *B. brizantha*, así como la mayoría de las pasturas implantadas con gramíneas africanas para producción de forraje, presenta un porte alto, con un mayor potencial para crecimiento y producción de materia orgánica que las gramíneas de la sabana (Bilbao y Medina, 1990; Baruch, 1996).

La sabana nativa estudiada en el Jardín Botánico ha sido manejada mediante cortes periódicos durante los últimos 30 años y su producción aérea (hojas, peso seco) fue estimada por Sarmiento *et al* (1991) en  $8,0 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . La pastura también ha sido manejada mediante cortes periódicos y no fue sometida a fertilización y pastoreo. No existen datos de producción aérea para esta pastura, pero en los cerrados brasileños, las parcelas experimentales más productivas de *B. brizantha* alcanzan  $17,0$  a  $22,0 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Valle *et al*, 1993, citados por Fisher y Kerridge, 1996). En sabanas de Colombia sobre Oxisoles, cuando *B. brizantha* fue asociada a la leguminosa *Desmodium ovalifolium*, la producción sin cortes alcanzó  $7,3 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , y cuando fue sometida a pastoreo,  $1,3 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (CIAT, 1984 y 1985, citado por Fisher y Kerridge, 1996).

Para ninguno de los dos sistemas existen datos de la producción subterránea. Sin embargo, esta bien reportado en la literatura (San José y Medina, 1976; Singh y Gupta, 1977; Menaut y Cesar, 1979; Sarmiento y Vera, 1979) que la producción subterránea representa una entrada importante

de C en el suelo de sabanas (tanto o más que la producción aérea), la cual decrece con la profundidad. La concentración mayor de raíces en las capas más superficiales del suelo (0-30 cm), como consecuencia de una disponibilidad mayor de agua y nutrientes, es un patrón observado en ecosistemas tanto tropicales como templados (Richards, 1986; Drew, 1990; Goss *et al.*, 1993; Jackson *et al.*, 1996).

### 2. 2. 2. Suelo

El sustrato utilizado para la incubación consistió en suelo de dos profundidades (0-10 y 40-60 cm) de la sabana nativa, cuyas propiedades físico-químicas se presentan en la Tabla 2. Se optó por utilizar solamente el suelo de la sabana nativa por dos razones: 1) la estandarización del sustrato asegura que las diferencias entre la tasa de descomposición de ambos tipos de raíces se deben a la diferencia entre la calidad de los materiales y no a determinadas condicionantes del suelo, y 2) el suelo de la sabana nativa es el suelo a partir del cual ocurrirán las transformaciones debidas al reemplazo de la vegetación por la pastura manejada. Las profundidades fueron seleccionadas en función de donde se produce una mayor acumulación de C, según las observaciones de Fisher *et al.* (1994) (ver Tabla 1 en la introducción).

Tabla 2. Propiedades físico-químicas del perfil de suelo de la sabana nativa, clasificado como un tropustalf oxico. Datos del Proyecto Secuestro de C – Venezuela, sin publicar). En negrita, los valores encontrados para las profundidades utilizadas en la incubación.

Capa (cm)	Arcilla (%)	Arena (%)	Limo (%)	pH (agua) (KCl)		CIC	Ca	K	Mg	Na	SB	C Total (%)	N Total	C/N
<b>0-10</b>	<b>12</b>	<b>72</b>	<b>16</b>	<b>5,3</b>	<b>4,3</b>	<b>5,60</b>	<b>2,01</b>	<b>0,76</b>	<b>1,17</b>	<b>0,002</b>	<b>70,2</b>	<b>1,20</b>	<b>0,08</b>	<b>15,32</b>
10-20	12	74	14	4,9	4,0	5,22	1,04	0,24	0,71	0,001	44,2	1,13	0,07	17,31
20-40	10	68	22	4,8	3,9	5,22	1,08	0,14	0,43	0,002	31,8	0,87	0,06	15,73
<b>40-60</b>	<b>24</b>	<b>64</b>	<b>12</b>	<b>4,9</b>	<b>4,0</b>	<b>4,85</b>	<b>1,04</b>	<b>0,11</b>	<b>0,45</b>	<b>0,002</b>	<b>32,8</b>	<b>0,80</b>	<b>0,05</b>	<b>16,06</b>
60-80	28	56	16	5,1	4,1	4,48	1,12	0,09	0,45	0,002	37,3	0,68	0,04	16,88
80-100	30	56	14	5,3	4,4	4,10	1,60	0,11	0,71	0,003	58,8	0,45	0,04	12,86
100-120	32	56	12	5,4	4,7	5,22	2,06	0,18	1,19	0,004	65,2	0,35	0,03	11,60

El perfil fue estudiado en siete capas, entre 0 y 120 cm. Se observa un claro aumento de las arcillas con la profundidad, el cual se explica por la migración vertical de las mismas debido al proceso de lixiviación; esta migración lleva progresivamente a su pérdida del perfil, pero en los alfisoles el proceso no se ha completado. En la Figura 5 se puede observar claramente las condiciones texturales características de los alfisoles: el aumento vertical de arcillas, la disminución vertical de las arenas y la baja proporción de limo en todo el perfil.

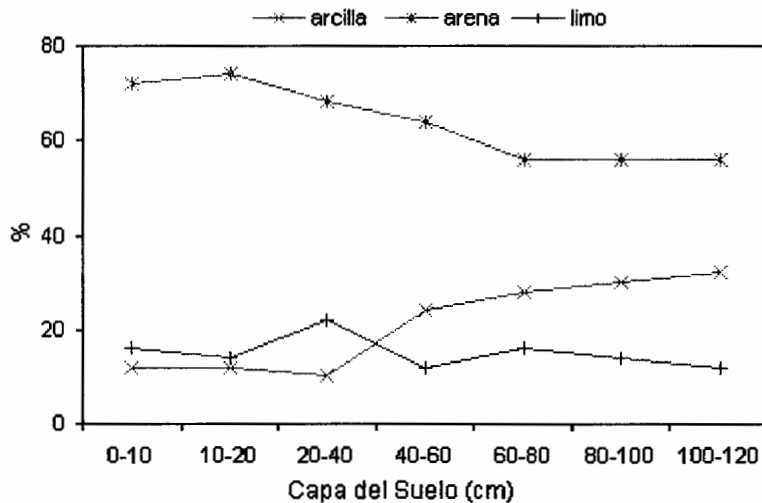


Figura 5. Características texturales del suelo de la sabana nativa (Proyecto Secuestro de C –Venezuela, sin publicar).

Los valores de pH indican una alta acidez del suelo y también una alta acidez intercambiable, lo que se debe a la lixiviación intensa de la que está objeto. La capacidad de intercambio catiónico (CIC) baja es resultante del poco desarrollo de la superficie de adsorción del suelo, lo que se debe: 1) a la gran concentración de arena encontrada en las capas más superficiales (68-72%), 2) al hecho de que la mayor parte de las arcillas sean del tipo caolinita, lo que hace que posea una baja capacidad de adsorción de cationes y 3) a la baja concentración de MOS (Zinck y Stagno, 1966; González, 1987).

La CIC baja y la lixiviación activa a la que están sometidos estos suelos ocasionan los valores bajos de cationes básicos intercambiables, determinando el carácter distrófico del suelo (Sarmiento, 1990). La saturación de bases (SB) presenta mayores rangos en las capas superiores

(0-20 cm), y decrece de forma acentuada hasta los 60 cm, donde vuelve otra vez a aumentar siguiendo el mismo patrón del pH del suelo.

Las concentraciones de C total y de nitrógeno (N) total presentan características similares: valores medios en las capas superiores, decreciendo en profundidad hasta valores casi insignificantes. Las concentraciones de C y N son bajas y se deben a la baja producción de esta sabana y a una estabilidad menor de la MOS, la cual tiende a mineralizarse rápidamente bajo estos climas tropicales estacionales (Côteaux *et al.*, 2002). La relación C/N de la materia orgánica del perfil es alta hasta los 80 cm de profundidad, cuando empieza a disminuir hasta los 120 cm. Esto indica un grado de humificación mayor de la MOS a partir los 80 cm de profundidad, cuando los valores observados se aproximan a los de la relación C/N de la materia orgánica humificada, que es alrededor de 10 (Hardy, 1970).

Las diferencias fisico-químicas entre las dos capas seleccionadas para la incubación son marcadas. Con relación a las características texturales, se nota un contenido de arena mayor a 0-10 cm y de arcilla mayor a 40-60 cm, lo que indica que la presencia de arcillas favorece una mayor retención hídrica y una mayor protección física de la MOS (Orjuela, 1989) en profundidad. La acidez del suelo es menor a 0-10 que a 40-60 cm, lo que se relaciona con una mayor SB en superficie. La CIC es mayor a 0-10 que a 40-60 cm, debido a la mayor cantidad de MOS en la capa superior. Los porcentajes de C total y de N total son mayores en el suelo superficial, posiblemente como consecuencia del aporte mayor de necromasa subterránea y aérea.

El contenido relativo de humedad (CRH) del suelo de la sabana nativa a 0-10 y a 40-60 cm se estimó por los resultados obtenidos para las profundidades de 0-17 y 27 a 60 cm del suelo de una pastura de *Digitaria decumbens*, localizada en áreas experimentales del Jardín Botánico (Acevedo, 1988; Sarmiento y Acevedo, 1991) (Figura 6), y de donde se tomaron los CRH utilizados en la incubación, que serán descritos posteriormente en la Tabla 3. El CRH del suelo a 0-10 cm corresponde a 15,9% en la capacidad de campo (CC) y 6,5% en el punto de marchitez permanente (PMP), mientras que a 40-60 cm, corresponde a 19,6% en la CC y 9,3% en el PMP. El CRH del suelo es mayor en la capa de 40-60 cm como consecuencia de una concentración

mayor de arcillas a esta profundidad. Basándose en estos resultados, se seleccionaron contenidos de humedades equivalentes a 90 y a 60 % de la CC de cada capa, cuyos valores se acercan a la condición óptima y la de limitación hídrica en el suelo.

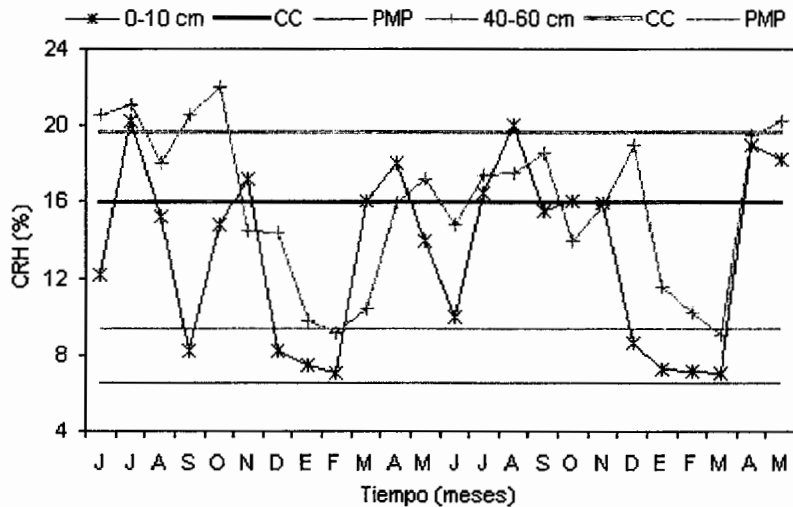


Figura 6. Dinámica de la humedad del suelo de la pastura en las capas de 0-17 y 27-60 cm, así como el contenido relativo de humedad (CRH) en la capacidad de campo (CC) y en el punto de marchitez permanente (PMP), (Acevedo, 1988; Sarmiento y Acevedo, 1991).

### 2.3. Fase de campo

#### 2.3.1. Colecta de suelo

Al final de la estación húmeda (octubre de 1997), se colectaron cerca de 400 Kg de suelo fresco de las capas de 0-10 y de 40-60 cm, por medio de una calicata. El suelo fue tamizado a 4 mm en el campo, guardado en bolsas plásticas y transportado al laboratorio.

#### 2.3.2. Colecta de raíces

En la misma época de la colecta de suelo, plantas tanto de la sabana como de la pastura fueron colectadas manualmente, sacudidas para quitar el exceso de suelo agregado a las raíces, y

separadas en parte aérea y subterránea con ayuda de una tijera de poda. Aunque sólo se utilizó las raíces superficiales, se observó tanto en la sabana nativa como en la pastura que existen raíces al menos hasta los 120 cm del perfil. Las raíces fueron guardadas en bolsas plásticas identificadas por tipo de raíz y transportadas al laboratorio.

#### 2. 4. *Fase de laboratorio*

Tanto la preparación del suelo y de las raíces como el experimento de incubación fueron realizados en los laboratorios del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE, Universidad de los Andes – Mérida, entre el período de noviembre de 1997 a diciembre de 1998.

##### 2. 4. 1. *Preparación de las raíces*

Las raíces de sabana y de pastura fueron separadas del suelo por lavado con agua sobre un tamiz de 0,3 mm y colocadas a secar a temperatura ambiente ( $\pm 25$  °C). Una vez secas, fueron separadas por diámetro en gruesas (1-2 mm) y finas (0,3-1 mm), cortadas a un tamaño de 2 mm de longitud y mezcladas en la misma proporción (50%) de finas y gruesas, a fin de homogeneizar el tamaño y el diámetro del material para no introducir diferencias que pudiesen causar variabilidad entre las réplicas, las cuales enmascararían las diferencias entre los tratamientos.

##### 2. 4. 2. *Preparación del suelo*

El suelo fue secado al aire y tamizado a 2 mm, luego pasó por un proceso meticuloso de limpieza, manual y con ayuda de un pequeño ventilador, para eliminación del material vegetal remanente. De acuerdo a la humedad preestablecida para cada profundidad (Tabla 3), el equivalente a 250 g de suelo seco y limpio fue humedecido por aspersión con agua destilada, homogeneizado y colocado en un frasco de vidrio que fue cerrado herméticamente.

Tabla 3. Peso y contenido de humedad del suelo para las capas de 0-10 y 40-60 cm.

Capa (cm)	Suelo* (g)	90% CC			60% CC		
		Agua (%)	Agua (ml)	Suelo + Agua (g)	Agua (%)	Agua (ml)	Suelo + Agua (g)
0-10	254,32	14,31	31,46	285,78	9,54	19,55	273,87
40-60	255,75	17,54	38,5	294,25	11,76	18,1	273,85

\*Este peso corresponde a 250 g del suelo más el peso equivalente a la humedad en que éste se encontraba en el momento de instalación del experimento.

### 2. 4. 3. Incubación

La incubación se desarrolló a una temperatura constante de 28 °C, que es una de las temperaturas estándares utilizadas en incubaciones de laboratorio (Herman *et al*, 1977), pero también coincide con la temperatura media anual a 50 cm del suelo del área de estudio (Mogollón y Comerma, 1994). A lo largo de la incubación, se midió la pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura incubadas en el suelo de las capas de 0-10 y 40-60 cm a 90% de la CC. También se midió la liberación de CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización tanto de la MOS como de ambos tipos de raíces. Con el objetivo de evaluar el efecto de la humedad sobre la descomposición de la MOS y de ambos tipos de raíces, los mismos parámetros anteriormente citados fueron medidos a un menor contenido de humedad (60% de la CC) en un experimento paralelo. La incubación se extendió por un período de 217 días (cerca de siete meses), estimado para que cerca del 50% de las raíces se hubiera descompuesto (Martin, 1989).

### 2. 5. Protocolo experimental de la incubación

#### 2. 5. 1. Diseño de la incubación

Se utilizaron un total de 300 frascos de vidrio de 500 ml con tapa hermética (Tabla 4). En cada frasco se colocaron 250 g de suelo, ya sea de 0-10 o de 40-60 cm, previamente humedecido a 90 ó 60% de la CC según los tratamientos (Tabla 3). Estos frascos de incubación fueron utilizados

para: 1) evaluar las pérdidas de peso de las raíces y 2) evaluar el desprendimiento de CO<sub>2</sub> (mineralización del C) proveniente tanto de la MOS cuanto de las raíces.

Todos los frascos fueron preincubados por un período de 25 días antes de agregar las raíces, a fin de promover la reactivación de la población microbiana y la descomposición de la MOS que perdió su protección física por efecto de la manipulación. En cada frasco destinado a medir la pérdida de peso (Figura 7) y la liberación de CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización de las raíces (Figura 9) se agregó 0,5 g de raíces, las cuales se mezclaron homogéneamente con el suelo con ayuda de una espátula. En los frascos utilizados para la medición del CO<sub>2</sub> (Figura 10) se instalaron *trampas* conteniendo 20 ml de hidróxido de sodio (NaOH) a 0,3 N que eran cambiadas por nuevas a cada muestreo (Figura 11). También se utilizaron 6 frascos vacíos con trampas de NaOH para medir el CO<sub>2</sub> proveniente del aire de dentro de los frascos y que se utilizaron como blancos.

La humedad correspondiente a 90 y a 60% de la CC fue mantenida mediante un ajuste semanal con agua destilada, calculado de la siguiente forma: como el peso total inicial de cada frasco (frasco + suelo, con y sin raíces, + agua) se midió al ser instalado el experimento, la diferencia entre el peso medido a cada semana y el peso total inicial de cada frasco, indicó la cantidad de agua destilada a ser agregada. Al mismo tiempo, la apertura semanal de los frascos evitó las condiciones de anaerobiosis.

### 2. 5. 2. *Descomposición de las raíces (pérdida de peso)*

Para la medición de la pérdida de peso de ambos tipos de raíces a la condición de 90% de la CC se utilizaron 220 frascos, mientras que a la condición de 60%, se utilizaron 40 frascos, distribuidos conforme al esquema presentado en la Figura 7.

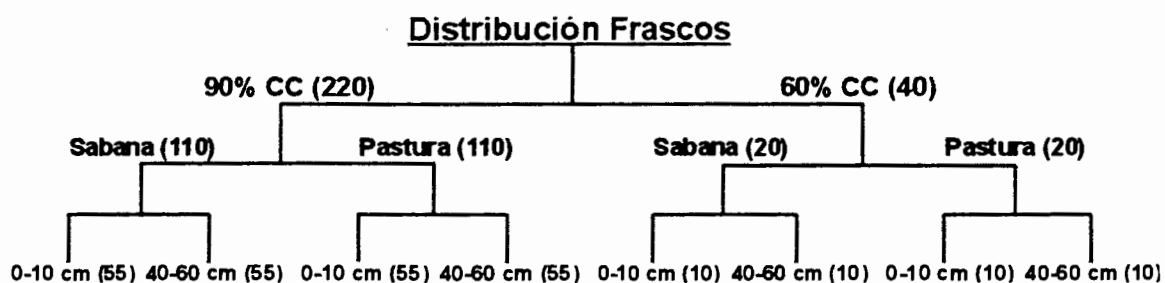


Figura 7. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar la pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura en las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC. (n) = número de frascos.

El cronograma de muestreo para ambas condiciones de humedad se presenta en la Figura 8. En la condición de 90% de la CC se realizaron 10 muestreos destructivos, cuyos intervalos se hicieron progresivamente más largos para adaptarse a la dinámica del proceso de descomposición, es decir, a medida que pasa el tiempo el proceso se hace más lento. En cada uno de los nueve primeros muestreos se seleccionaron al azar 5 frascos por tratamiento. En el último muestreo (217 días), se pesaron las raíces remanentes de los 10 frascos destinados a la estimación de  $\text{CO}_2$  (Figura 9).

Para los tratamientos con la condición de 60% de la CC, se estimó el peso de las raíces remanentes únicamente a los 217 días, utilizando los 10 frascos destinados a la estimación de  $\text{CO}_2$  (Figura 9).

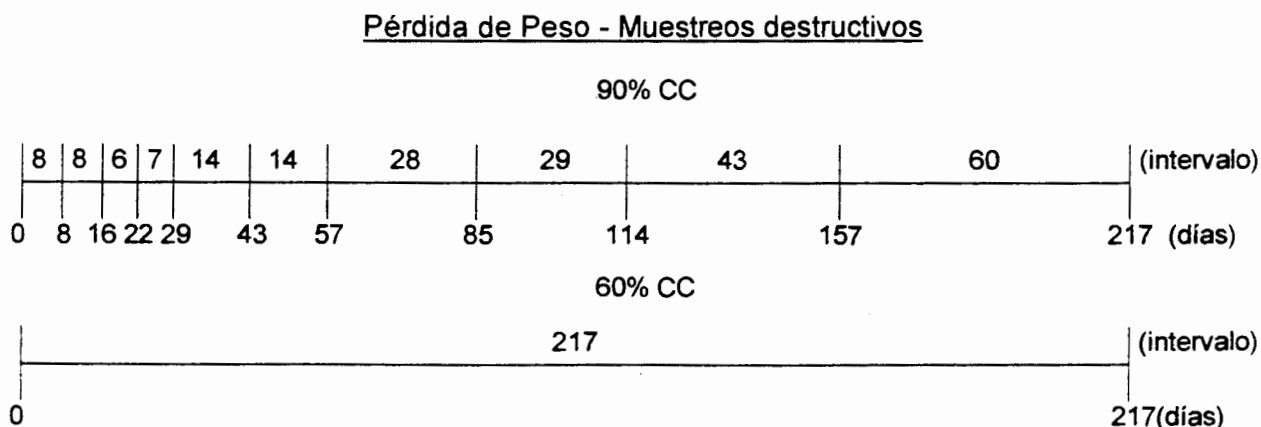


Figura 8. Cronograma de los días e intervalos entre los muestreos para la estimación de la pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura, en las condiciones de 90 y de 60% de la CC.

Una vez seleccionados los frascos, las raíces pasaron por el proceso de separación del suelo, manualmente con ayuda de una pinza y por lavado con agua sobre un tamiz de 0,1 mm, para evitar pérdidas de material. Las raíces muy pequeñas incorporadas a agregados o mezcladas a partículas del suelo fueron separadas manualmente con el auxilio de una lupa. El material fue secado en estufa a la temperatura de 50 °C durante 15 días y, posteriormente, pesado y molido para los análisis de C y N.

La dinámica de descomposición de las raíces se analizó utilizando el porcentaje del peso restante o remanente a través del tiempo, calculado como el cociente entre el peso en un momento dado de tiempo y el peso inicial, según la ecuación (1):

$$\%PR = \left( \frac{B_{t=n}}{B_{t=0}} \right) * 100 \quad (1)$$

Donde:

%PR = porcentaje de peso restante o remanente

$B_{t=0}$  = biomasa inicial de raíces

$B_{t=n}$  = biomasa de raíces en el tiempo  $n$  de muestreo

### 2. 5. 3. *Calidad del material*

El C total de las raíces de sabana y de pastura se determinó al inicio y al final de la incubación (0 y 217 días) utilizando 3 réplicas, cada una con 1,2 mg de material molido de raíces. Para la determinación del C total inicial, las 3 réplicas fueron constituidas por las raíces colectadas en campo. Para la determinación del C total final de la incubación se analizaron las raíces de los 10 frascos destinados a la estimación de CO<sub>2</sub>, siendo 2 réplicas constituidas por una muestra compuesta de raíces de 3 frascos y 1 réplica constituida por una muestra compuesta de raíces de 4 frascos. El contenido de C total de las raíces fue determinado por combustión seca a través de análisis automática por un Analizador CHN (NA 1500 Analyser), en el laboratorio del Centro de Ecología Funcional y Evolutiva – CEFE, del CNRS, Montpellier, Francia.

El N total de las raíces de sabana y de pastura se determinó a cada muestreo de pérdida de peso a lo largo de la incubación (Figura 8), utilizando 3 réplicas, cada una con 100 mg de material molido de raíces. Para la determinación del N total entre los muestreos 1 y 9, donde se seleccionaron 5 frascos por tratamiento (ver detallado en el protocolo experimental para la pérdida de peso), se utilizaron 2 réplicas constituidas por una muestra compuesta de raíces de 2 frascos y 1 réplica constituida por una muestra simple de raíces de 1 frasco. Para la determinación del N total final en el muestreo 10 (217 días) se analizaron las raíces de los 10 frascos destinados a la estimación de CO<sub>2</sub>, siendo 2 réplicas constituidas por una muestra compuesta de raíces de 3 frascos y 1 réplica constituida por una muestra compuesta de raíces de 4 frascos. El contenido de N total de las raíces fue determinado por el método clásico de Kjeldahl, en los laboratorios del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE, en la Facultad de Ciencias de la ULA.

Los resultados del análisis están dados en porcentaje de C y N. La determinación del C total se obtuvo a través de la ecuación (2):

$$CT = (\%C * PF_{t=n}) * 10 \quad (2)$$

Donde:

CT = C total (mg)

%C = % de C resultante del análisis

PF<sub>t=n</sub> = peso (g) de las raíces en el tiempo <sub>n</sub> de muestreo

y la determinación del N total, de la ecuación (3):

$$NT = (\%N * PF_{t=n}) * 10 \quad (3)$$

Donde:

NT = nitrógeno total (mg)

%N = % de nitrógeno resultante del análisis

PF<sub>t=n</sub> = peso (g) de las raíces en el tiempo <sub>n</sub> de muestreo

La relación C/N del material fue obtenida dividiéndose el contenido de C por el contenido de N a cada intervalo de tiempo.

#### 2. 5. 4. Liberación de CO<sub>2</sub>

Para la medición del CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización de ambos tipos de raíces, tanto para la condición a 90% como a 60% de la CC, se utilizaron 80 frascos con raíces, distribuidos conforme al esquema presentado en la Figura 9.

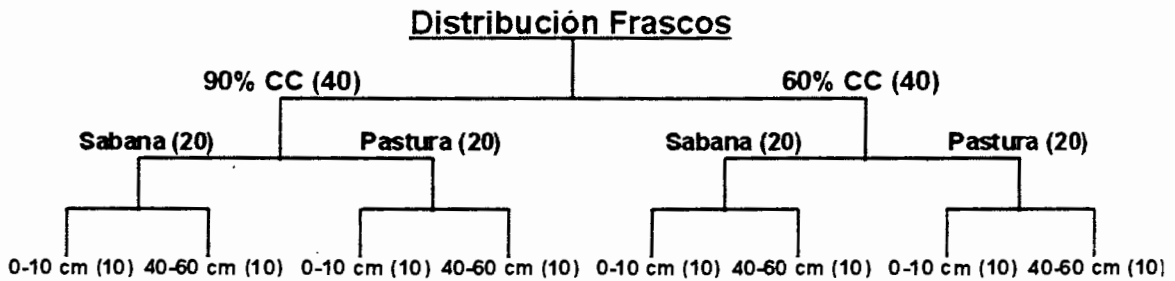


Figura 9. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar el CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización de las raíces de sabana y de pastura en las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC. (n) = número de frascos.

Para la medición de la mineralización de la MOS se utilizaron 80 frascos sin raíces, distribuidos conforme al esquema presentado en la Figura 10. Esta evaluación permitió calcular cuanto del CO<sub>2</sub> liberado en los frascos con suelo más raíces corresponde a la mineralización de la MOS y cuanto corresponde a la mineralización de las raíces. Para calcular el CO<sub>2</sub> del aire de dentro de los frascos se utilizaron 6 frascos vacíos (*blancos*).

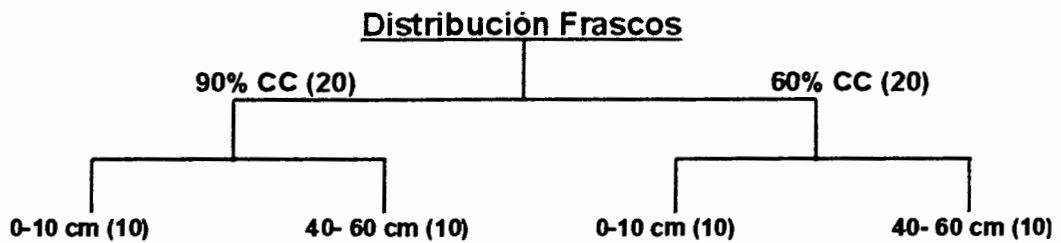


Figura 10. Esquema de la distribución de los frascos destinados a evaluar el CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización de la MOS de las capas de 0-10 y de 40-60 cm a 90 y a 60% de la CC. (n) = número de frascos.

Para la evaluación del CO<sub>2</sub> liberado en los frascos se cambiaron las trampas de NaOH 10 veces, según el cronograma presentado en la Figura 11.

Desprendimiento de CO<sub>2</sub> (raíces y MOS)

90 y 60% CC



Figura 11. Cronograma de los días y intervalos entre los muestreos para la estimación del CO<sub>2</sub> proveniente de la mineralización de la MOS y de las raíces de sabana y de pastura.

Para la medición del CO<sub>2</sub> se agregó en cada trampa de hidróxido de sodio (NaOH) 2,5 ml de cloruro de bario (ClBa) a 20%. El ClBa se utiliza para precipitar el bicarbonato de sodio y poder titular el NaOH que queda sin reacción. Después de agitada, se extrajo 5 ml de la solución para ser titulada automáticamente (Metrohm, Titrino 702), utilizando como titulante una solución de ácido sulfúrico (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) a 0,1 N. La cantidad de C mineralizado se estimó según la ecuación (4):

$$C_M = (\text{blanco} - H_2SO_4) * 0,1 * 6 * 4 \quad (4)$$

Donde:

C<sub>M</sub> = C mineralizado (mg)

blanco = CO<sub>2</sub> del aire dentro de los frascos

$H_2SO_4$  = valor titulado

0,1 = normalidad del  $H_2SO_4$

6 = factor estequiométrico (peso atómico del C (12)/factor de estequiometría (2))

4 = factor de dilución (5 ml de la muestra/20 ml de la trampa)

En la Tabla 4 se presenta un resumen de los tratamientos, los parámetros evaluados, y el número de frascos utilizado durante el período de incubación.

Tabla 4. Parámetros y tratamientos evaluados con el respectivo número de frascos utilizados en la incubación.

Tratamiento	Parámetro	n frascos = 300	
		90% CC	60% CC
Raíces de sabana (0-10 cm)	Pérdida de peso	55*	10*
Raíces de pastura (0-10 cm)		55*	10*
Raíces de sabana (40-60 cm)		55*	10*
Raíces de pastura (40-60 cm)		55*	10*
Raíces de sabana (0-10 cm)	Liberación de $CO_2$	10	10
Raíces de pastura (0-10 cm)		10	10
Raíces de sabana (40-60 cm)		10	10
Raíces de pastura (40-60 cm)		10	10
Suelo sin raíces (0-10 cm)		10	10
Suelo sin raíces (40-60 cm)		10	10

\*10 de estos frascos son los mismos utilizados para la liberación de  $CO_2$

## 2. 6. Análisis de los resultados

### 2. 6. 1. Descomposición de las raíces (pérdida de peso)

Las curvas de pérdida de peso de cada tratamiento se obtuvieron a través del ajuste de los promedios porcentuales del peso remanente a cada muestreo a un modelo matemático doble exponencial (ecuación 5), el cual considera la existencia de dos fracciones de diferentes grados de descomposición — una fracción lábil o activa, que se descompone más rápidamente, y una fracción recalcitrante, que tarda más tiempo en descomponerse (Coûteaux *et al.*, 2002). La

estimación de estos cuatro parámetros se realizó por un procedimiento interactivo con la ayuda del programa Statistica (StatSoft, 1993). Para analizar la significancia estadística de las diferencias entre los tratamientos se utilizaron ANOVAS de una vía ( $P < 0,05$ ) y el Test de Tukey para las comparaciones post-hoc, con ayuda del programa Statistica.

$$PR = A * \exp(-k_A * t) + (100 - A) * \exp(-k_R * t) \quad (5)$$

Donde:

PR = peso remanente de las raíces (%)

A = compartimiento lábil o activo del material (%)

R = compartimiento recalcitrante del material, estimado por la diferencia (100-A)

$k_A$  = tasa de descomposición de A ( $\text{día}^{-1}$ )

$k_R$  = tasa de descomposición de R ( $\text{día}^{-1}$ )

t = tiempo (días)

Los cuatro parámetros obtenidos por el modelo doble exponencial permiten comparar el tamaño de los compartimentos y sus tasas de descomposición, pero no permiten evaluar si las curvas de descomposición en su conjunto son significativamente diferentes. Para realizar esta evaluación se ajustaron todos los puntos de los diferentes tratamientos a una curva común y se calcularon los residuales de los puntos de cada tratamiento con respecto a esta curva común (Coûteaux *et al.*, 2002). Luego se comparó el promedio de los residuales utilizando una ANOVA de una vía ( $P < 0,05$ ).

El tiempo requerido para descomponer el 50 y el 95% de la fracción lábil y recalcitrante de las raíces se calculó según las ecuaciones 6 y 7 (Jenny *et al.*, 1949; Greenland y Nie, 1949; y Olson, 1963, citados por Richards, 1987). También se calculó el tiempo necesario para descomponer el 50 y el 95% del material total (fracción lábil más fracción recalcitrante).

$$t_{50\%} = \frac{0,693}{k} \quad ; \quad t_{95\%} = \frac{3}{k} \quad (6,7)$$

Donde:

$k$  = tasa de descomposición de la fracción lábil ( $k_A$ ) o de la fracción recalcitrante del material ( $k_R$ )

$t$  = tiempo (días)

### 2. 6. 2. Mineralización del C de la MOS

Las curvas de la mineralización del C de la MOS se obtuvieron a través del ajuste de los promedios acumulados del CO<sub>2</sub> a cada muestreo a un modelo matemático triple exponencial (ecuación 8), el cual considera la existencia de tres fracciones de C de diferentes grados de mineralización — una fracción de C potencialmente mineralizable o lábil, que se mineraliza más rápidamente; una fracción de C recalcitrante, que se mineraliza más lentamente; y una fracción de C pasivo, de mineralización más difícil (Parton *et al*, 1988). La diferencia entre el C total inicial de la MOS y las fracciones mineralizadas de C lábil y recalcitrante permitió estimar la fracción pasiva de la MOS. La estimación de estos parámetros se realizó por un procedimiento interactivo con la ayuda de los programas Statistica y ModelMaker (SB Technology, 1995). Para analizar la significancia estadística de las diferencias entre los tratamientos se utilizaron ANOVAS de una vía ( $P < 0,05$ ) y el Test de Tukey para las comparaciones post-hoc, con ayuda del programa Statistica.

$$C_M = C_A * (1 - \exp^{-k_A * t}) + C_R * (1 - \exp^{-k_R * t}) + (C - C_A - C_R) * (1 - \exp^{-k_P * t}) \quad (8)$$

Donde:

$C_M$  = C mineralizado acumulado (%)

$C_A$  = C potencialmente mineralizable de la MOS (%)

$C_R$  = C recalcitrante de la MOS (%)

$C$  = C total inicial de la MOS (%)

$C_P$  = C pasivo de la MOS, estimado por la diferencia ( $C - C_A - C_R$ )

$k_A$  = tasa de descomposición de  $C_A$  ( $\text{día}^{-1}$ )

$k_R$  = tasa de descomposición de  $C_R$  ( $\text{día}^{-1}$ )

$k_P$  = tasa de descomposición de  $C_P$  ( $\text{día}^{-1}$ )

$t$  = tiempo (días)

### 2. 6. 3. Mineralización del C de las raíces

Las curvas de la mineralización del C de las raíces se obtuvieron a través del ajuste de los promedios acumulados del  $\text{CO}_2$  liberado a cada muestreo a un modelo matemático doble exponencial (ecuación 9), el cual considera la existencia de dos fracciones de C de diferentes grados de descomposición — una fracción de C potencialmente mineralizable o lábil ( $C_A$ ) que se descompone más rápidamente ( $k_A$ ) y una fracción de C recalcitrante ( $C_R$ ), que se descompone más lentamente ( $k_R$ ), estimada por diferencia ( $100 - C_A$ ) (Davenport *et al*, 1988). La estimación de estos parámetros se realizó por un procedimiento interactivo con la ayuda de los programas Statistica y ModelMaker. Para analizar la significancia estadística de las diferencias entre los tratamientos se utilizaron ANOVAS de una vía ( $P < 0,05$ ) y el Test de Tukey para las comparaciones post-hoc, con ayuda del programa Statistica.

$$C_M = C_A * (1 - \exp^{-k_A * t}) + (C - C_A) * (1 - \exp^{-k_R * t}) \quad (9)$$

Donde:

$C_M$  = C mineralizado acumulado (%)

$C_A$  = compartimiento lábil o activo del material (%)

$C$  = C total inicial de las raíces (%)

$C_R$  = compartimiento recalcitrante del material. estimado por la diferencia ( $C - C_A$ )

$k_A$  = tasa de descomposición de  $C_A$  ( $\text{día}^{-1}$ )

$k_R$  = tasa de descomposición de  $C_R$  ( $\text{día}^{-1}$ )

$t$  = tiempo (días)

#### 2. 6. 4. Balance de C

Utilizando toda la información anterior se construyó un balance de C (Figura 12) para el frasco de incubación. En este balance se consideraron las entradas de C por la adición de las raíces (incorporación) y las salidas como CO<sub>2</sub> por mineralización del C de la MOS y de las raíces.

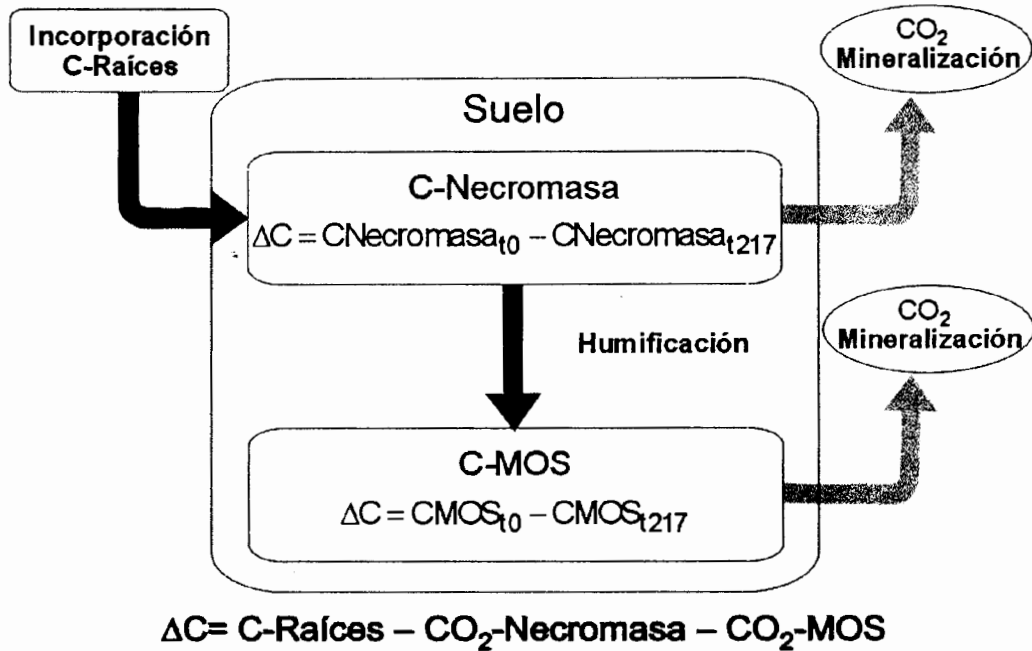


Figura 12. Modelo esquemático del balance de C para el suelo durante el período de incubación.

También se consideró la transferencia interna de C del compartimiento de la necromasa al del la MOS (humificación), calculada por diferencia según la ecuación 10.

$$Hu = CNecromasa_{t_0} - CO_2Necromasa - CNecromasa_{t_{217}} \quad (10)$$

Donde:

Hu = material humificado

CNecromasa<sub>t<sub>0</sub></sub> = C inicial de la necromasa

CO<sub>2</sub>Necromasa = C mineralizado de la necromasa

CNecromasa<sub>t<sub>217</sub></sub> = C final de la necromasa

## 3.

**Resultados**3. 1. *Calidad de las raíces utilizadas en la incubación*

Los valores iniciales de la cantidad y del porcentaje de C y N, así como de la relación C/N de las raíces de sabana y de pastura utilizadas para la incubación se presentan en la Tabla 5.

Tabla 5. Porcentaje inicial y cantidad (mg) de C y N, así como la relación C/N de la necromasa de raíces de sabana y de pastura utilizadas para la incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	C		N		C/N
	(%)	(mg*)	(%)	(mg*)	
Sabana	40,0 $\pm$ 0,2 a	200,58 $\pm$ 1,08 a	1,03 $\pm$ 0,02 a	5,17 $\pm$ 0,12 a	38,8 $\pm$ 1,12 a
Pastura	42,4 $\pm$ 0,5 b	212,75 $\pm$ 2,70 b	0,27 $\pm$ 0,0004 b	1,35 $\pm$ 0,003 b	157,6 $\pm$ 2,07 b

\* mg de C en 0,5 g de raíces.

Puede observarse una diferencia muy marcada y significativa entre la calidad (C/N) de ambos materiales. La relación C/N de las raíces de sabana fue 38,8, mientras que de las raíces de pastura fue 157,6, lo que indica una calidad mucho mayor (menor relación C/N) de las raíces de sabana en relación con las de pastura. La diferencia entre la relación C/N de ambos tipos de raíces está dada esencialmente por la cantidad 4 veces mayor de N encontrada en las raíces de sabana, siendo las diferencias entre el contenido de C mucho menores.

3. 2. *Descomposición de las raíces*3. 2. 1. *Pérdidas de peso*

La pérdida de peso de las raíces de sabana y de pastura en el transcurrir de la incubación, así como el ajuste de los puntos experimentales a ecuaciones doble exponenciales, se presentan en la

Figura 13. Puede observarse un claro efecto de la calidad o tipo de raíz, ya que las raíces de sabana se descompusieron más que las de pastura en ambas profundidades (Figura 13 a y b), lo que se corresponde bien con lo esperado sobre la base de la calidad del material discutida anteriormente.

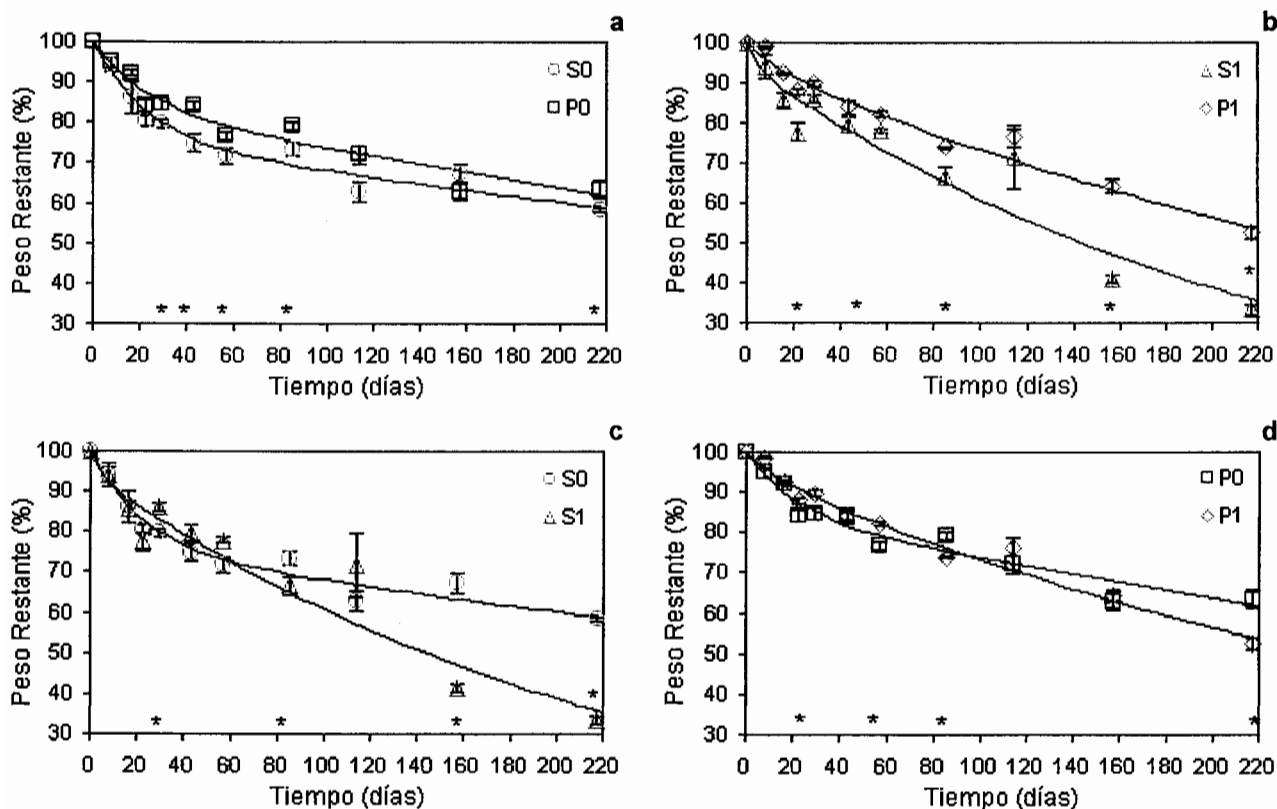


Figura 13. Dinámica de la descomposición de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 cm (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones doble exponenciales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tuckey).

Hasta los 22 días no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos a 0-10 cm, pero a partir de los 29 días, las raíces de sabana se descompusieron más que las de pastura, siendo las diferencias significativas en casi todos los muestreos. Entre los 8 y 43 días no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos a 40-60 cm, excepto a los 22 días, cuando la descomposición de las raíces de sabana fue significativamente mayor que las de pastura. A partir de los 57 días, las raíces de sabana se descompusieron más que las de pastura, siendo las diferencias significativas en casi todos los muestreos.

El efecto de la profundidad fue más complejo ya que presentó un comportamiento diferente durante los primeros meses de la incubación que posteriormente (Figura 13 c y d). Inicialmente, las raíces, tanto de sabana como de pastura, se descompusieron más en superficie que en profundidad. Posteriormente, las curvas de ambas profundidades se cruzan, verificándose una descomposición final mayor en profundidad que en superficie. La intersección de las curvas ocurrió a los 57 días para las raíces de sabana y a los 114 días para las de pastura.

Al final de la incubación, el peso restante fue menor a 40-60 cm que a 0-10 cm en ambos tratamientos. En superficie, se descompuso 41,8% de las raíces de sabana y 36,5% de las de pastura, mientras que en profundidad, se descompuso 66,7% de las raíces de sabana y 47,6% de las de pastura. Como se puede observar en la Figura 13, la curva de descomposición de las raíces de sabana a 40-60 cm es la más visiblemente contrastante, principalmente por el patrón de pérdida de peso que presentó después de los 57 días de incubación.

Los parámetros de ajuste de los puntos experimentales a las ecuaciones doble exponenciales se presentan en la Tabla 6, donde puede observarse que los ajustes fueron muy buenos, con valores de  $r^2$  mayores de 0,91 en todos los casos. La fracción lábil (A) y la fracción recalcitrante (R) indican la cantidad de cada fracción presente en el material inicial y  $k_A$  y  $k_R$ , indican la tasa diaria de descomposición de cada compartimento.

Tabla 6. Parámetros de ajuste de las curvas de descomposición a ecuaciones doble exponenciales. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Student). A = fracción lábil, R = fracción recalcitrante,  $k_A$  = tasa de descomposición de A,  $k_R$  = tasa de descomposición de R.

Raíces	n	A (%)	R (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
Sabana (0-10 cm)	54	23,82 $\pm$ 3,15 a	76,18 $\pm$ 3,15 a	0,0452 $\pm$ 0,0103 a	0,0012 $\pm$ 0,0003 a	0,96
Pastura (0-10 cm)	55	15,14 $\pm$ 3,30 b	84,86 $\pm$ 3,30 b	0,0481 $\pm$ 0,0192 a	0,0014 $\pm$ 0,0002 b	0,95
Sabana (40-60 cm)	51	5,34 $\pm$ 1,95 c	94,66 $\pm$ 1,95 c	0,2436 $\pm$ 0,2909 b	0,0045 $\pm$ 0,0003 c	0,91
Pastura (40-60 cm)	55	4,83 $\pm$ 1,48 c	95,17 $\pm$ 1,48 c	0,0756 $\pm$ 0,0430 c	0,0026 $\pm$ 0,0001 d	0,97

Las raíces de sabana presentaron una fracción lábil mayor que las de pastura, aunque las diferencias significativas se presentan únicamente a 0-10 cm. La tasa de descomposición de la fracción lábil de ambos tipos de raíces no difirieron en superficie, sin embargo, las raíces de sabana presentaron una tasa de descomposición de la fracción lábil tres veces mayor que las de pastura a 40-60 cm. La tasa de descomposición de la fracción recalcitrante de las raíces de sabana fue menor que las de pastura a 0-10 cm y mayor a 40-60 cm.

La profundidad afectó marcadamente al tamaño de la fracción lábil y recalcitrante de ambos tipos de raíces así como a las tasas de descomposición de ambas fracciones, con diferencias significativas entre las profundidades para todos los parámetros. La fracción lábil de ambos tipos de raíces fue considerablemente mayor en superficie, mientras que las tasas de descomposición, tanto de la fracción lábil como de la recalcitrante, resultaron mayores en profundidad.

A través de los resultados presentados en la Tabla 6 puede reconocerse que las diferencias entre la descomposición a ambas profundidades están dadas principalmente por la fracción lábil mayor de las raíces en superficie y por la descomposición más rápida de la fracción recalcitrante en profundidad. Esto explica porque las raíces incubadas en la capa de 0-10 cm se descompusieron más rápido en los primeros días de incubación y más lentamente en los días posteriores en relación con las incubadas en la capa de 40-60 cm, ocasionando las intersecciones de las curvas (Figura 13).

La estimación del tiempo necesario para descomponer la mitad y el 99% de las fracciones lábil y recalcitrante y del material radical total se presenta en la Tabla 7. Puede observarse claramente el efecto de la profundidad con relación al tiempo de descomposición de las diferentes fracciones, siendo que en la capa de 40-60 cm ambos tipos de raíces tardan menos tiempo en descomponerse que en la de 0-10 cm. La alta tasa de descomposición de la fracción lábil y recalcitrante a 40-60 cm favorece una desaparición más rápida del material total de ambos tratamientos a esta profundidad. A 0-10 cm, ambas fracciones de las raíces de pastura tardan menos tiempo en descomponerse que las de sabana, pero este último tratamiento presenta una mayor proporción de fracción lábil, lo que explica la desaparición más rápida de su material.

Tabla 7. Tiempo (días) estimado para la descomposición del 50% y 99% de las fracciones lábil (A) y recalcitrante (R), y del material total de raíces de sabana y de pastura en condiciones de incubación.

Raíces	Fracción A (días)		Fracción R (días)		Material Total (días)	
	$t_{50\%}$	$t_{99\%}$	$t_{50\%}$	$t_{99\%}$	$t_{50\%}$	$t_{99\%}$
Sabana (0-10 cm)	15,3	110,7	589,1	4250,6	358,5	3642,5
Pastura (0-10 cm)	14,4	104,0	485,1	3500,1	370,0	3075,0
Sabana (40-60 cm)	2,8	20,5	155,7	1123,6	143,5	1012,0
Pastura (40-60 cm)	9,2	66,2	264,8	1910,6	246,0	1722,5

El análisis de los residuales de cada tratamiento con respecto a la curva común obtenida por el ajuste de los puntos de todos los tratamientos a una misma curva (Tabla 8) permitió realizar una evaluación global de las diferencias en la descomposición durante la incubación, ya que es difícil evaluar si las curvas difieren entre sí comparando 4 parámetros diferentes ( $A$ ,  $k_A$ ,  $R$  y  $k_R$ ).

Tabla 8. Valores de los residuales de cada tratamiento en relación con un ajuste común de los puntos de todos los tratamientos a una ecuación doble exponencial. Media  $\pm$  desviación estándar. Los valores negativos indican una descomposición mayor que la curva promedia y los valores positivos una descomposición menor que la curva promedia. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	n	Promedio Residuales
Sabana (0-10 cm)	54	- 0,59 $\pm$ 6,12 <b>a</b>
Pastura (0-10 cm)	55	3,76 $\pm$ 5,46 <b>b</b>
Sabana (40-60 cm)	51	- 6,83 $\pm$ 9,60 <b>c</b>
Pastura (40-60 cm)	55	3,39 $\pm$ 3,70 <b>b</b>

Este análisis indicó que, al compararlas globalmente, las raíces de sabana se descompusieron significativamente más rápido que las de pastura en ambas profundidades. También se observaron diferencias significativas entre las profundidades para las raíces de sabana, las cuales se descompusieron significativamente más rápido a 40-60 cm, pero no así para las de pastura. La curva común y las curvas individuales de cada tratamiento se presentan en la Figura 14.

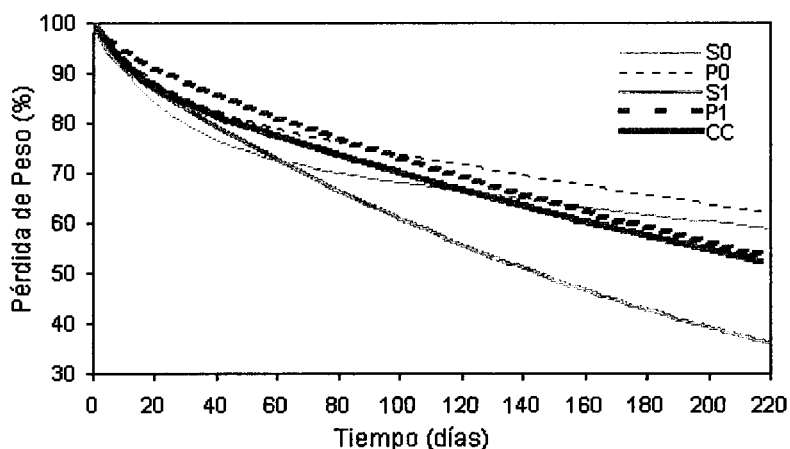


Figura 14. Curvas de descomposición de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 cm (0) y de 40-60 cm (1) y la curva común (CC) a todos los tratamientos.

El efecto de la humedad sobre el porcentaje del peso remanente de los tratamientos a los 217 días de incubación se presenta en la Tabla 9, donde puede observarse que a 60% de la CC no se encontró diferencias significativas entre los tratamientos. No se verifica un efecto de la humedad sobre el peso remanente de ambos tipos de raíces incubadas a 0-10 cm. Por otro lado, la descomposición de las raíces a 40-60 cm fue favorecida a la condición de 90%, resultando en una pérdida de peso 1,8 veces mayor para las raíces de sabana y 1,2 veces mayor para las de pastura.

Tabla 9. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el porcentaje de peso restante de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas indican el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	58,20 $\pm$ 1,52 a	56,97 $\pm$ 5,16 a	aa
Pastura (0-10 cm)	63,51 $\pm$ 5,98 b	60,50 $\pm$ 6,85 a	aa
Sabana (40-60 cm)	33,31 $\pm$ 3,00 c	58,63 $\pm$ 8,99 a	ab
Pastura (40-60 cm)	52,42 $\pm$ 4,60 d	64,81 $\pm$ 6,38 a	ab

De todo lo expuesto anteriormente puede sintetizarse que las raíces, tanto de sabana como de pastura, incubadas a 90% de la CC presentaron dos fases de descomposición: una primera fase, donde la descomposición fue mayor en superficie; y una segunda fase, donde la descomposición fue mayor en profundidad. El proceso de descomposición se vio favorecido con raíces de sabana, principalmente en profundidad. Ambos tipos de raíces presentaron una fracción lábil mayor en superficie, pero la tasa de descomposición de ambas fracciones fue mayor en profundidad. A 60% de humedad los efectos de la calidad del material y de la profundidad desaparecen.

### 3. 2. 2. *Cambios en la composición del material vegetal durante la incubación*

Las variaciones en el porcentaje y la cantidad de C y de N, así como en la relación C/N de las raíces de sabana y de pastura durante el transcurrir de la incubación, serán discutidas separadamente a continuación.

#### 3. 2. 2. 1. *Porcentaje de Carbono*

Los cambios en el porcentaje de C (%C) a lo largo de la incubación indican la velocidad relativa de pérdida de este elemento con relación a los demás. Un aumento en el %C no indica una ganancia neta sino que éste se pierde más lentamente que otros elementos. Como se puede observar en la Figura 15, en la capa de 0-10 cm las concentraciones de C de ambos tipos de raíces se mantuvieron casi constantes, mientras que a 40-60 cm disminuyeron hasta los 114 días y luego aumentaron hasta el fin de la incubación.

No se observó un efecto muy marcado de la calidad del material sobre el %C, principalmente entre los tratamientos que se descomponen en la capa superficial (Figura 15 a y b). Por otro lado, la profundidad influyó más claramente sobre la concentración de este elemento en ambos tratamientos, observándose menores %C a 40-60 cm que a 0-10 cm (Figura 15 c y d), pero al final de la incubación no se observaron diferencias significativas entre la concentración de C de los tratamientos (Tabla 10).

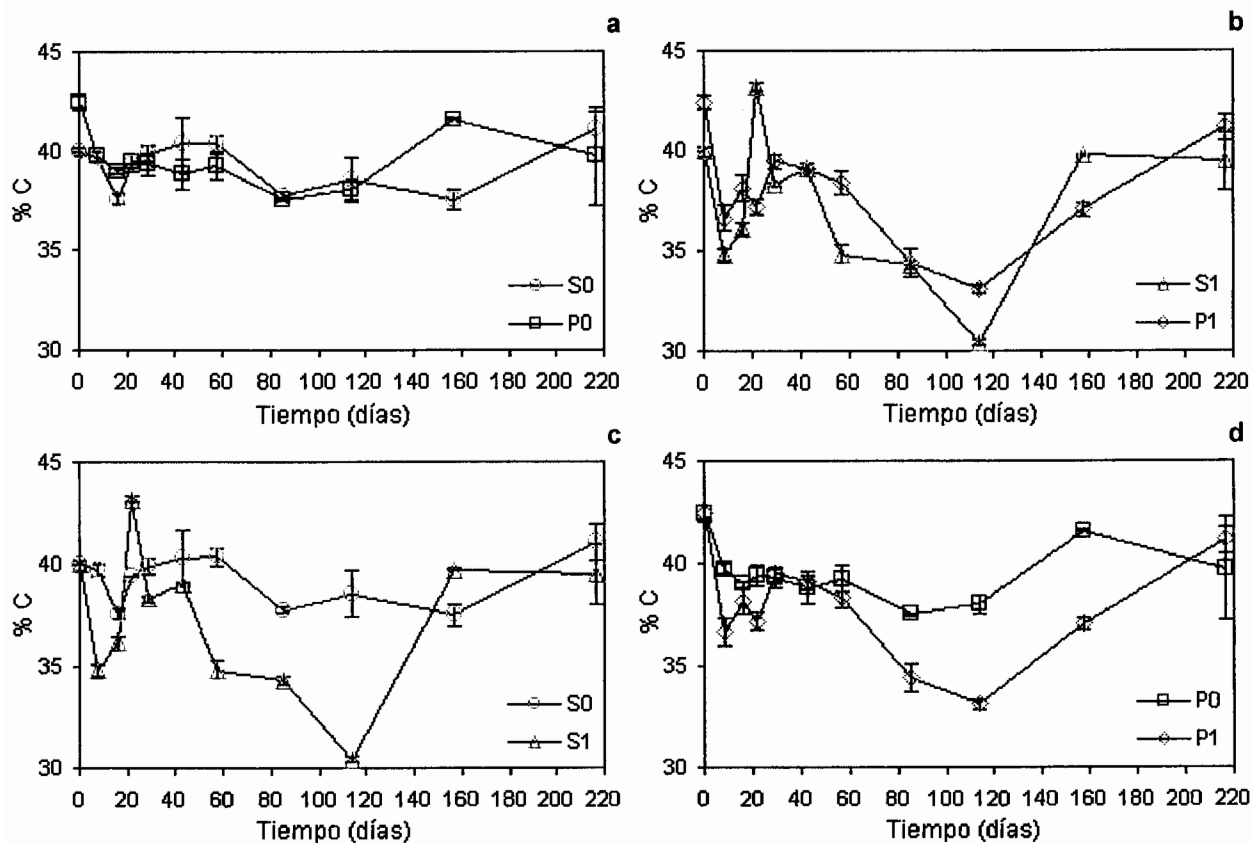


Figura 15. Porcentaje de C en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación. Media  $\pm$  error estándar.

El efecto de la humedad sobre el %C final de ambos tipos de raíces se presenta en la Tabla 10. A 60% de la CC las diferencias significativas entre los tratamientos ocurrieron únicamente a 40-60 cm, donde las raíces de pastura presentaron menores %C que las de sabana. No se observa un efecto de las diferentes humedades sobre la concentración de C final de los tratamientos.

Tabla 10. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el %C total de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas indican el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	41,05 $\pm$ 1,28 a	42,23 $\pm$ 1,47 ab	aa
Pastura (0-10 cm)	39,73 $\pm$ 3,51 a	39,87 $\pm$ 1,80 a	aa
Sabana (40-60 cm)	39,48 $\pm$ 2,07 a	43,47 $\pm$ 0,49 b	aa
Pastura (40-60 cm)	41,16 $\pm$ 0,92 a	40,03 $\pm$ 1,02 a	aa

### 3. 2. 2. 2. *Carbono Total*

Los cambios en la cantidad de C total de ambos tipos de raíces en descomposición indican el ritmo de mineralización de éste elemento. Los resultados se presentan en la Figura 16, donde puede observarse una disminución progresiva de C total en todos los tratamientos, indicando que nunca ocurrieron ganancias de éste elemento durante la incubación.

Los valores varían muy poco entre sí, sin embargo, se observa una clara influencia de la calidad del material, siendo que las raíces de sabana presentaron una cantidad de C total menor que las de pastura en ambas profundidades (Figura 16 a y b), lo que concuerda con la descomposición mayor de las raíces de sabana durante toda la incubación (Figura 13).

Las pérdidas de C total de ambos tipos de raíces fueron mayores a 40-60 que a 0-10 cm (Figura 16 c y d), siendo las diferencias más marcadas a partir de los 114 días de incubación, lo que se relaciona bien con las pérdidas de peso de ambos materiales a esta profundidad (Figura 13). En superficie, las raíces de sabana perdieron 80,57 mg (40.2%) del C total inicial y las de pastura perdieron 87,18 mg (41%), mientras que en profundidad las raíces de sabana perdieron 135.42 mg (67.5%) y las de pastura 104,83 mg (49,3%). Las diferencias significativas ocurrieron únicamente entre las raíces que se descomponen en la capa de 40-60 cm (Tabla 11).

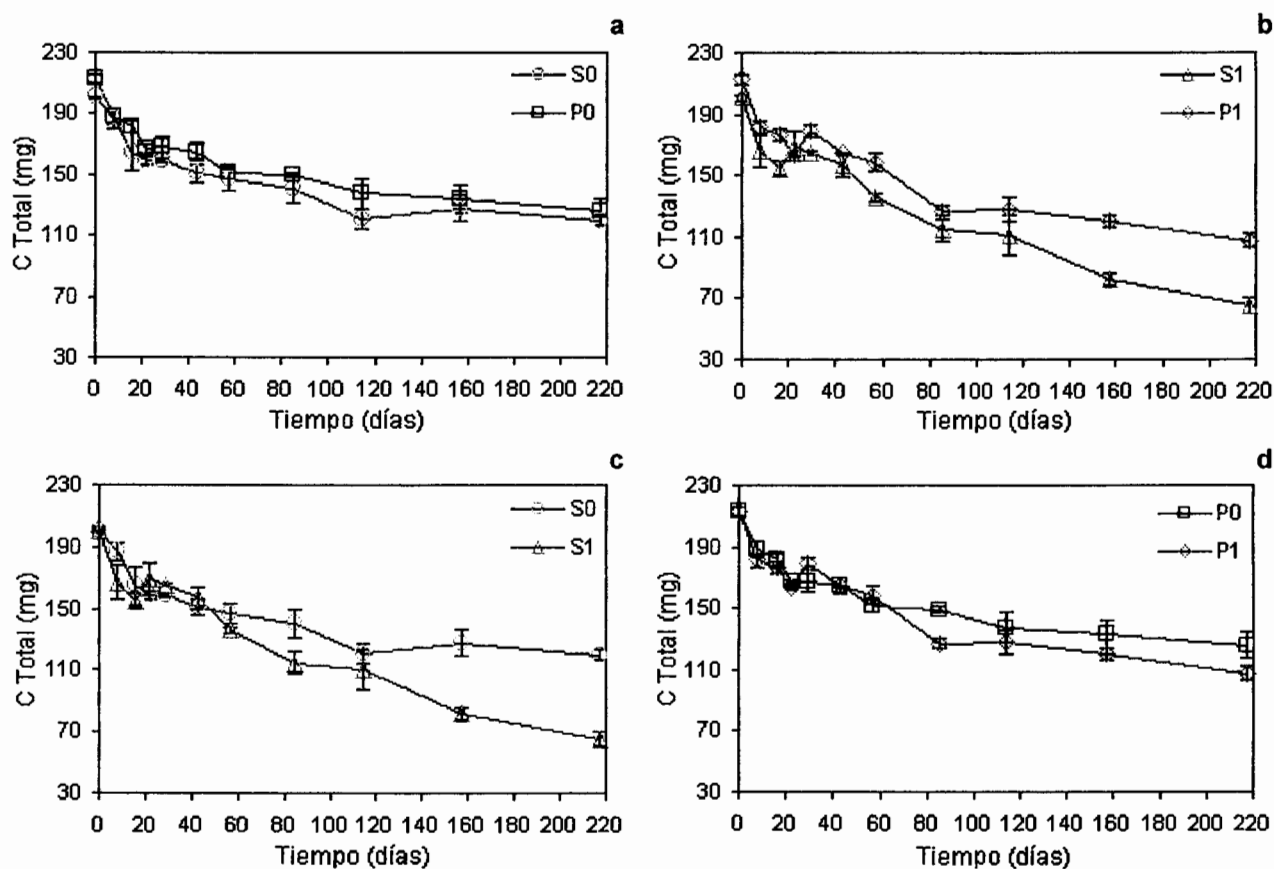


Figura 16. Cantidad de C total en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación. Media  $\pm$  error estándar.

El efecto de la humedad sobre el C total final de ambos materiales se presenta en la Tabla 11. En la condición de 60% de la CC no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos. Las diferencias significativas entre los dos contenidos de humedad se presentaron únicamente a 40-60 cm, donde las mayores pérdidas de C total ocurrieron a 90% de la CC. En esta condición, las raíces de sabana perdieron 62,92 mg (31,4%) más que a 60%, mientras que las de pastura perdieron 25,54 mg (12%) más que a 60%.

Tabla 11. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el C total (mg) de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas indican el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	120,00 $\pm$ 3,11 a	120,63 $\pm$ 8,26 a	aa
Pastura (0-10 cm)	125,57 $\pm$ 8,61 a	120,40 $\pm$ 4,58 a	aa
Sabana (40-60 cm)	65,26 $\pm$ 4,66 b	120,08 $\pm$ 3,57 a	ab
Pastura (40-60 cm)	107,70 $\pm$ 4,92 c	129,86 $\pm$ 8,13 a	ab

### 3. 2. 2. 3. Porcentaje de Nitrógeno

Los cambios en el porcentaje de N (%N) de ambos tipos de raíces se presentan en la Figura 17. A lo largo de toda la incubación, la concentración de N en las raíces de sabana fue significativa y persistentemente mayor que las de pastura (Figura 17 a y b). Durante la primera semana, se observó en ambas capas una rápida disminución en la concentración de N en las raíces de sabana (30,1% en superficie y 40,8% en profundidad). En las raíces de pastura, tal disminución se presentó únicamente en profundidad (7,4%), pero de forma menos marcada que en las de sabana.

A partir de los 16 días, se observó un aumento progresivo del %N en todos los tratamientos. Estos aumentos pueden indicar ya sea una inmovilización, que trae como consecuencia menores pérdidas relativas de este elemento, o bien ganancias netas, por entrada de N al material en descomposición. Lo que realmente ocurrió se verá posteriormente, al analizarse los cambios en el N total.

Después de los 60 días, la concentración de N en las raíces de sabana se estabilizó en superficie, mientras que en las raíces de pastura sigue en aumento hasta los 80 días. Ambos tratamientos en profundidad presentaron aumentos continuos hasta los 160 días.

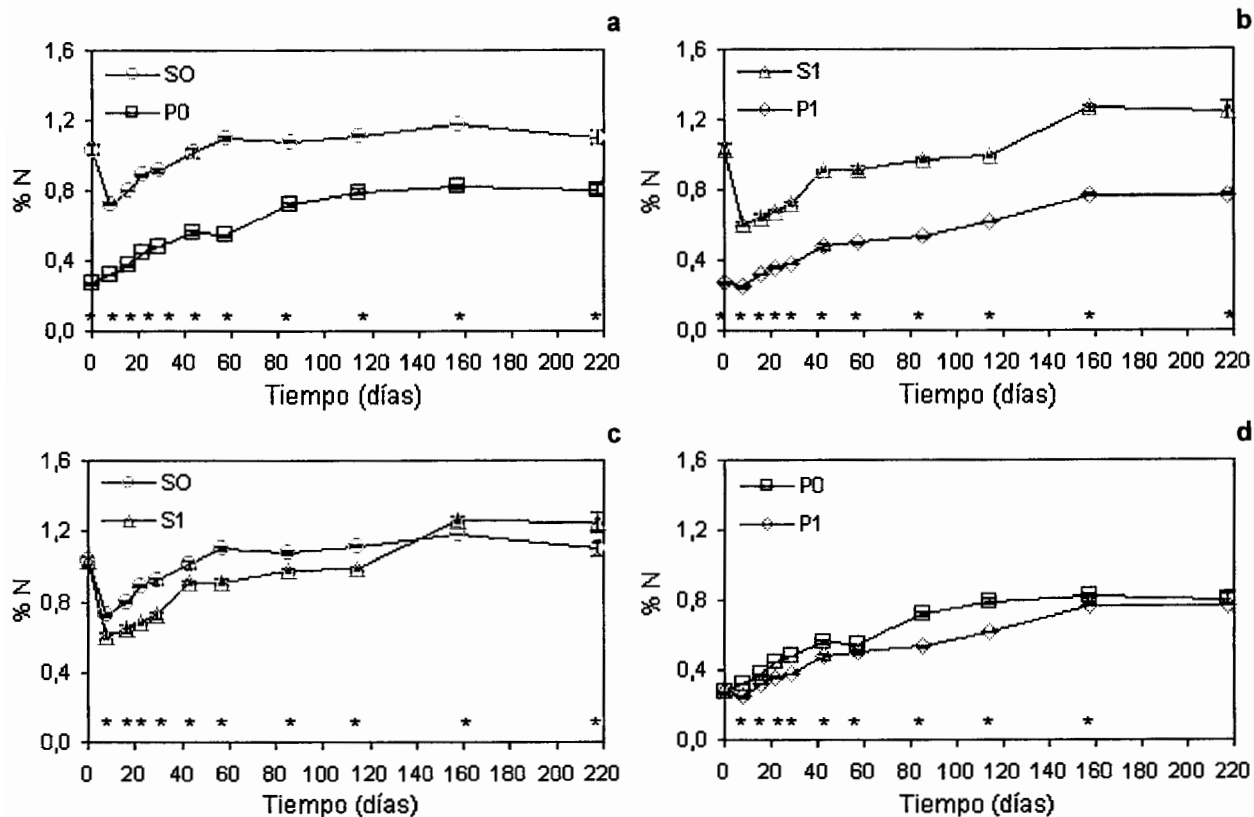


Figura 17. Porcentaje de N en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación. Media  $\pm$  error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tuckey).

Considerándose el efecto de la profundidad se constató que, hasta los 114 días de incubación, la concentración de N en las raíces de sabana fue menor a 40-60 cm, y a partir de los 157 días, fue menor a 0-10 cm (Figura 17 c). Hasta los 157 días, la concentración de N en las raíces de pastura fue menor a 40-60 cm, al final de la incubación el efecto de la profundidad desaparece (Figura 17 d).

El efecto de la humedad sobre el %N final de los diferentes materiales se presenta en la Tabla 12. A 60% de la CC la concentración de N final en las raíces de sabana fue mayor que en las de pastura en ambas profundidades. No se observó un efecto de la profundidad sobre la concentración de N en las raíces de sabana, pero en las de pastura la concentración fue menor a 40-60 cm.

Tabla 12. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el %N total de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas indican el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	1,10 $\pm$ 0,05 a	1,30 $\pm$ 0,04 a	ab
Pastura (0-10 cm)	0,80 $\pm$ 0,03 b	0,85 $\pm$ 0,05 b	aa
Sabana (40-60 cm)	1,25 $\pm$ 0,07 c	1,20 $\pm$ 0,01 a	aa
Pastura (40-60 cm)	0,77 $\pm$ 0,01 b	0,56 $\pm$ 0,001 c	ab

Las diferencias significativas entre los dos contenidos de humedad ocurrieron con las raíces de sabana incubadas a 0-10 cm, que presentaron un %N menor a 90% de la CC y con las de pastura a 40-60 cm, que presentaron un %N menor a 60%.

#### 3. 2. 2. 4. *Nitrógeno Total*

Los cambios en la cantidad de N total en ambos tipos de raíces se presentan en la Figura 18. Las raíces de sabana presentaron mayores cantidades de N total que las de pastura durante toda la incubación, excepto a partir de los 114 días, cuando no se observaron diferencias significativas entre la cantidad de N total en ambos tipos de raíces a 40-60 cm (Figura 18 a y b). En el transcurrir de la incubación las diferencias tendieron a disminuir debido a la gran inmovilización de N del suelo en las raíces de pastura, las cuales prácticamente duplican la cantidad inicial de N que contenían.

El efecto de la profundidad fue menos marcado que la calidad del material. La cantidad de N total en las raíces de sabana fue mayor en superficie hasta los 114 días, y a partir de los 154 días, fue mayor en profundidad (Figura 18 c), mientras que en las de pastura fue casi siempre mayor en superficie (Figura 18 d).

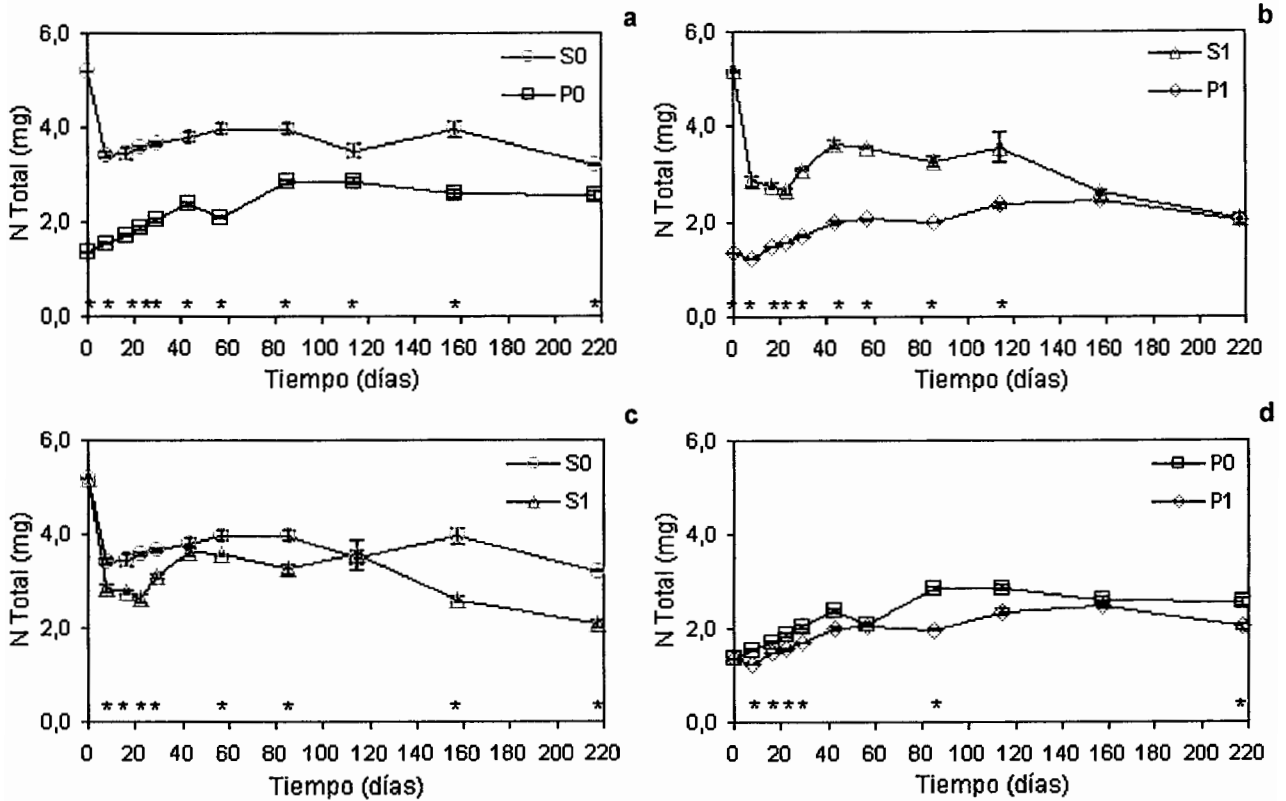


Figura 18. Nitrógeno total en la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación. Media  $\pm$  error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tuckey).

Las raíces de sabana presentaron una variación del N total que siguió tres fases (Figura 18 c): una fase inicial de pérdidas acentuadas en ambas profundidades; una segunda fase de inmovilización con o sin ganancia neta, a partir de los 16 días en la capa de 0-10 cm y de los 29 días en la de 40-60 cm; y una tercera fase de mineralización, a partir de los 154 días, en ambas profundidades. Las raíces de pastura presentaron predominantemente una fase de inmovilización con ganancia neta en ambas profundidades, observándose solamente a partir de los 157 días el inicio de una fase de mineralización (Figura 18 d). Al final de la incubación ocurrieron pérdidas netas de N total en las sabanas, principalmente en profundidad, y ganancia de éste elemento en las pasturas, principalmente en superficie.

El efecto de la humedad sobre la cantidad de nitrógeno total final de los diferentes materiales se encuentra en la Tabla 13. A 60% de la CC la cantidad de N total final en las raíces de sabana fue

mayor que en las de pastura en ambas profundidades, lo que puede ser explicado por la cantidad significativamente mayor de este elemento en el material inicial de la sabana (Tabla 5). No se observó un efecto de la profundidad sobre la cantidad de N total final en las raíces de sabana, pero en las de pastura el N total fue menor a 40-60 cm.

Tabla 13. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre el N total (mg) en la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas muestran el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Tratamientos	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	3,21 $\pm$ 0,15 a	3,72 $\pm$ 0,10 a	ab
Pastura (0-10 cm)	2,54 $\pm$ 0,16 b	2,58 $\pm$ 0,23 b	aa
Sabana (40-60 cm)	2,06 $\pm$ 0,03 c	3,54 $\pm$ 0,03 a	ab
Pastura (40-60 cm)	2,02 $\pm$ 0,11 c	1,83 $\pm$ 0,19 c	aa

Las diferencias significativas entre los dos contenidos de humedad ocurrieron únicamente en los tratamientos con raíces de sabana, los cuales presentaron una cantidad de N total menor a 90% de la CC en ambas profundidades.

### 3. 2. 2. 5. Relación C/N

Los cambios en la relación C/N de las raíces de sabana y de pastura a lo largo de la incubación se presentan en la Figura 8, donde puede observarse que las raíces de sabana presentaron una relación C/N mucho menor que las de pastura en ambas profundidades (Figura 19 a y b), lo que puede ser explicado por la mayor calidad de su material inicial (Tabla 5).

El efecto de la profundidad del suelo fue menos contrastante que el de la calidad del material y menos marcado para las raíces de sabana que de pastura (Figura 19 c y d). A los 8 días se observó un aumento en la relación C/N de las raíces de sabana en ambas profundidades (Figura 19 c), lo que se debe a la marcada pérdida de N inicial, posiblemente como consecuencia de la

mineralización de formas más lábiles de éste elemento. A partir de los 16 días y hasta el final de la incubación, la relación C/N de las raíces de sabana se mantuvo relativamente estable en ambas profundidades.

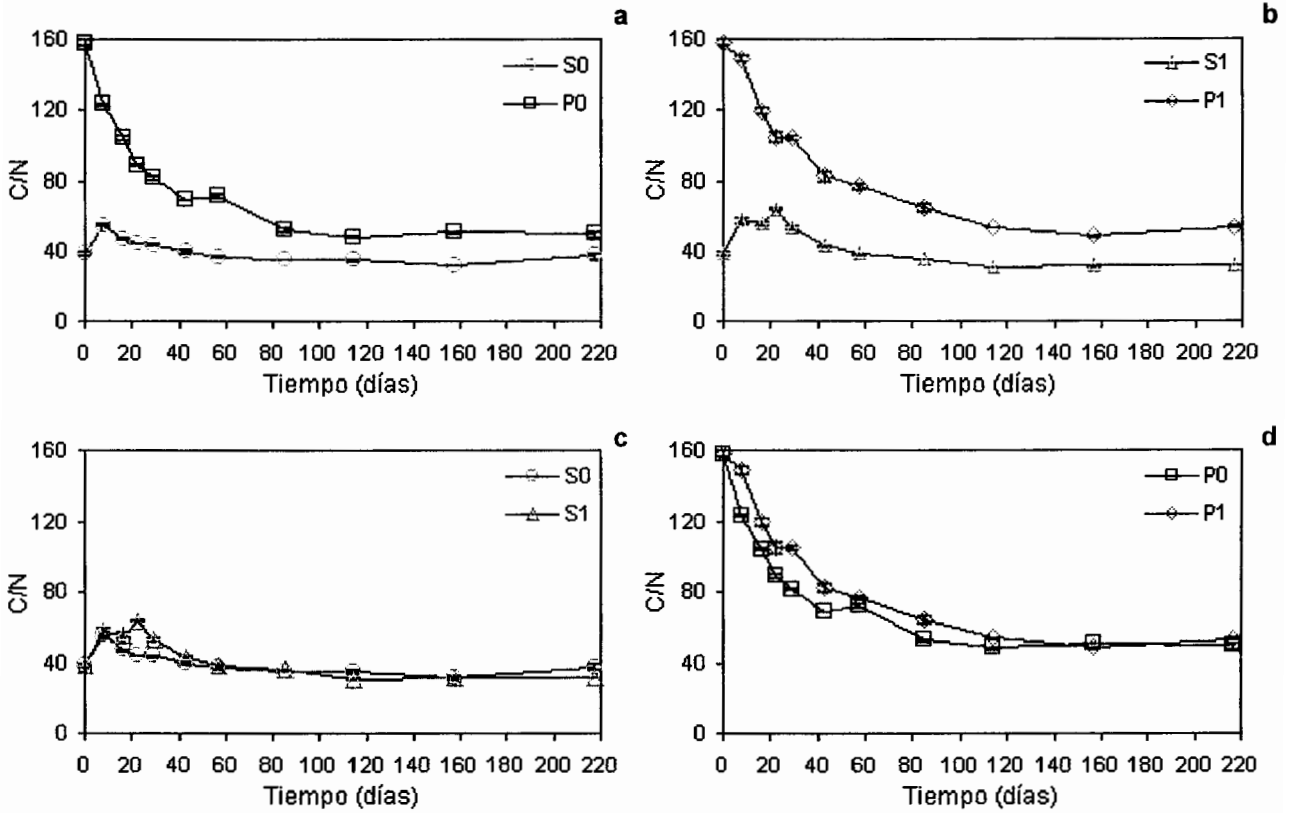


Figura 19. Relación C/N de la necromasa de raíces de sabana (S) y de pastura (P) incubadas en el suelo de las capas de 0-10 (0) y 40-60 cm (1) a lo largo de la incubación. Media  $\pm$  error estándar.

La relación C/N de las raíces de pastura disminuyó acentuadamente en ambas profundidades, ya que las pérdidas de C fueron acompañadas por una acumulación de N a lo largo de la incubación (Figuras 17 y 18), y se estabilizaron a partir de los 114 días. Puede observarse que las raíces de pastura incubadas a 0-10 cm presentaron casi siempre una relación C/N menor, lo que se debe a una acumulación de N mayor en superficie que en profundidad (Figuras 17 y 18).

Al final de la incubación, las raíces de sabana presentaron una relación C/N de 37,4 en superficie y de 31,6 en profundidad, mientras que las raíces de pastura presentaron una relación C/N de 49,4 en superficie y 53,4 en profundidad.

El efecto de la humedad sobre la relación C/N final de ambos materiales se presenta en la Tabla 14. A 60% de la CC, la relación C/N de las raíces de sabana fue menor que las de pastura en ambas profundidades. El efecto de la profundidad fue significativo únicamente para las raíces de pastura, que presentaron una relación C/N mayor a 40-60 cm. Las diferencias significativas entre los dos contenidos de humedad ocurrieron únicamente con las raíces de pastura incubadas a 40-60 cm, que presentaron una relación C/N menor en la condición de 90 que a 60% de la CC.

Tabla 14. Efecto del contenido de humedad del suelo sobre la relación C/N de la necromasa de raíces de sabana y de pastura a los 217 días de incubación. Media  $\pm$  desviación estándar. Las dos primeras columnas muestran el efecto de los diferentes tratamientos a cada contenido de humedad. La tercera columna compara los mismos tratamientos a los dos contenidos de humedad. Valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Raíces	90% CC	60% CC	90 y 60% CC
Sabana (0-10 cm)	37,4 $\pm$ 2,4 a	32,4 $\pm$ 1,8 a	aa
Pastura (0-10 cm)	49,4 $\pm$ 2,5 b	46,8 $\pm$ 4,9 b	aa
Sabana (40-60 cm)	31,6 $\pm$ 0,3 c	36,2 $\pm$ 0,6 a	aa
Pastura (40-60 cm)	53,4 $\pm$ 0,8 b	71,0 $\pm$ 1,9 c	ab

### 3. 3. Mineralización del C de la MOS

#### 3. 3. 1. Mineralización diaria

La mineralización diaria proveniente del suelo de las capas de 0-10 y de 40-60 cm incubado sin raíces a 90 y a 60% de la CC está indicada en la Figura 20. Puede observarse en ambas condiciones de humedad una diferencia acentuada y significativa entre las dos capas, con una liberación de CO<sub>2</sub> mayor en superficie que en profundidad (Figura 20 a y b).

La liberación de CO<sub>2</sub> en la capa de 0-10 cm fue muy parecida en ambas condiciones de humedad, excepto entre los 19 y 26 días, cuando hubo una liberación mayor a 90 que a 60% (Figura 20 c). En la capa de 40-60 cm la liberación fue un poco mayor a la condición de 90% y a

partir de los 110 días cuando la liberación se estabilizó, el efecto de la humedad desapareció (Figura 20 d).

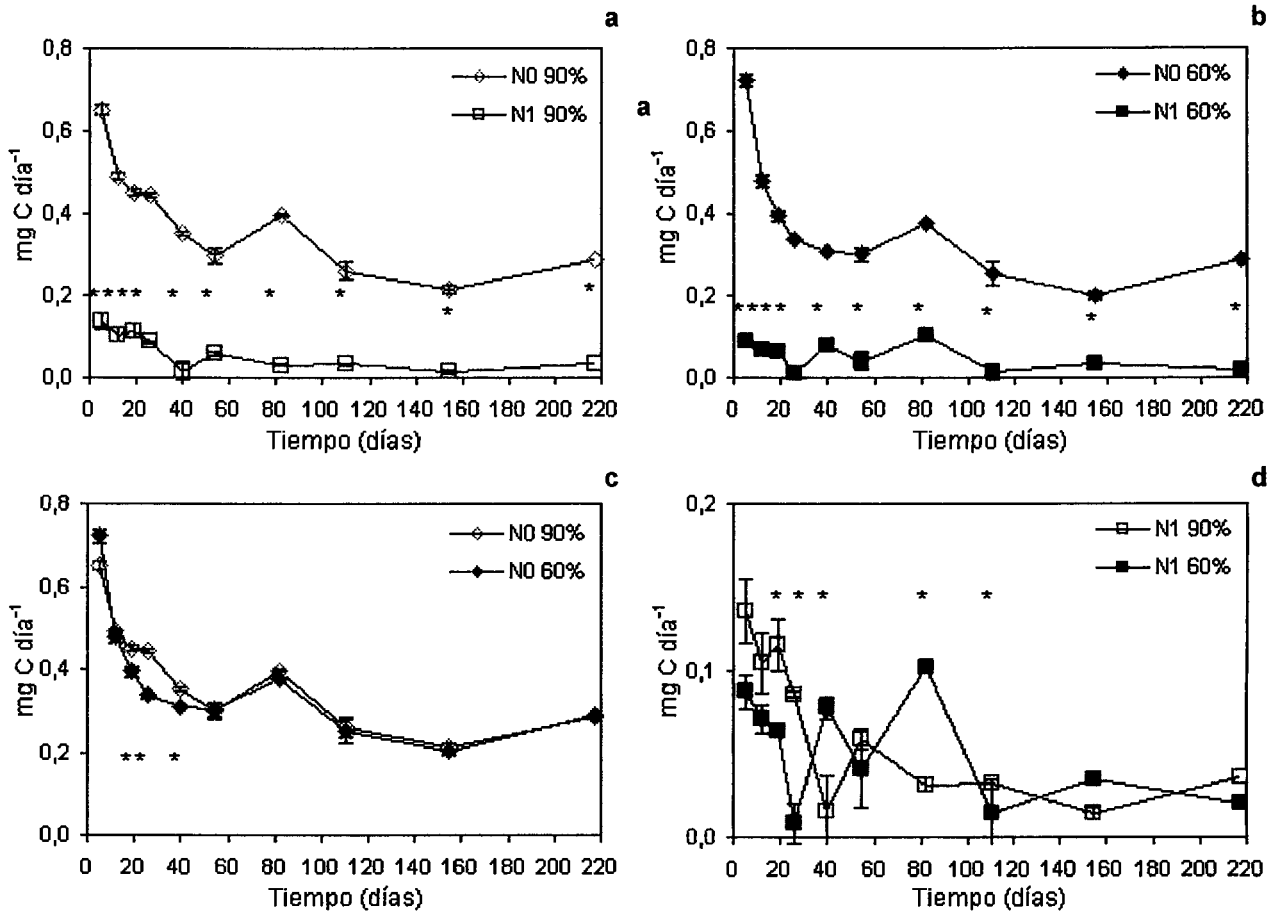


Figura 20. Mineralización diaria (mg C día<sup>-1</sup>) proveniente de la MOS de las capas de 0-10 (N0) y de 40-60 cm (N1), a 90 y a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Los asteriscos indican las diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

En ambas capas, la liberación de CO<sub>2</sub> fue mayor durante las primeras semanas de incubación que posteriormente. De manera general, la liberación de CO<sub>2</sub> en suelos incubados que no reciben adición de recursos de rápida utilización microbiana, como en este caso, tiende a disminuir en función del tiempo. Siendo así, los aumentos observados a partir de los 40 días de incubación, principalmente en la capa de 40-60 cm, deben ser producto de limitaciones metodológicas para detectar la liberación de CO<sub>2</sub> proveniente de una actividad microbiana muy baja.

### 3.3.2. Mineralización acumulada

Las curvas de mineralización acumulada de ambas capas a 90 y 60% de la CC se presentan en la Figura 21. Como se podría deducir por lo señalado en la Figura 20, en ambas condiciones de humedad hubo una liberación de CO<sub>2</sub> mayor en la capa de 0-10 que en la de 40-60 cm (Figura 21 a y b).

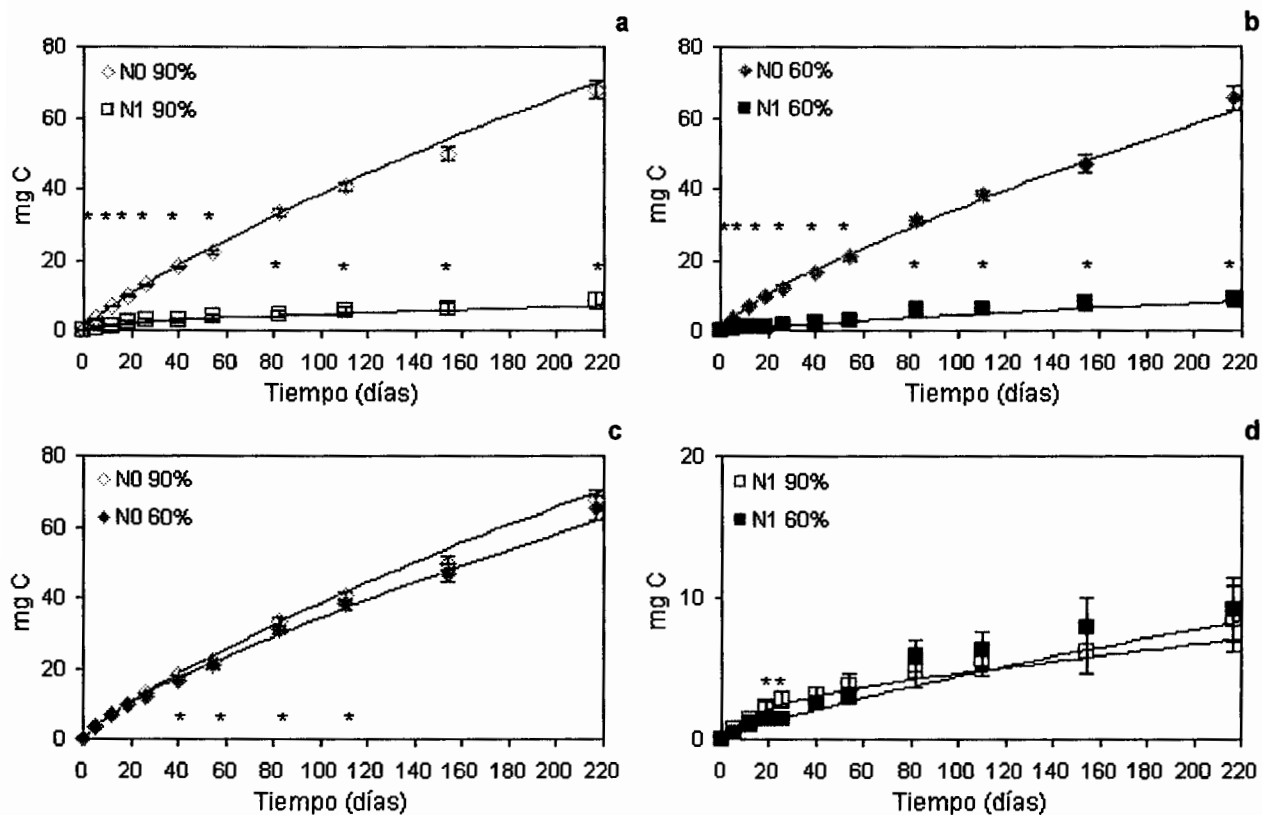


Figura 21. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de la MOS de las capas de 0-10 (N0) y de 40-60 cm (N1) a 90 y a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones triple exponenciales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

No se observó un efecto muy claro de la humedad sobre la mineralización acumulada de ambas capas, excepto entre los 40 y 110 días en superficie (Figura 21 c) y a los 19 y 26 días en profundidad (Figura 21 d), cuando en ambas capas se respiró más a 90 que a 60%.

Al final de la incubación, la mineralización acumulada a 90% de la CC fue de 67,8 mg C en superficie y 8,5 mg C en profundidad, mientras que a 60%, fue de 65,2 mg C en superficie y 9,1 mg C en profundidad. Si se considera el C orgánico total de cada capa de suelo, se constata una diferencia muy marcada en el porcentaje de C total mineralizado en ambas capas (Tabla 15). A 90% de la CC, esta fracción representa 2,26% del C total en superficie y 0,43% en profundidad, mientras que a 60%, esta fracción representa 2,17% del C total en superficie y 0,45% en profundidad, lo que indica que la materia orgánica en profundidad es marcadamente más recalcitrante que en superficie.

Tabla 15. C orgánico total del suelo ( $\text{mg Kg}^{-1}$ ) y fracción mineralizada de C ( $C_M$ ) después de los 247 días de incubación en las capas de 0-10 y de 40-60 cm, a 90 y a 60% de la capacidad de campo.

Capa (cm)	C Total ( $\text{mg Kg}^{-1}$ )	90%		60%	
		$C_M$ ( $\text{mg Kg}^{-1}$ de suelo)	$C_M / C$ Total (%)	$C_M$ ( $\text{mg Kg}^{-1}$ de suelo)	$C_M / C$ Total (%)
0-10	12000	271,26	2,26	260,91	2,17
40-60	8000	34,01	0,43	36,54	0,45

Los resultados experimentales fueron ajustados a ecuaciones triples exponenciales, las cuales presentaron ajustes muy buenos, con valores de  $r^2$  mayores de 0,98 en todos los casos (Tabla 16). El C potencialmente mineralizable ( $C_A$ ), el C recalcitrante ( $C_R$ ) y el C pasivo ( $C_P$ ) indican la cantidad mineralizada (%) de los compartimientos lábil, recalcitrante y pasivo de las MOS; y  $k_A$ ,  $k_R$  y  $k_P$ , indican la tasa diaria en la cual la cantidad de cada compartimiento se mineralizó.

Como consecuencia del período de preincubación a que fueron sometidos los frascos con suelo, el compartimiento activo de ambas capas fue muy pequeño y las diferencias observadas, aunque significativas, no fueron grandes. El compartimiento recalcitrante también fue muy pequeño no llegando en ningún caso a representar más del 2% de C total y siendo algo mayor en superficie, pero sin diferencias marcadas entre los dos contenidos de humedad.

Tabla 16. Parámetros de ajuste de las curvas de la mineralización acumulada de la MOS a ecuaciones triples exponenciales. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test Student;  $n = 10$ ).  $C_A$  = % de carbono potencialmente mineralizable o lábil;  $C_R$  = % de carbono recalcitrante;  $C_P$  = % de carbono pasivo;  $k_A$  = tasa de mineralización del  $C_A$ ;  $k_R$  = tasa de mineralización del  $C_R$ ;  $k_P$  = tasa de mineralización del  $C_P$ .

Capa (cm)	$C_A$ (%)	$C_R$ (%)	$C_P$ (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$k_P$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
0-10 (90%)	0,09 $\pm$ 0,01 <b>a</b>	1,29 $\pm$ 0,06 <b>a</b>	98,62	0,1231 $\pm$ 0,0336 <b>a</b>	0,0063 $\pm$ 0,0003 <b>a</b>	0,00006 $\pm$ 3x10 <sup>-6</sup> <b>a</b>	0,99
0-10 (60%)	0,13 $\pm$ 0,02 <b>b</b>	1,24 $\pm$ 0,13 <b>a</b>	98,63	0,1183 $\pm$ 0,0624 <b>a</b>	0,0055 $\pm$ 0,0006 <b>b</b>	0,00005 $\pm$ 1x10 <sup>-5</sup> <b>b</b>	0,99
40-60 (90%)	0,13 $\pm$ 0,04 <b>b</b>	0,46 $\pm$ 0,26 <b>b</b>	99,41	0,0488 $\pm$ 0,0288 <b>b</b>	0,0001 $\pm$ 3x10 <sup>-5</sup> <b>c</b>	0,00001 $\pm$ 5x10 <sup>-6</sup> <b>c</b>	0,99
40-60 (60%)	0,02 $\pm$ 0,01 <b>c</b>	0,27 $\pm$ 0,06 <b>c</b>	99,72	0,0810 $\pm$ 0,0459 <b>c</b>	0,0051 $\pm$ 0,0072 <b>b</b>	0,00001 $\pm$ 1x10 <sup>-5</sup> <b>c</b>	0,98

El compartimiento denominado pasivo contiene la mayor cantidad de C del suelo (más del 98%), con tasas de descomposición 5 a 6 veces mayor en superficie. De manera general, la mineralización de las diferentes fracciones de C fue más rápida en superficie que en profundidad y tendió a ser mayor a 90% de la CC.

### 3. 4. Mineralización del C de las raíces

#### 3. 4. 1. Mineralización diaria

La mineralización diaria de las raíces en ambas capas de suelo a la condición de 90% de la CC, calculada sustrayendo de la respiración total el valor correspondiente a la MOS, se presenta en la Figura 22, donde puede observarse en todos los tratamientos una liberación de CO<sub>2</sub> mayor en las primeras semanas de incubación, seguido por un rápido descenso hasta estabilizarse después de los 110 días. La liberación de CO<sub>2</sub> fue mayor en las capas incubadas con raíces de sabana que de pastura, siendo las diferencias significativas principalmente durante los primeros 40 días en superficie y hasta los 110 días en profundidad (Figura 22 **a** y **b**).

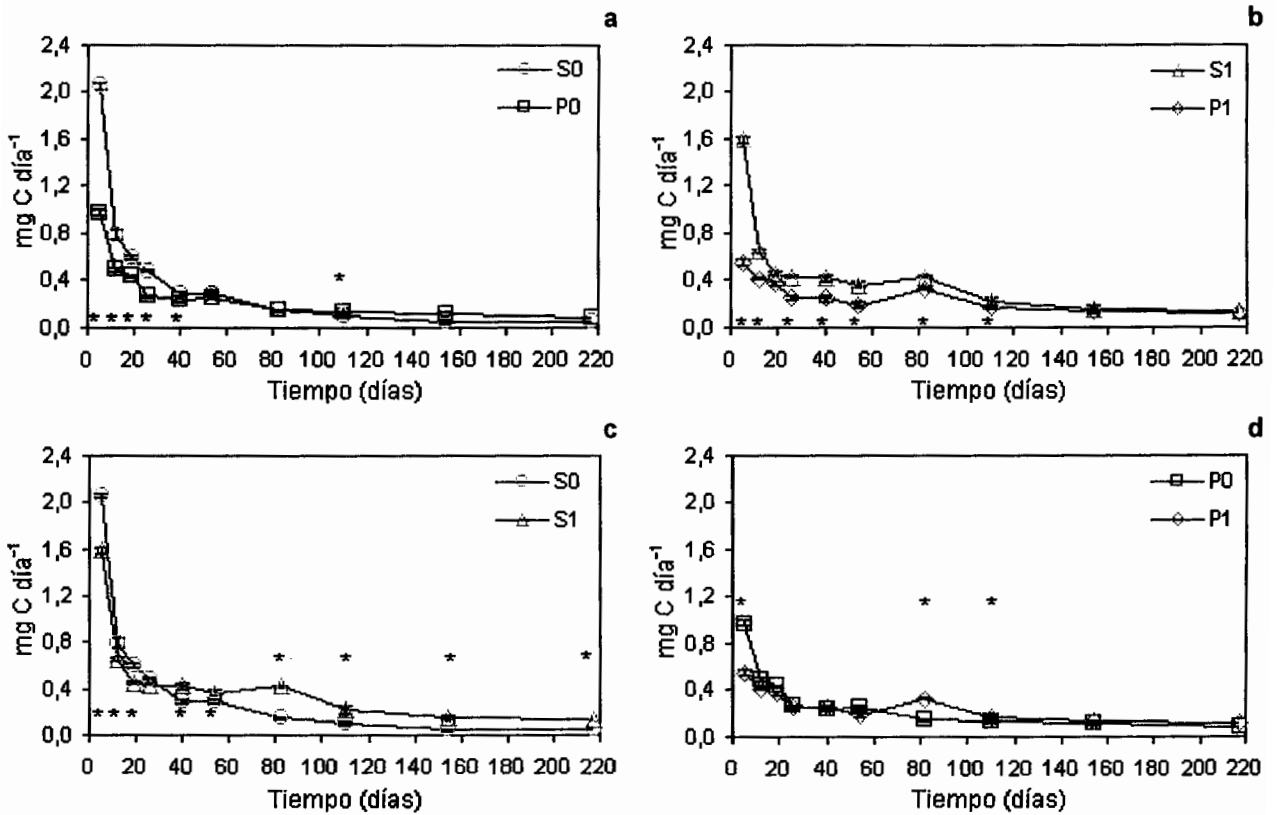


Figura 22. Mineralización diaria ( $\text{mg C día}^{-1}$ ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

El efecto de la profundidad fue más acentuado para los tratamientos con raíces de sabana, los cuales presentaron un comportamiento diferente durante las primeras semanas de incubación que posteriormente (Figura 22 c), reproduciendo la tendencia observada para la pérdida de peso de estas raíces (Figura 13). Hasta los 19 días, la liberación diaria de  $\text{CO}_2$  fue significativamente mayor a 0-10 cm, mientras que a partir de los 43 días y hasta el final de la incubación, fue significativamente mayor a 40-60 cm.

La mineralización diaria de las raíces de sabana y de pastura en ambas capas de suelo a 60% de la CC se presenta en la Figura 23, donde se verifica que las diferencias significativas entre los tratamientos ocurrieron únicamente durante los primeros 44 días de incubación. En este intervalo, la liberación de  $\text{CO}_2$  resultó mayor en las capas incubadas con raíces de sabana que de pastura (Figura 23 a y b).

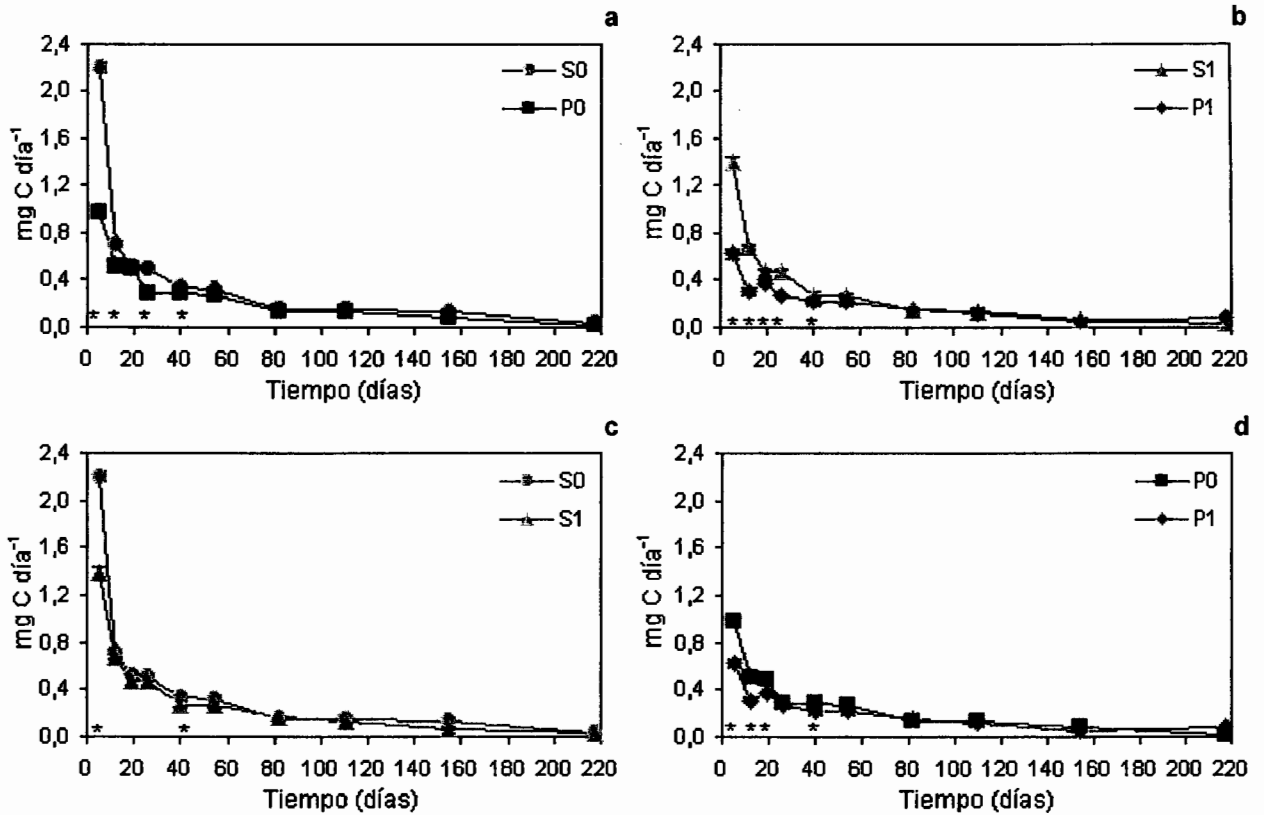


Figura 23. Mineralización diaria ( $\text{mg C día}^{-1}$ ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1), a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Los asteriscos indican las diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

También se verificó con ambos tipos de raíces una liberación de  $\text{CO}_2$  mayor a 0-10 que a 40-60 cm, siendo las diferencias más marcadas entre las capas con raíces de pastura (Figura 23 c y d). Después de los 44 días, se observó una estabilización en la liberación de  $\text{CO}_2$  en todos los tratamientos.

La mineralización diaria de las raíces en ambas capas a las dos condiciones de humedad se presenta en la Figura 24, donde se constata un bajo efecto de la humedad sobre la liberación de  $\text{CO}_2$ , excepto en la capa de 40-60 cm incubada con raíces de sabana que, a partir de los 44 días, presentó una liberación de  $\text{CO}_2$  mayor a 90% de la CC (Figura 24 c).

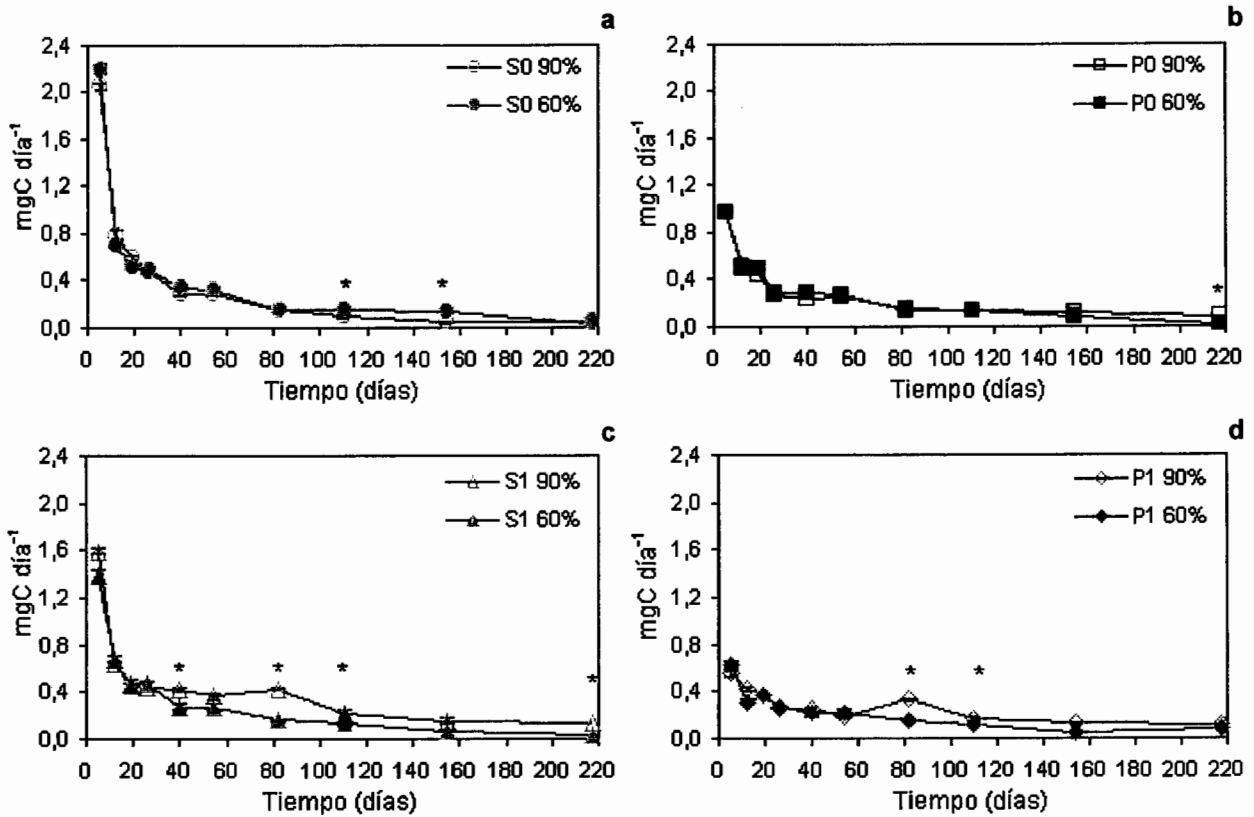


Figura 24. Mineralización diaria ( $\text{mg C día}^{-1}$ ) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90 y a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones dobles exponenciales. Los asteriscos indican las diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

En ambas condiciones de humedad, la mineralización del C de las raíces tanto de sabana como de pastura fue mayor durante las primeras semanas de incubación que posteriormente, lo que se debe a la mineralización de la fracción lábil de ambos materiales. Posteriormente, ocurrió una reducción y una estabilización de las tasas de respiración como consecuencia de una proporción remanente mayor de la fracción recalcitrante de ambos tipos de raíces (Tabla 7). Las mayores tasas de respiración diaria observadas en las capas incubadas con raíces de sabana en ambas condiciones de humedad se deben a la mayor calidad de su material inicial (Tabla 5).

### 3. 4. 2. Mineralización acumulada

La mineralización acumulada del C de las raíces en ambas capas a 90% de la CC, así como el ajuste de los puntos experimentales a ecuaciones doble exponenciales, se presentan en la Figura 25. Puede notarse un efecto bien definido y significativo de la calidad del material, ya que la respiración fue siempre mayor en ambas capas incubadas con raíces de sabana, excepto a los 217 días, cuando no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en superficie (Figura 25 a y b).

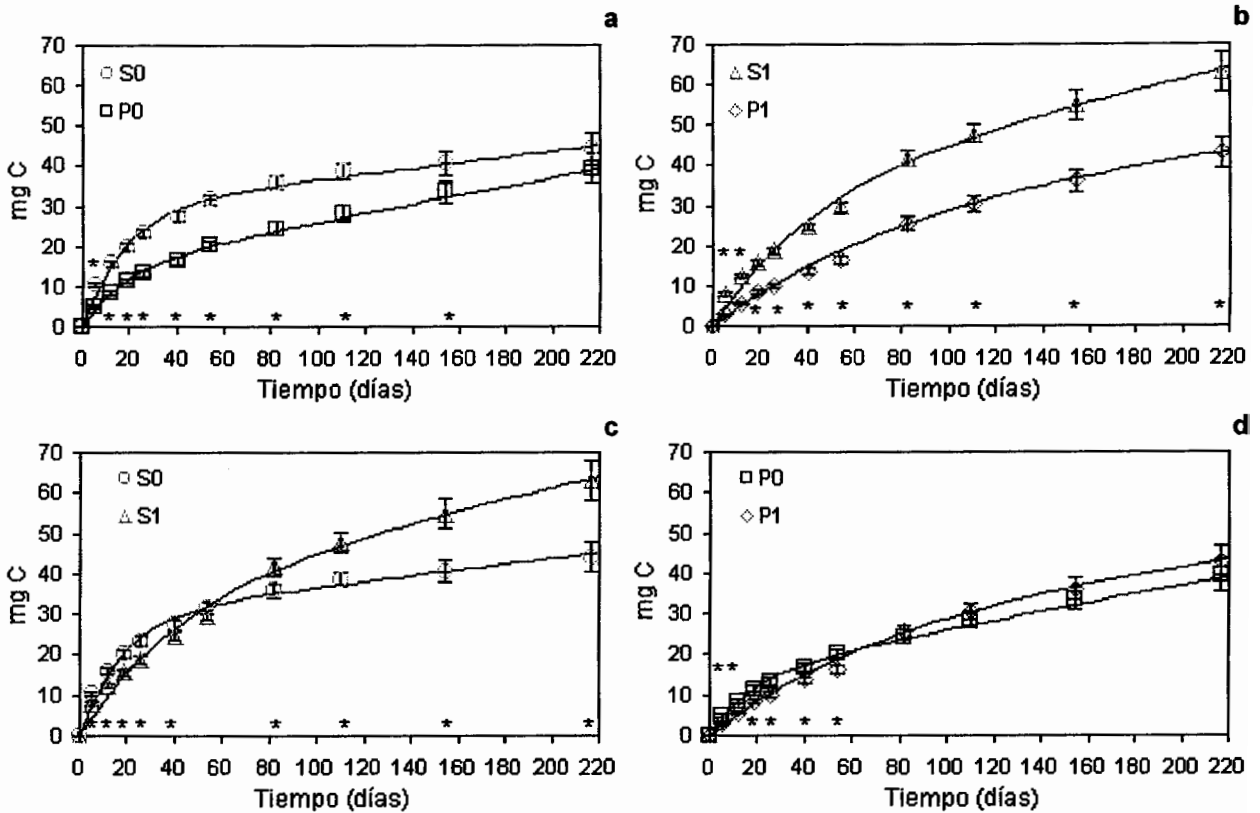


Figura 25. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones doble exponenciales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

La mineralización acumulada de C de ambos tipos de raíces fue inicialmente mayor a 0-10 cm y, posteriormente, a 40-60 cm (Figura 25 c y d), observándose una intersección de las curvas de

ambas profundidades, a los 54 días con raíces de sabana y a los 82 días con raíces de pastura, muy similar al comportamiento señalado anteriormente para las curvas de pérdida de peso (Figura 13). El efecto de la profundidad sobre la mineralización fue muy marcado para las raíces de sabana durante las dos fases, mientras que para las de pastura, las diferencias significativas ocurrieron únicamente hasta los 54 días, antes de la intersección de las curvas. Al final de la incubación, las raíces de sabana promovieron una mineralización de 44,1 mg C en superficie y 63,0 mg C en profundidad, mientras que las de pastura promovieron una mineralización de 39,5 mg C en superficie y 43,1 mg C en profundidad.

La mineralización acumulada del C de las raíces de sabana y de pastura a 60% de la CC, así como el ajuste de los puntos experimentales a ecuaciones doble exponenciales, se presentan en la Figura 26.

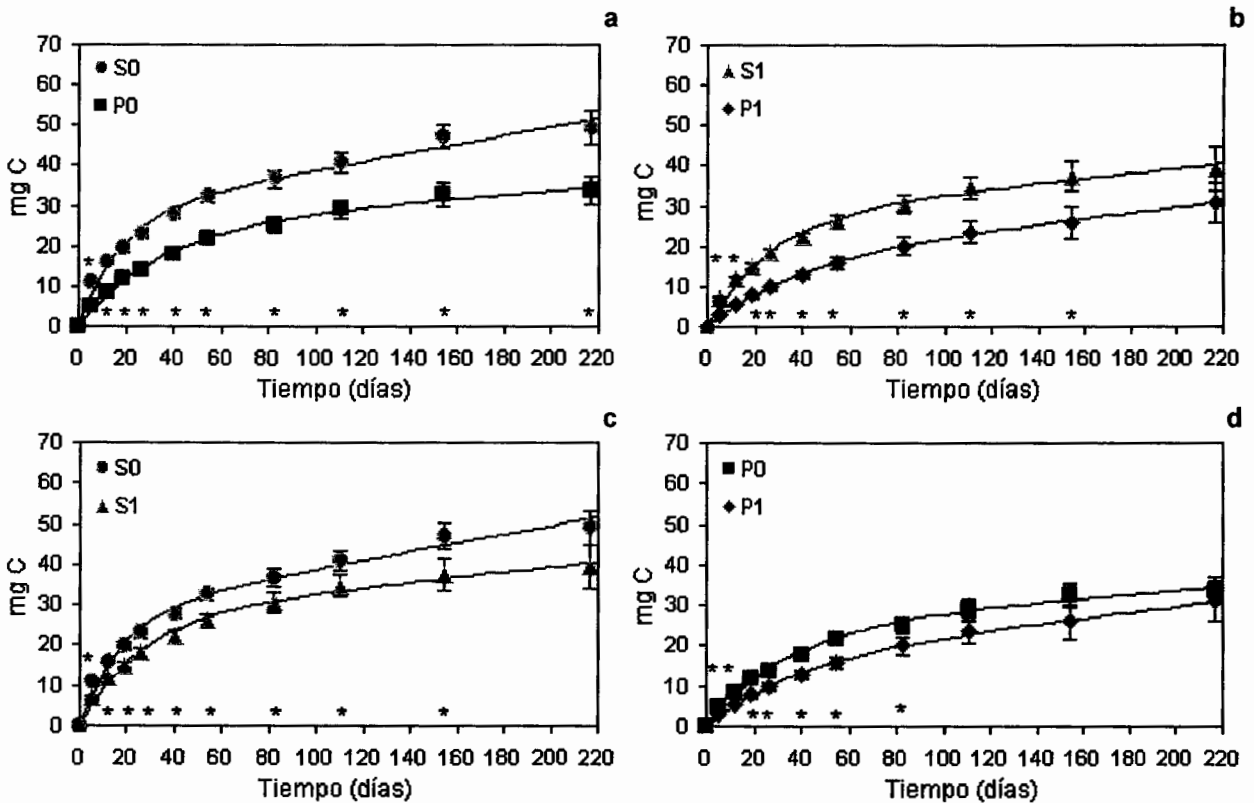


Figura 26. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones doble exponenciales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

La acumulación con raíces de sabana fue siempre mayor que con raíces de pastura en ambas profundidades, excepto a los 217 días, cuando no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos a 40-60 cm (Figura 26 a y b).

El efecto de la profundidad fue muy significativo para las raíces de sabana que, excepto a los 217 días, promovieron una liberación de CO<sub>2</sub> mayor en la capa de 0-10 que de 40-60 cm (Figura 26 c). Igualmente se observó para las raíces de pastura una liberación de CO<sub>2</sub> mayor en la capa de 0-10 cm, siendo las diferencias significativas únicamente hasta los 82 días de incubación (Figura 26 d). Al final de la misma, las raíces de sabana promovieron una mineralización de 47,6 mg C en superficie y 40,7 mg C en profundidad, mientras que las de pastura promovieron una mineralización de 32,0 mg C en superficie y 31,1 mg C en profundidad.

Las curvas de mineralización acumulada para las dos condiciones de humedad se presentan en la Figura 27. Puede observarse que la humedad no afectó la mineralización de ambos tipos de raíces en la capa de 0-10 cm (Figura 27 a y c). Sin embargo, a partir de los 54 días se verificó en la capa de 40-60 cm una mineralización significativamente mayor de ambos tipos de raíces a la condición de 90% de la CC (Figura 27 b y d), lo que indica que a un menor contenido de humedad el proceso de mineralización se ve limitado en profundidad.

Los parámetros de ajuste de la mineralización de las raíces a 90% de la CC se presentan en la Tabla 17, donde se puede evidenciar que los ajustes fueron muy buenos, con valores de  $r^2$  iguales a 0,99 en todos los casos. La fracción lábil del C resultó mayor en las raíces de sabana que en las de pastura, sin embargo, las diferencias significativas se evidencian únicamente en superficie. Para ambos tipos de raíces el compartimiento lábil fue significativamente mayor a 40-60 que a 0-10 cm. El compartimiento recalcitrante mayor de las raíces de pastura en relación con las de sabana observado en superficie se atribuye principalmente a la menor calidad del material.

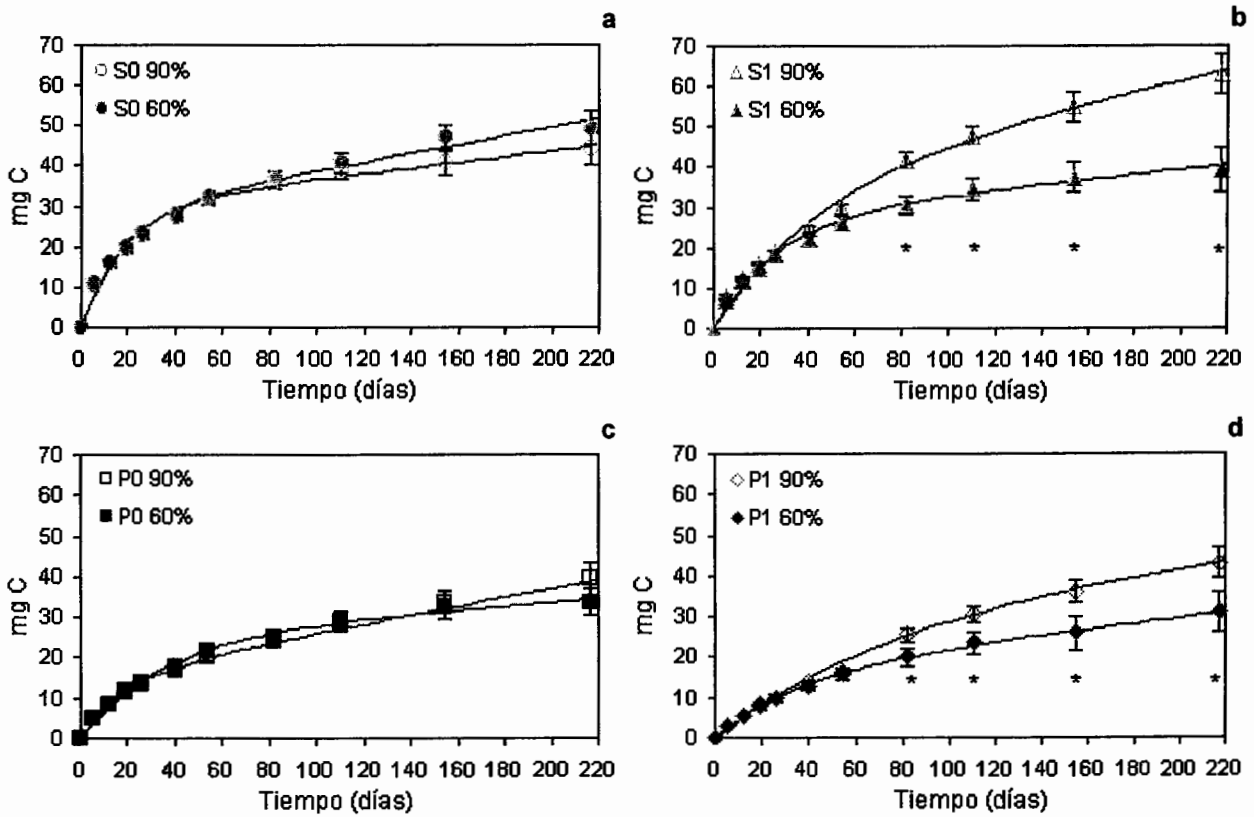


Figura 27. Mineralización acumulada (mg C) proveniente de las raíces de sabana (S) y de pastura (P) en las capas de 0-10 (0) y de 40-60 cm (1) a 90% y a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  error estándar. Las curvas representan ajustes a ecuaciones doble exponenciales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos ( $P < 0,05$ ; Test de Tukey).

Tabla 17. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana y de pastura en ambas capas de suelo a 90% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Student).  $C_A$  = % de carbono potencialmente mineralizable o lábil,  $k_A$  = tasa de mineralización de  $C_A$ ,  $C_R$  = % de carbono recalcitrante,  $k_R$  = tasa de mineralización de  $C_R$ .

Raíces	n	$C_A$ (%)	$C_R$ (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
Sabana (0-10 cm)	10	14,56 $\pm$ 1,06 a	85,44 $\pm$ 1,06 a	0,0556 $\pm$ 0,0084 a	0,0004 $\pm$ 0,0001 a	0,99
Pastura (0-10 cm)	10	6,74 $\pm$ 0,75 b	93,26 $\pm$ 0,75 b	0,0546 $\pm$ 0,0121 a	0,0006 $\pm$ 0,0001 b	0,99
Sabana (40-60 cm)	10	16,31 $\pm$ 6,15 c	83,69 $\pm$ 6,15 c	0,0238 $\pm$ 0,0104 b	0,0009 $\pm$ 0,0004 c	0,99
Pastura (40-60 cm)	10	15,18 $\pm$ 0,04 c	84,82 $\pm$ 0,09 c	0,0120 $\pm$ 0,0065 c	0,0004 $\pm$ 0,0001 a	0,99

El efecto de la calidad sobre la tasa de mineralización del C lábil se observa únicamente en las capas de 40-60 cm, donde las raíces de sabana presentaron una tasa de mineralización más rápida que las de pastura. Las tasas de mineralización del C lábil fueron mayores en superficie, donde no se observan diferencias significativas entre los tratamientos. Las tasas de mineralización del C recalcitrante fueron muy bajas en todos los tratamientos, resultando mayores a 0-10 cm con raíces de pastura y a 40-60 cm, con raíces de sabana.

Los parámetros de ajuste de la mineralización de las raíces a 60% de la CC se presentan en la Tabla 18, donde también se puede evidenciar ajustes muy buenos, con valores de  $r^2$  iguales a 0,99 en todos los casos. La cantidad mineralizada de C lábil en las raíces de sabana fue significativamente mayor que en las de pastura en ambas profundidades. El efecto de la profundidad sobre el compartimiento lábil se observó únicamente con raíces de pastura, siendo significativamente mayor a 0-10 que a 40-60 cm. El compartimiento recalcitrante fue mayor en ambas capas incubadas con raíces de pastura, lo que refleja la menor calidad del material.

Tabla 18. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana y de pastura en ambas capas de suelo a 60% de la capacidad de campo. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Student).  $C_A$  = % de carbono potencialmente mineralizable o lábil,  $k_A$  = tasa de mineralización de  $C_A$ ,  $C_R$  = % de carbono recalcitrante,  $k_R$  = tasa de mineralización de  $C_R$ .

Raíces	n	$C_A$ (%)	$C_R$ (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
Sabana (0-10 cm)	10	13,58 $\pm$ 1,52 a	86,42 $\pm$ 1,52 a	0,0582 $\pm$ 0,0139 a	0,0007 $\pm$ 0,0001 a	0,99
Pastura (0-10 cm)	10	11,57 $\pm$ 1,45 b	88,43 $\pm$ 1,45 b	0,0288 $\pm$ 0,0050 b	0,0002 $\pm$ 0,0001 b	0,99
Sabana (40-60 cm)	10	13,34 $\pm$ 1,46 a	86,66 $\pm$ 1,46 a	0,0382 $\pm$ 0,0070 c	0,0004 $\pm$ 0,0001 c	0,99
Pastura (40-60 cm)	10	7,64 $\pm$ 0,82 c	92,38 $\pm$ 0,82 c	0,0262 $\pm$ 0,0036 d	0,0004 $\pm$ 0,00005 c	0,99

La tasa de mineralización del C lábil fue mayor con raíces de sabana que de pastura en ambas capas, y mayor en la capa de 0-10 que de 40-60 cm. Las diferencias significativas entre la tasa de mineralización del C recalcitrante de ambos tipos de raíces se observaron únicamente en superficie, donde resultó mayor con raíces de sabana que de pastura.

El efecto de la humedad sobre la mineralización del C de las raíces de la sabana se presenta en la Tabla 19. En ambas profundidades, la mineralización del C lábil fue mayor a la condición de 90% de la CC. En ambas condiciones de humedad, la tasa de mineralización del C lábil fue mayor en superficie que en profundidad. La tasa de mineralización del C recalcitrante fue más compleja, ya que en superficie fue mayor a 60%, mientras que en profundidad, fue mayor a 90%.

Tabla 19. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de sabana en ambas capas y contenidos de humedad. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Student).  $C_A$  = % de carbono potencialmente mineralizable o lábil,  $k_A$  = tasa de mineralización de  $C_A$ ,  $C_R$  = % de carbono recalcitrante,  $k_R$  = tasa de mineralización de  $C_R$ .

Raíces	n	$C_A$ (%)	$C_R$ (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
Sabana 90% (0-10 cm)	10	14,56 $\pm$ 1,06 a	85,44 $\pm$ 1,06 a	0,0556 $\pm$ 0,0084 a	0,0004 $\pm$ 0,0001 a	0,99
Sabana 60% (0-10 cm)	10	13,58 $\pm$ 1,52 b	86,42 $\pm$ 1,52 b	0,0582 $\pm$ 0,0139 a	0,0007 $\pm$ 0,0001 b	0,99
Sabana 90% (40-60 cm)	10	16,31 $\pm$ 6,15 c	83,69 $\pm$ 6,15 c	0,0238 $\pm$ 0,0104 b	0,0009 $\pm$ 0,0004 c	0,99
Sabana 60% (40-60 cm)	10	13,34 $\pm$ 1,46 b	86,66 $\pm$ 1,46 b	0,0382 $\pm$ 0,0070 c	0,0004 $\pm$ 0,0001 a	0,99

El efecto de la humedad sobre la mineralización del C en las raíces de la pastura se presenta en la Tabla 20. El compartimiento lábil en superficie resultó mayor a 60% de la CC, mientras que en profundidad, fue mayor a 90%. En ambas condiciones de humedad, la tasa de mineralización del C lábil fue mayor a 0-10 cm. La tasa de mineralización del C recalcitrante en superficie fue mayor a 90%, mientras que en profundidad no se observó el efecto de la humedad.

Tabla 20. Parámetros de ajuste de la mineralización del C de las raíces de pastura en ambas capas y contenidos de humedad. Media  $\pm$  desviación estándar. Dentro de cada columna, los valores seguidos de una misma letra no difieren significativamente entre sí ( $P < 0,05$ ; Test de Student).  $C_A$  = % de carbono potencialmente mineralizable o lábil,  $k_A$  = tasa de mineralización de  $C_A$ ,  $C_R$  = % de carbono recalcitrante,  $k_R$  = tasa de mineralización de  $C_R$ .

Raíces	n	$C_A$ (%)	$C_R$ (%)	$k_A$ (día <sup>-1</sup> )	$k_R$ (día <sup>-1</sup> )	$r^2$
Pastura 90% (0-10 cm)	10	6,74 $\pm$ 0,75 a	93,26 $\pm$ 0,75 a	0,0546 $\pm$ 0,0121 a	0,0006 $\pm$ 0,0001 a	0,99
Pastura 60% (0-10 cm)	10	11,57 $\pm$ 1,45 b	88,43 $\pm$ 1,45 b	0,0288 $\pm$ 0,0050 b	0,0002 $\pm$ 0,0001 b	0,99
Pastura 90% (40-60 cm)	10	15,18 $\pm$ 0,04 c	84,82 $\pm$ 0,09 c	0,0120 $\pm$ 0,0065 c	0,0004 $\pm$ 0,0001 c	0,99
Pastura 60% (40-60 cm)	10	7,64 $\pm$ 0,82 d	92,38 $\pm$ 0,82 d	0,0262 $\pm$ 0,0036 d	0,0004 $\pm$ 0,00005 c	0,99

### 3.5. Balance de C en el frasco de incubación

Como se conoce la cantidad total de C mineralizado en cada tratamiento al final de la incubación y el C remanente en la necromasa de raíces, se puede estimar por diferencia el C humificado, como aquella cantidad del C inicialmente agregado en la necromasa que no fue mineralizado y no se encuentra en la necromasa. Con base en este cálculo y siguiendo el esquema presentado en la metodología (Figura 12) se realizaron los balances que se presentan a continuación.

El balance de C para todos los tratamientos a 90% de la CC, así como los procesos internos de transferencia de C entre los compartimientos, se presentan en las Figuras 28 y 29. Puede observarse un fuerte efecto de la calidad del material sobre la dinámica de este elemento, ya que en ambas capas ocurrió una ganancia neta de C mayor al adicionar raíces de pastura.

En la capa de 0-10 cm, la incubación con raíces de pastura promovió una ganancia neta que superó en 16,79 mg C (19%) a la ganancia cuando se incubaron raíces de sabana (Figura 28 a y b). Al analizarse con detalle el balance, se puede observar que la diferencia se explica por un aporte inicial de C mayor en la pastura debido al mayor %C en las raíces de pastura y a una mineralización un poco menor de estas raíces. También es de resaltar que en la pastura un porcentaje mayor del C de las raíces fue humificado.

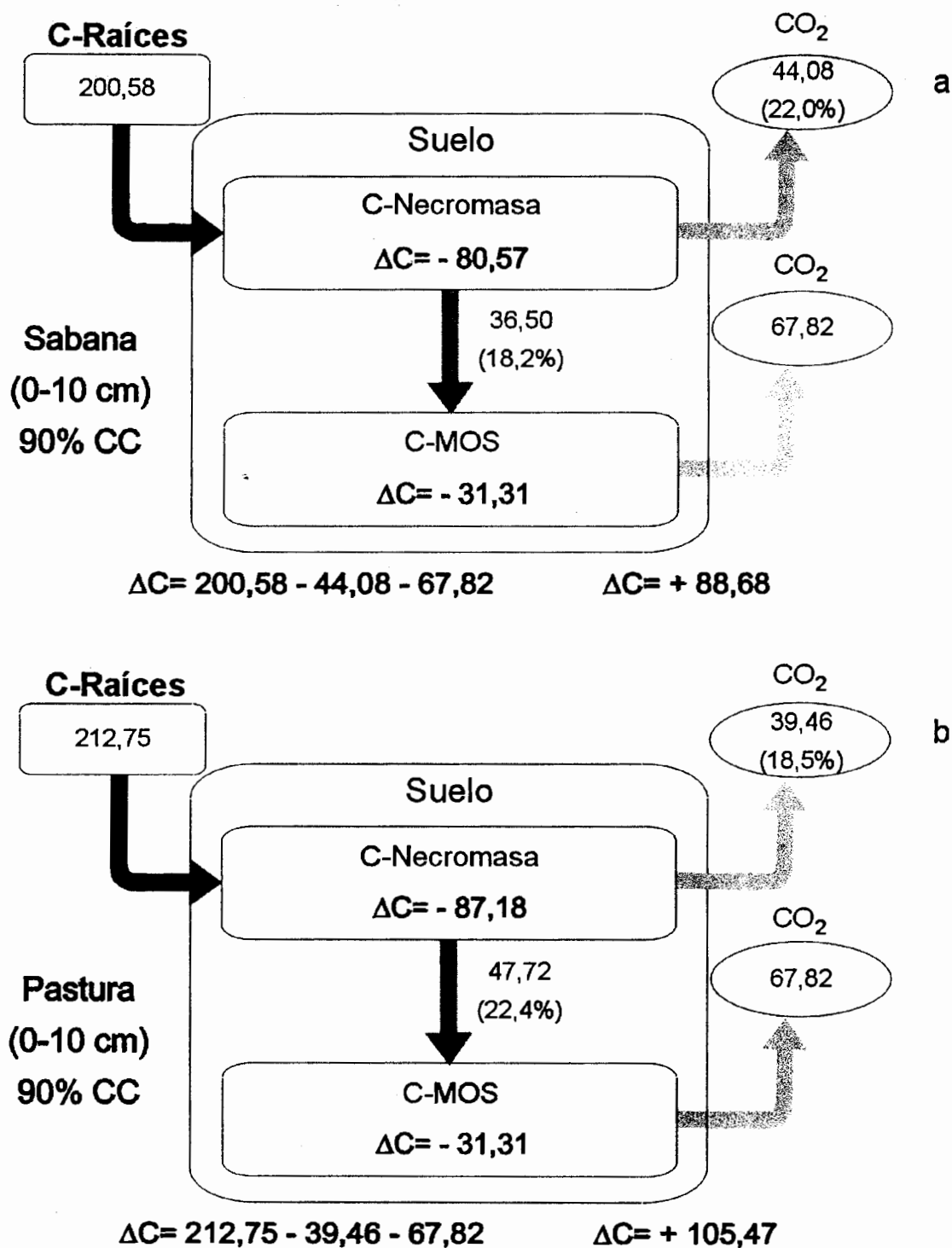


Figura 28. Balance de C para el suelo de la capa de 0-10 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 90% de la capacidad de campo. Todos los valores están expresados en mg C.  $\Delta C$  es el balance neto de C para el período de incubación, calculado como las entradas de C por la adición de raíces menos las salidas de C por respiración.

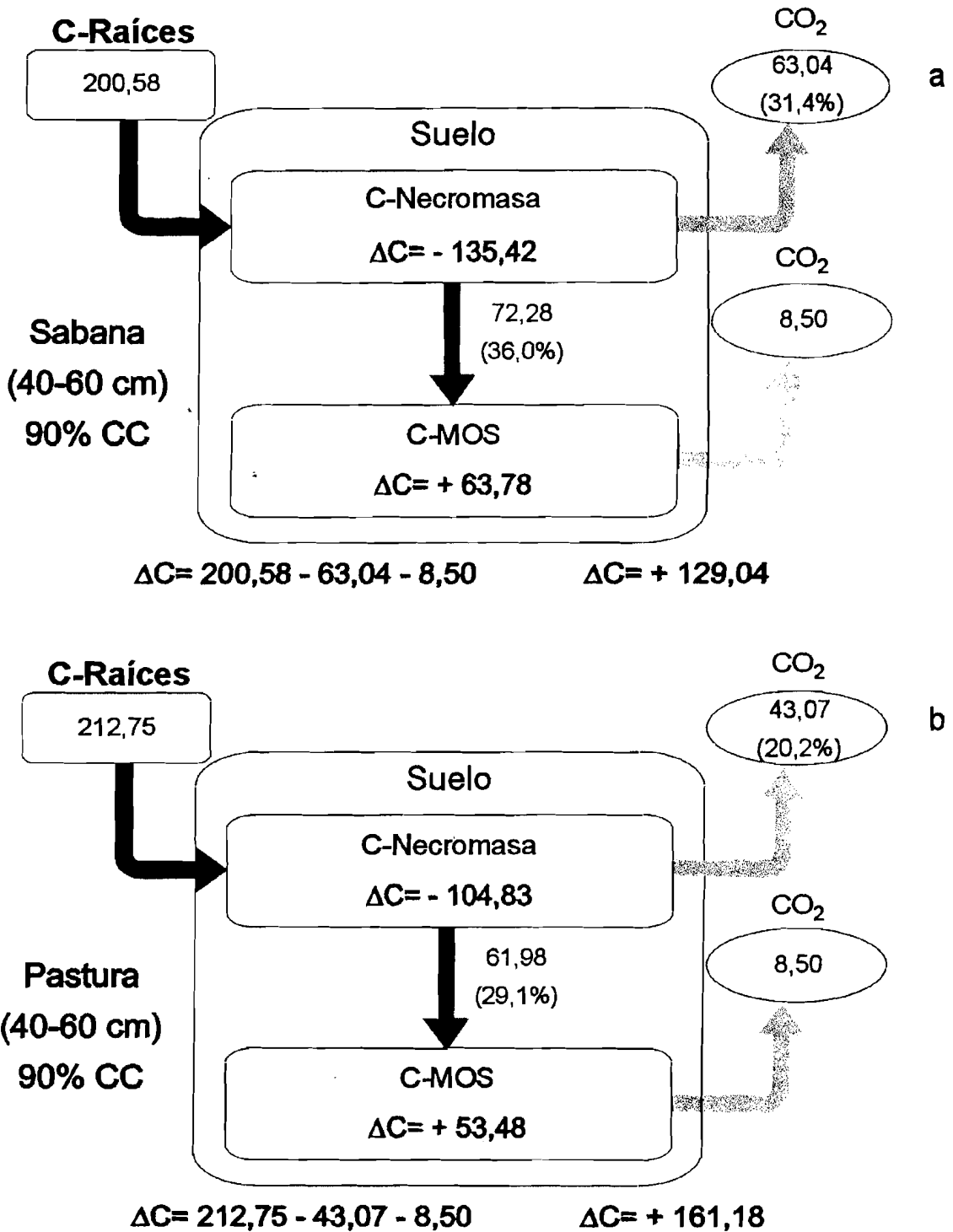


Figura 29. Balance de C para el suelo de la capa de 40-60 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 90% de la capacidad de campo. Todos los valores están expresados en mg C.  $\Delta C$  es el balance neto de C para el período de incubación, calculado como las entradas de C por la adición de raíces menos las salidas de C por respiración.

En la capa de 40-60 cm, la incubación con raíces de pastura promovió una ganancia neta que superó en 32,14 mg C (25%) a la ganancia cuando se incubaron raíces de sabana, como consecuencia de una cantidad mayor de C en la necromasa inicial y de una mineralización mucho menor de estas raíces, la cual resultó en un mayor compartimiento de necromasa remanente (Figura 29 a y b). Es de resaltar que en el caso de las raíces de pastura, la mayor parte del C de las raíces remanentes en el suelo después de la incubación se encontraba todavía como necromasa, mientras que en el caso de las raíces de sabana, la mayor parte se había humificado y se encontraba en forma de MOS.

Al compararse el balance neto de C entre el suelo de ambas capas incubado con raíces tanto de sabana (Figura 28 a y 29 a) como de pastura (Figura 28 b y 29 b) se observa una ganancia neta de C mayor en profundidad (40,36 mg C más cuando se incubaron raíces de sabana y 55,71 mg C más cuando se incubaron raíces de pastura), debido principalmente a una respiración basal menor, aunque la mineralización de ambos tipos de raíces fue mayor en profundidad.

El balance de C para el suelo de ambas capas incubado con raíces de sabana y de pastura a 60% de la CC se presenta en las Figuras 30 y 31, donde puede observarse una ganancia neta de C mayor en ambas capas cuando se incubaron raíces de pastura, similar a lo anteriormente señalado para la condición de 90%.

En la capa de 0-10 cm, la ganancia neta fue 27,75 mg C (32,2%) mayor cuando se incubaron raíces de pastura (Figura 30 a y b). La diferencia entre los tratamientos observada en superficie se debe a un mayor aporte inicial y a una menor mineralización de las raíces de pastura que resultaron en un compartimiento de necromasa un poco mayor que para las raíces de sabana. Al igual que en la condición de humedad anterior, es de resaltar que en las raíces de pastura un porcentaje de C mayor fue humificado.

En la capa de 40-60 cm, la ganancia neta fue 20,73 mg C (14%) mayor cuando se incubaron raíces de pastura (Figura 31 a y b). Esta diferencia entre los tratamientos en profundidad se debe

a un aporte inicial mayor y a una mineralización menor de las raíces de pastura comparada con las de sabana.

Al compararse el balance neto de C entre el suelo de ambas capas incubado con raíces tanto de sabana (Figura 30 **a** y 31 **a**) como de pastura (Figura 30 **b** y 31 **b**), se verifica una mayor ganancia neta de C en profundidad. Esta diferencia entre capas de 65,93 mg C (77%) para las raíces de sabana y de 58,91 mg C (52%) para las de pastura se debe principalmente a una mineralización menor de la MOS en profundidad.

Al analizarse el efecto de la humedad, se verifica que a 0-10 cm no hubo diferencias importantes entre las dos humedades, ni para el tratamiento con raíces de sabana (Figura 28 **a** y 30 **a**) ni para aquel con raíces de pastura (Figura 28 **b** y 30 **b**). El efecto de la humedad fue mayor a 40-60 cm, sobre todo para raíces sabana (Figura 29 **a** y 31 **a**), ocurriendo mayor mineralización y humificación a 90% de la CC.

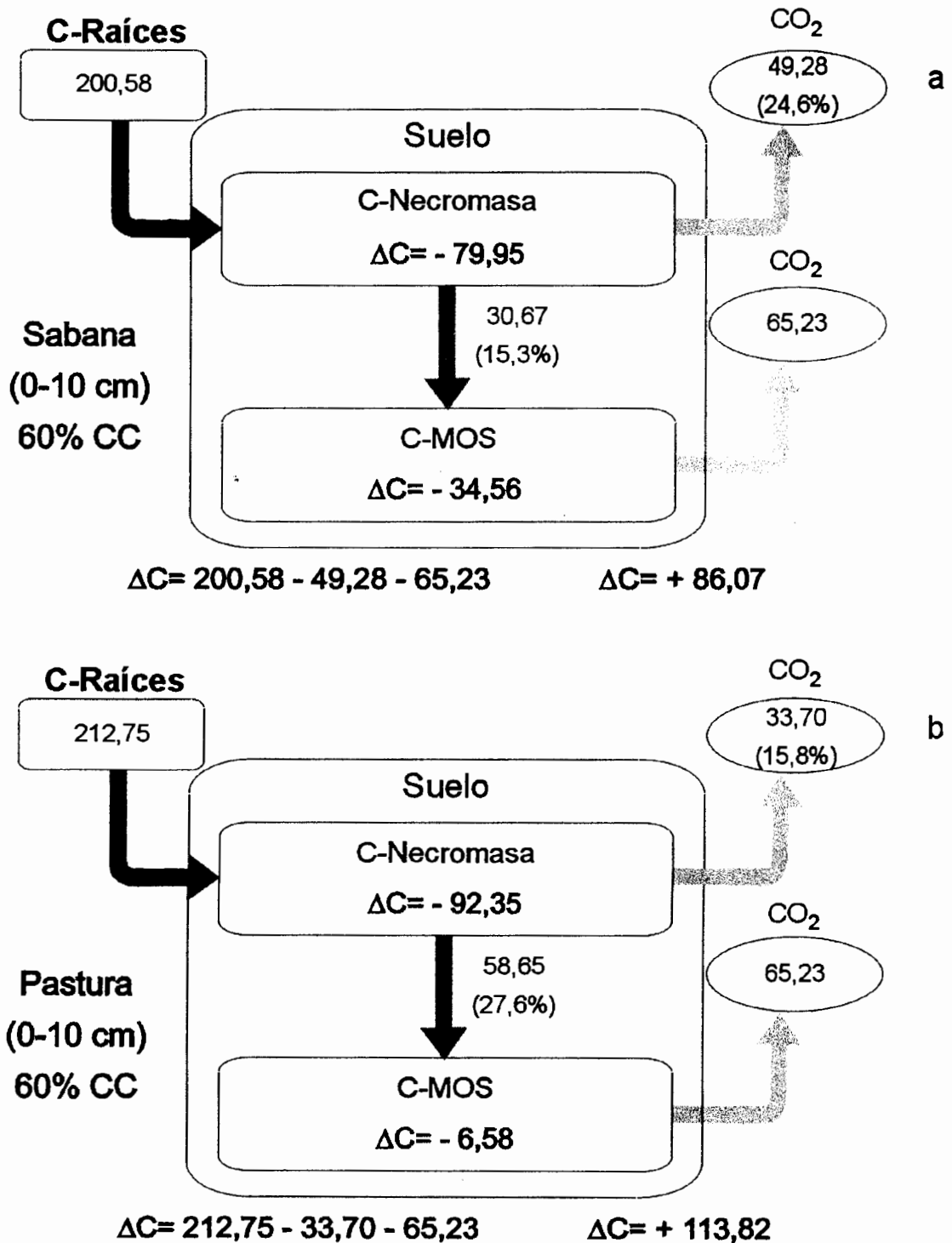


Figura 30. Balance de C para el suelo de la capa de 0-10 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 60% de la capacidad de campo. Todos los valores están expresados en mg C.  $\Delta C$  es el balance neto de C para el período de incubación, calculado como las entradas de C por la adición de raíces menos las salidas de C por respiración.

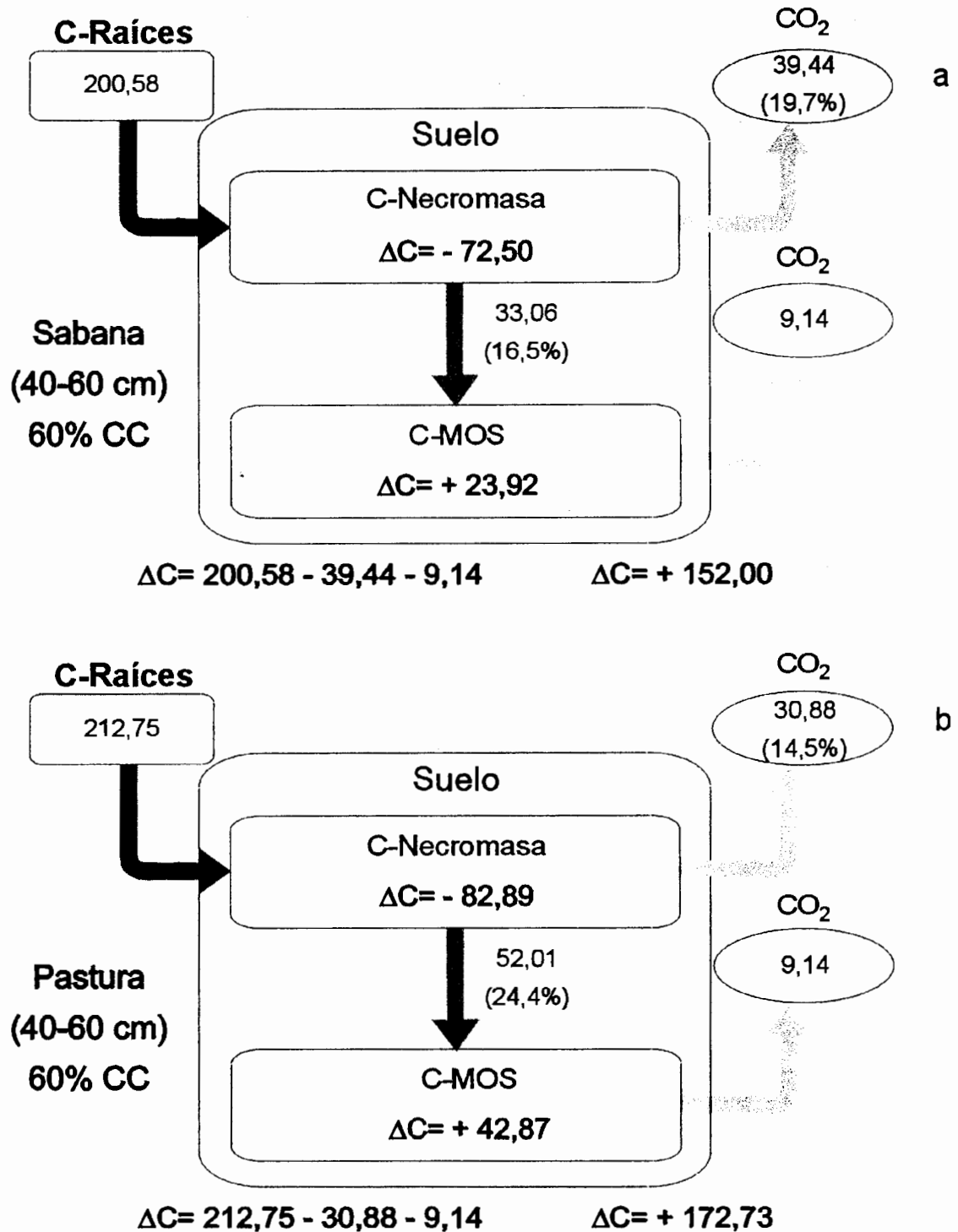


Figura 31. Balance de carbono para el suelo de la capa de 40-60 cm, incubado con raíces de sabana y de pastura a 60% de la capacidad de campo. Todos los valores están expresados en mg C.  $\Delta C$  es el balance neto de C para el período de incubación, calculado como las entradas de C por la adición de raíces menos las salidas de C por respiración.



#### 4.

### Discusión

#### 4.1. Calidad de las raíces

Una de las hipótesis planteadas para explicar los mecanismos que permitirían el secuestro de C en las pasturas implantadas con gramíneas africanas se basó en la posible diferencia en la calidad del material radical, la cual según los resultados obtenidos, resultó realmente marcada, con una relación C/N más de cuatro veces mayor en las raíces de la pastura comparadas con las de la sabana nativa. El valor de la relación C/N de las raíces de *Brachiaria brizantha* encontrado en este trabajo fue de 157,6, mayor que el observado en pasturas de Sudamérica por Urquiaga *et al* (1998) para las raíces de *Brachiaria decumbens* (129) y de *Andropogon gayanus* (70) y por Trujillo (2000) para las raíces de *Brachiaria dictyoneura* (100,8). La relación C/N de las raíces de la sabana nativa de este estudio fue de 38,8, menor que la reportada por Trujillo (2000) para la sabana nativa (67,7) en la Hacienda Matazul, en Colombia. La mayor relación C/N en raíces de pastura indica una mayor eficiencia en el uso del N (Bilbao y Medina, 1990), ya que con igual absorción de este nutriente la pastura logra construir más biomasa que la sabana. Lo anterior explica porque las pasturas introducidas son más productivas que las nativas bajo las mismas condiciones de suelo y clima (Baruch *et al*, 1989; Baruch, 1996; Solbrig *et al*, 1996).

En la literatura está ampliamente documentado el importante efecto de la relación C/N sobre la descomposición (Swift *et al*, 1979; Paul y Clark, 1989; Ågren y Bosatta, 1996), siendo uno de los índices más utilizados para caracterizar la descomponibilidad de un material. Residuos vegetales con alta relación C/N se descomponen más lentamente que aquellos con baja relación C/N (Parnas, 1975; Gupta y Singh, 1981a; Taylor *et al*, 1989; Vanlauwe *et al*, 1996; Nicolardot *et al*, 2001). Sin embargo, Trujillo (2000) observó que la diferencia entre la descomposición de raíces de sabana y de *B. dictyoneura* no se debieron únicamente a los bajos contenidos de N inicial, sino también a los bajos contenidos de fósforo (P) inicial. Con base en resultados de campo y estudios bioquímicos, Sinsabaugh *et al* (1993) plantearon un modelo conceptual que relaciona directamente la disponibilidad de N y P con la pérdida de peso del material, una vez

que bajos contenidos iniciales de estos elementos limitarían la producción microbiana de enzimas con capacidad de degradar compuestos carbonados más complejos. También existen evidencias en la literatura (Herman *et al*, 1977; Cuevas y Medina, 1988; Berendse, Berg y Bosatta 1987; Thomas y Asakawa, 1993) que indican que la relación lignina/N es probablemente un índice más adecuado para evaluar la descomponibilidad de un material. Trujillo (2000) reportó una relación lignina/N menor en raíces de sabana nativa (24,9) que en raíces de *B. dictyoneura* (33,9), mientras que Urguiaga *et al* (1998) reportaron una alta relación lignina/N en raíces de *B. decumbens* (60,6).

#### 4.2. Descomposición de las raíces

La descomposición más lenta de la necromasa de raíces de pastura con relación a la de sabana a lo largo de la incubación apoyan la idea que una menor calidad del material de la pastura sería una de las posibles causas del secuestro de C.

La dinámica de la descomposición no sólo se vio muy influenciada por la calidad del material sino también por el tipo de suelo donde las raíces fueron incubadas. En la capa de 0-10 cm la descomposición fue más lenta que en la capa de 40-60 cm. Una posible explicación de esta diferencia se obtiene recurriendo a los análisis fisico-químicos de ambas capas de suelo (Tabla 2). Puede verificarse que una de las diferencias fundamentales entre las capas de suelo es el mayor contenido de arcillas en profundidad, el cual duplica el valor encontrado en superficie. Está ampliamente reportado en la literatura que la presencia de arcillas tiene un efecto de protección física de la MOS, inhibiendo su descomposición (van Veen *et al*, 1985; Tisdall y Oades, 1982; Oades y Walters, 1991; Epstein *et al*, 2002). Arcillas y componentes orgánicos interactúan en el suelo para formar complejos y agregados, los cuales se tornan menos susceptibles a la degradación biológica (Oades, 1984; Sørensen, 1981). Se puede interpretar la mayor descomposición de la necromasa en profundidad como un efecto indirecto de las arcillas, es decir, al proteger físicamente a la MOS, los organismos descomponedores tendrían menos acceso a la misma como fuente de C y serían más dependientes de la necromasa como sustrato carbonado que en superficie, donde tendrían más acceso a la MOS como fuente alternativa de C.

Una mayor descomposición de la necromasa agregada a suelos pobres en materia orgánica ha sido ya reportado anteriormente en la literatura (González, 2002).

Analizando las fracciones lábil y recalcitrante de las raíces de sabana y de pastura, puede observarse que la proporción de ambas fracciones no dependió únicamente del tipo de material, sino también de la capa del suelo donde se estaba descomponiendo, disminuyendo la proporción lábil en profundidad. Algo similar fue observado por Couteaux *et al* (2002), quienes incubaron un material estándar en un gradiente altitudinal y observaron que la proporción entre los compartimientos lábil y recalcitrante variaba a lo largo del gradiente, disminuyendo la fracción lábil con la altitud.

Es de hacer notar que si bien la fracción lábil de la necromasa fue mayor en superficie, la tasa de descomposición de esta fracción y también de la fracción recalcitrante fueron mayores en profundidad. Esto explica el cruce de las curvas de descomposición de ambas profundidades, ya que al principio de la incubación hubo más descomposición en superficie, debido a la mayor fracción lábil, pero a medida que esta fracción se agota la fracción recalcitrante fue descompuesta más rápidamente en profundidad para generar una descomposición final mayor.

Una pérdida de peso mayor de ambos tipos de raíces durante las primeras tres semanas de incubación, se debió probablemente a la utilización rápida de compuestos orgánicos que conformaban la fracción más lábil de los materiales. A partir de este período, las pérdidas fueron más lentas, cuando posiblemente quedaban los compuestos orgánicos de degradación más difícil. La importancia de carbonatos solubles en la determinación de las pérdidas de peso iniciales, tanto de mantillo como de raíces, está demostrada en la literatura (McClaugherty *et al*, 1984; Thomas y Asakawa, 1993; Vanlauwe *et al*, 1994; Rezende *et al*, 1998). A través de una incubación en laboratorio, Urquiaga *et al* (1998) observaron que la descomposición más lenta de *B. decumbens* y *A. gayanus* en relación con las leguminosas *Stylosanthes guianensis* y *Centrosema* sp no fue debida a la alta relación C/N de las raíces, sino a un bajo contenido de C soluble en la primera fase de la incubación y un alto contenido de lignina, en la fase final de la misma. Todo lo dicho anteriormente se ajusta a los cambios del porcentaje de C observados en las raíces tanto de sabana como de pastura: los porcentajes de C disminuyen durante los primeros

meses de incubación y aumentan posteriormente, indicando pérdidas relativas más rápidas al inicio que al final del proceso.

Pérdidas iniciales de N, como las observadas para las raíces de sabana, generalmente se deben al lavado de N soluble (Swift *et al*, 1979; Ågren y Bosatta, 1996) o a la mineralización resultante de un *primming effect* por adición de material radical al suelo (Kuzyakov *et al*, 2000). La acumulación de N total observada en ambos tipos de raíces, posiblemente está asociada a la importación de N mineral del suelo por los microorganismos, y a la incorporación de tejidos y metabolitos microbianos al material en descomposición (Swift *et al*, 1979; Rosswall, 1982; Jawson y Elliott, 1986). Durante la fase de acumulación, el N del material es escaso, por eso la necesidad de importarlo del suelo, mientras que en la fase de mineralización ocurre un exceso de este elemento en relación con las necesidades de los microorganismos y, consecuentemente, el material es deficiente en C o energía (Ågren y Bosatta, 1996).

La disminución de la relación C/N de ambos tipos de raíces, es una tendencia generalmente observada en el proceso de descomposición y resulta de la inmovilización del N inorgánico por los microorganismos durante la biodegradación del C orgánico (Parnas, 1975). En este proceso, se observa una ganancia neta de N orgánico, al mismo tiempo en que ocurre una pérdida neta de C orgánico como resultado del desprendimiento de CO<sub>2</sub>.

Llama la atención que la variación de la humedad del suelo entre 90 y 60% de la CC no tuvo ningún efecto a 0-10 cm, pero inhibió la descomposición a 40-60 cm. Dos explicaciones son posibles: 1) a 60% de la CC queda menos agua útil a 40-60 (2,46 ml/frasco) que a 0-10 cm (3,04 ml/frasco), por lo que es posible que a 0-10 cm todavía se esté a un nivel adecuado de disponibilidad de agua, mientras que a 40-60 cm ya se haya llegado a un nivel de déficit hídrico para los microorganismos descomponedores, y 2) los microorganismos de la capa de 40-60 cm que son capaces de degradar las fracciones lábil y recalcitrante de la necromasa serían más sensibles al déficit de humedad que los de 0-10 cm.

### 4.3. Mineralización del C

La tasa de liberación de CO<sub>2</sub> (respiración) es un parámetro comúnmente utilizado para estimar la actividad metabólica de los microorganismos quimioheterotróficos en suelos de ecosistemas terrestres. El estudio de la respiración, tanto proveniente de la mineralización de la MOS como de la necromasa, también posibilita obtener una información complementaria a la proporcionada por las curvas de pérdidas de peso de la necromasa ya que permite distinguir entre mineralización y humificación, como los dos procesos que integran la descomposición de un material. En este sentido, es más importante cuantificar qué proporción de la necromasa descompuesta es mineralizada y qué proporción es humificada que saber cuánto se descompone. A mayor humificación existe más posibilidad de acumular C en la MOS. Este tema queda bien ejemplificado al compararse el balance de C en la capa de 0-10 cm entre las raíces de sabana y de pastura (Figura 28). En este caso, la descomposición fue bastante similar para ambos tipos de raíces, pero en el caso de las raíces de sabana un porcentaje mayor del C descompuesto fue mineralizado, mientras que para las raíces de pastura un porcentaje mayor fue humificado, resultando en un balance de C más positivo. Este tipo de efecto sólo puede detectarse con la medición simultánea de las pérdidas de peso y la liberación de CO<sub>2</sub>.

Está bien documentado en la literatura (Swift *et al*, 1979; Horner *et al*, 1988; Richards, 1987; Insam y Haselwandter, 1989) que la disponibilidad del recurso es uno de los principales factores limitantes de la actividad microbiana, la cual afecta algunos grupos más que a otros. Los recursos de disponibilidad rápida (azúcares, aminoácidos y ciertos metabolitos secundarios de peso molecular bajo) y los de disponibilidad intermedia (grasas, ceras, hemicelulosa y celulosa), favorecen particularmente la actividad de los microorganismos zimógenos, que normalmente se encuentran en estado de reposo, sin embargo, presentan un alto coeficiente metabólico (CO<sub>2</sub> liberado/biomasa microbiana) siempre cuando se agreguen nuevas fuentes de C. Los recursos de menor disponibilidad (tanino, lignina y compuestos humificados) mantienen la actividad de los microorganismos autógenos, que se encuentran en fase vegetativa o más o menos activa continuamente y presentan una mayor eficiencia de uso de C, la cual puede decrecer en respuesta a estrés ambiental y al mayor grado de estabilidad de la MOS. En este sentido, la respiración en los frascos de incubación sin raíces representaría la actividad de los microorganismos autógenos,

los cuales utilizan principalmente la MOS como sustrato, mientras que la respiración en los frascos de incubación con raíces, representaría principalmente la actividad de los microorganismos zimógenos, los cuales utilizan fuentes de C de mayor disponibilidad. A una menor mineralización, más C puede ser acumulado como MOS.

La mineralización del C de la MOS presentó diferencias muy marcadas en el suelo de las dos capas que no se pueden atribuir únicamente a una cantidad menor de materia orgánica, sino también a una estabilidad mayor de la misma. En este sentido, el C mineralizado durante la incubación representó cerca de 2% del C total en la capa de 0-10 cm y solamente 0,4 % en profundidad, indicando una materia orgánica mucho más estable. Está bien reportado en la literatura (van Veen *et al*, 1984; Oades y Waters, 1991; Degens, 1997; Hassink, 1997) que un contenido mayor de arcillas en el suelo incrementa la estabilidad de la materia orgánica, disminuyendo así su disponibilidad para los microorganismos. Este aspecto es muy importante para el problema del secuestro de C ya que, como se verificó en los balances de C realizados para el frasco de incubación, el factor que más influyó en determinar un balance de C más positivo en profundidad fue la menor mineralización del C de la MOS. En el suelo de los frascos sin raíces, la respiración de los microorganismos autógenos no se vio influenciada por la humedad (sin diferencias significativas para los dos contenidos de humedad, Tabla 16), lo que indicaría que estos microorganismos son capaces de mantener su actividad en rangos amplios de disponibilidad de agua.

La adición de necromasa al suelo del frasco resultó en una alta liberación de CO<sub>2</sub> en la primera semana de incubación, la cual puede ser atribuida a la activación de los microorganismos zimógenos. A medida en que la disponibilidad del material se reducía, la actividad zimógena disminuyó dando lugar a una actividad mayor de los microorganismos autógenos. Esto explica porque la respiración fue mayor durante la primera semana de incubación y disminuyó posteriormente, hasta mantenerse en niveles muy bajos al final de la misma. La mineralización del C de las raíces en ambas capas y contenidos de humedad fue menor con raíces de pastura, como consecuencia de una fracción lábil menor de su material (tabla 17 y 18), lo que refleja bien la importancia de los recursos de mayor disponibilidad para el grado de mineralización del material.

A un mayor contenido de humedad, la mineralización del C de ambos tipos de raíces fue favorecida a 40-60 cm. Sin embargo, se observa en los balances de C (Figuras 28 y 29) que en esta capa una proporción mayor del C descompuesto fue humificado. Esto quiere decir que en profundidad más necromasa se humifica y queda protegida en una materia orgánica mucho más estable, explicando el mayor potencial de secuestro de C en profundidad.

También se puede esperar que los microorganismos zimógenos, principales descomponedores de la necromasa de raíces, resultasen sensibles a la humedad del suelo, aunque únicamente en la capa de 40-60 cm, donde tanto la descomposición (pérdida de peso) como la mineralización (CO<sub>2</sub> liberado) fueron inhibidas a una menor humedad. Una de las posibles explicaciones es que para 60% de la CC se llegó a un porcentaje de agua útil menor a 40-60 que a 0-10 cm, el cual afectaría los microorganismos zimógenos. Está documentado en la literatura (Wildung *et al*, 1975; Swift *et al*, 1979; Cresser, Killhan y Edwards, 1993) que condiciones de limitación hídrica en el suelo reducen la actividad microbiana, particularmente la de bacterias que necesitan de un medio acuoso para desplazarse hasta el recurso (Adu y Oades, 1978).

#### 4.4. *Extrapolación de los datos de incubación a condiciones de campo: una evaluación de la metodología de incubación.*

A continuación se realizará una evaluación crítica del método de incubación que fue utilizado en este estudio, discutiéndose las posibilidades y las limitaciones de la extrapolación a campo de los resultados obtenidos.

La gran complejidad del compartimiento subterráneo hace muy difícil estudiar la descomposición *in situ* de las raíces y sobre todo la liberación de CO<sub>2</sub>. Por otra parte, incubaciones en laboratorio son muy utilizadas para estimar el efecto potencial de la calidad sobre la descomposición de las raíces y los consecuentes flujos de CO<sub>2</sub> por respiración. Sin embargo, la homogeneidad de las condiciones bióticas y abióticas, la ausencia de raíces vivas y de invertebrados del suelo, los cambios en la estructura física y biológica del suelo, y las

alteraciones en la composición química inicial de las raíces, son limitaciones metodológicas de esta técnica que dificultan la extrapolación de los resultados a condiciones reales.

Condiciones controladas de temperatura y de humedad como las de la incubación, generalmente no reflejan las variaciones que ocurren en el campo. En el caso de sabanas tropicales, la temperatura alta y con poca variación mensual favorecería el desarrollo microbiano durante todo el año, mientras que la gran estacionalidad de la humedad sería el factor más determinante en el proceso de descomposición (Gupta y Singh, 1981a). Está bien reportado en la literatura (van Veen *et al*, 1984 y 1985; Bottner, 1985; Franzluebbers *et al*, 1994; Kuzyakov *et al*, 2000) que los ciclos alternados de humidificación y secado del suelo estimulan la descomposición de la MOS, los flujos de CO<sub>2</sub> y la producción de N mineral. Experimentos con descomposición de raíces de gramíneas tropicales realizados en campo (Picard, 1979; Gupta y Singh, 1981a), registraron mayores tasas de descomposición en el inicio de la estación húmeda, cuando los ciclos de humidificación y secado del suelo favorecen la descomposición del material a través del lavado y del incremento de la actividad microbiana.

La ausencia de raíces vivas puede inhibir la descomposición al eliminar el efecto de la rizosfera, la cual es el medio de influencia de las raíces, donde materiales orgánicos (exudados, secreciones, mucilagos, mucigel y lisatos) son excretados por las mismas, favoreciendo a los microorganismos y a la descomposición de las raíces muertas y de la MOS adyacentes (Rovira *et al*, 1979; van der Krift *et al*, 2001). Por otra parte, el secado y la limpieza del suelo eliminan los invertebrados del suelo, los cuales juegan un papel importante en el proceso de descomposición, a través de la predación, la activación y el transporte de los microorganismos (Coleman *et al*, 1989; Lavelle, 1987; Robinson *et al*, 1989; Singh y Shekhar, 1989; Hassink *et al*, 1994, Tian *et al*, 1995); y de la fragmentación y locomoción de los recursos (Lee y Wood, 1971; Lavelle y Martin, 1992). Además, las raíces vivas y los invertebrados del suelo también son responsables de importantes flujos de CO<sub>2</sub> que no son considerados en condición de incubación (Kucera y Kirkham, 1971; Gupta y Singh, 1981b, Robertson *et al*, 1988; Cheng y Coleman, 1990; Thierron y Laudelout, 1996).

El tamizado del suelo resulta en ruptura de agregados y de conexiones de micorrizas (Hendrickson y Robinson, 1984). La utilización de raíces vivas o mezcla de raíces, con estadios variados (activas, senescentes y muertas) en proporciones desconocidas, posiblemente no representa las características químicas de las raíces muertas, debido a que las raíces contienen una reserva de carbohidratos que en buena parte podría ser retranslocada, o respirada durante la senescencia (McClaugherty *et al*, 1984; Vogt y Bloomfield, 1991). El lavado del material en el laboratorio para la preparación de las raíces altera su composición química inicial (Misra, 1994) y la homogeneidad del tamaño del material incubado puede influenciar marcadamente las tasas de descomposición (Jesen, 1994).

Los estudios de descomposición de raíces en campo están igualmente sujetos a varios tipos de limitaciones metodológicas. En condiciones de campo, es muy difícil separar la producción de CO<sub>2</sub> del sistema de raíces vivas, de la fauna y de los organismos descomponedores (Sing y Gupta, 1977). En estudios de descomposición, la utilización de bolsas de mallas con cantidades conocidas de raíces corre el riesgo de que éstas sean colonizadas por raíces vivas, *atraídas* hacia las bolsas debido a una mayor concentración de nutrientes, resultante de la descomposición del material original, lo que enmascara los resultados de pérdida de peso. St. John (1980) observó que el uso de bolsas de nylon interfirió en el crecimiento de estructuras vegetativas de hongos y restringió el acceso de éstos al material confinado. Problemas por pérdida de material resultante de su transporte por invertebrados del suelo también pueden interferir en los resultados. El uso de marcadores radioactivos (<sup>14</sup>C) es una alternativa que produce buenos resultados y resuelve muchos, aunque no todos, los problemas mencionados anteriormente, pero el empleo de esos materiales está prohibido en algunos países, lo que limita el uso de esta metodología. El uso de marcadores no radiactivos (<sup>13</sup>C) no presenta ese problema, pero el costo alto del material limita su uso. Además, la preparación de raíces marcadas con cualquiera de estos isótopos requiere de cámaras especiales para el crecimiento de las plantas en atmósferas enriquecidas con <sup>14</sup>C o <sup>13</sup>C, metodología técnicamente compleja.

#### 4.5. Consideraciones finales

Aunque los resultados obtenidos en este estudio verificaron un potencial de secuestro de C al convertir sabanas nativas en pasturas, algunos aspectos que deben considerarse para analizar el problema en forma más integral son:

1. Gran parte de las pasturas implantadas sobre sabanas tropicales decrecen su productividad a los pocos años de implantación debido principalmente al sobrepastoreo, al uso extensivo del fuego, a la invasión por especies no palatables y a la compactación del suelo (Davidson *et al*, 1985). Los modelos de manejo, como los propuestos por el equipo del CIAT (gramíneas africanas solas o asociada con leguminosas), pueden incrementar la productividad del sistema y también el secuestro de C, pero no representan alternativas de producción sustentable o de bajos insumos, lo que restringe su aplicación a pocos productores. En este sentido, el problema de la degradación de las pasturas refleja mejor la realidad de las pasturas en Sudamérica y debería ser tomado en cuenta cuando se evalúa la acumulación del C en los suelos de estos agrosistemas, considerando que esta acumulación también depende de los aportes de C del sistema que, en proceso de degradación, se reducen.
2. La implantación de pasturas con gramíneas africanas sobre sabanas tropicales ocasiona una alteración importante en la funcionabilidad del sistema. En el caso de sabanas nativas de Venezuela (Baruch, 1996), la rápida dispersión y adaptación de las especies africanas (como *Melinis minutiflora*, *Hyparrhenia rufa*, *Panicum maximum* y *Brachiaria mutica*) causaron el desplazamiento de muchas especies nativas, reduciendo marcadamente la biodiversidad del sistema. Como las gramíneas africanas presentan una PPN mayor que las sabanas nativas, demandan una cantidad mayor de agua y nutrientes, reduciendo la disponibilidad de éstos a otras especies. Con una producción de biomasa mucho mayor, las gramíneas africanas representan una cantidad potencialmente mayor de *combustible* comparado con las gramíneas nativas, lo que podría aumentar la frecuencia y intensidad del fuego. Como se puede verificar, el incremento de pasturas manejadas con gramíneas

africanas puede contribuir a una mayor acumulación de C, pero a costo de todo un cambio funcional del sistema.

3. También habría que evaluar otras alternativas de uso de la tierra, tales como aforestación o agroforestería, las cuales podrían promover una acumulación de C mayor en el suelo y en la biomasa que agrosistemas de pastura (Sánchez, 1995; Lee y Dodson, 1996).

## 5.

**Conclusiones**

1. Las raíces de pastura presentaron una calidad menor que las de sabana debido principalmente a una cantidad 4 veces menor de N en su material.
2. Dada la menor calidad del material, las raíces de pastura presentaron un compartimiento recalcitrante mayor, el cual limitó la pérdida de peso y la mineralización del material.
3. El efecto de la calidad del material sobre su descomposición dependió de las condiciones del medio:
  - a un mayor contenido de humedad y de arcillas, el efecto de la calidad fue mayor.
  - a un menor contenido de humedad, el efecto de la calidad desapareció, indicando que la disponibilidad de agua en el suelo podría ser un factor más condicionante para el secuestro de C que la calidad del material radical.
4. La proporción de las fracciones lábil y recalcitrante de ambos tipos de raíces no fue una característica específica de cada material, sino que también influyeron las condiciones de descomposición:
  - a un mayor contenido de humedad, la fracción lábil fue mayor.
  - a un contenido mayor de arcillas, las tasas de mineralización fueron menores.
5. El factor determinante de un balance de C más positivo fue la menor mineralización de la MOS en profundidad, donde el C se encontraba principalmente en la fracción pasiva de la MOS.

6. La mineralización de ambos tipos de raíces fue mayor a 40-60 cm, pero los balances de C indicaron que en esta capa una proporción mayor del C descompuesto fue humificado, lo que originó una mayor acumulación en profundidad.
  
7. Un contenido menor de humedad limitó el proceso de mineralización de la fracción lábil de las raíces en profundidad, indicando un efecto importante de la humedad sobre la actividad de los microorganismos zimógenos.

## 6.

**Bibliografía**

- Acevedo, D., 1988. Economía hídrica de dos agroecosistemas tropicales: una pastura permanente y un cultivo de maíz. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias – ULA, Venezuela.
- Adu, J. K. and Oades, J. M., 1978. Utilisation of organic materials in soil aggregates by bacteria and fungi. *Soil, Biology and Biochemistry*, 10: 117-122.
- Ågren, G. and Bosatta, E., 1996. *Theoretical ecosystem ecology: Understanding element cycles*. Cambridge University Press.
- Baruch, Z., 1996. Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of Neotropical savannas. In: Solbrig, O. T., Medina, E. and Silva, J. F. (Eds). *Biodiversity and Function of Tropical Savannas. Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin.
- Baruch, Z., Hernández, A. B. y Montilla, M. G., 1989. Dinámica del crecimiento, fenología y repartición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas de una sabana Neotropical. *Ecotrópicos*, 2: 1-13.
- Batjes, N. H., 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 47: 151-163.
- Batjes, N. H. and Sombroek, W. G., 1997. Possibilities for carbon sequestration in tropical and subtropical soils. *Global Change Biology* 3: 161-173.
- Berendse, F. and Berg, B. and Bosatta, E., 1987. The effect of lignin and nitrogen on the decomposition of litter in nutrient-poor ecosystems: a theoretical approach. *Canadian Journal of Botanic*, 65: 1116-1120.

- Bilbao, B. y Medina, E., 1990. Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and native South American pasture grass. *Journal of Biogeography*, 17: 421-425.
- Bottner, P., 1985. Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with  $^{14}\text{C}$ - and  $^{15}\text{N}$ -labelled plant material. *Soil Biochemistry*, 17: 329-337.
- Brown, S. y Lugo, A. E., 1990. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, 124: 53-64.
- Bruce, J. P., Frome, M., Haites, E., Janzen, H., Lal, R. and Paustian, K., 1998. Carbon sequestration in soils. Soil and Water Conservation Society and Carbon Sequestration in Soils Workshop. Calgary, Alberta, Canada. May 21-22.
- Burke, I. C., Elliot, E. T. and Cole, C. V., 1995. Influence of macroclimate, landscape position, and management on soil organic matter in agroecosystems. *Ecological Applications*, 5: 124-131.
- Canadell, J. G., Mooney, H. A., Baldocchi, D. D., Berry, J. A., Ehleringer, J. R., Field, C. B., Gower, S. T., Hollinger, D. Y., Hunt, J. E., Jackson, R. B., Running, S. W., Shaver, G. R., Steffen, W., Trumbore, S. E., Valentini, R. and Bond, B. Y., 2000. Carbon metabolism of the terrestrial biosphere: a multitechnique approach for improved understanding. *Ecosystems*, 3: 115-130.
- Cheng, W. and Coleman, D. C., 1990. Effect of living roots on soil organic matter decomposition. *Soil, Biology and Biochemistry*, 22: 781-787.
- Coleman, D. C., Brussaard, L., Beare, M. H., Hendrix, P. F., Hassink, J., Heijnen, C. E. and Marinissen, J. C. Y., 1989. Microbial-faunal interactions as they influence soil organic matter dynamics. In: Hattori, T., Ishida, Y., Maruyama, Y., Morita, R. Y. and Uchida, A. (Eds). *Recent advances in microbial ecology. Proc. Vth International Symposium of Microbial Ecology*, 27 August – 1 September, Kyoto, Japan.

Coûteaux, M. M., Sarmiento, L., Bottner, P., Acevedo, D. and Thiéry, J. M., 2002. Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65-3968 m) in the tropical Andes. *Soil, Biology and Biochemistry*, 34: 69-78.

Cresser, M. and Killhan, K. and Edwards, T. 1993. *Soil chemistry and its Applications*. Cambridge University Press.

Cuevas, E. y Medina, E., 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forest. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76: 222-235.

( Davenport, J. R., Thomas, R. L. and Mott, S. C., 1988. Carbon mineralization of corn (*Zea mays* L.) and bromegrass (*Bromus inermis* Leyss.) components with an emphasis on the below-ground carbon. *Soil, Biology and Biochemistry*, 20: 471-476.

Davidson, E. A., Nepstad, D. C., Klink, C. and Trumbore, S. E., 1985. Pasture soils as carbon sink. *Nature*, 376: 472-473.

Decaëns, T., Lavelle, P., Jiménez Jaen, J. J., Escobar, G. and Rippstein, G., 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *European Journal of Soil and Biology*, 30: 157-168.

Degens, B. P., 1997. Macro-aggregation of soils by biological bonding and binding mechanisms and the factors affecting these: a review. *Australian Journal of Soil Research*, 35: 431-459.

( Drew, M. C., 1990. Root function, development, growth and mineral nutrition. In: Lynch, J. M. (Ed). *The Rhizosphere*. Wiley-Intercience, New York.

Epstein, H. E., Burke, I. C. and Lauenroth, W. K., 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U. S. Great Plains. *Ecology*, 83: 320-327.

- Falkowski, P., Scholes, R. J., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Högberg, P., Linder, S., Mackenzie, F. T., Moore III, B., Pedersen, T., Rosenthal, Y., Seitzinger, S., Smetacek, V. and Steffen, W., 2000. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290: 291-296.
- Fearnside, P. M., 2000. O potencial do setor florestal brasileiro para a mitigação do efeito estufa sob o “mecanismo de desenvolvimento limpo” do Protocolo de Kyoto. In: Moreira, <sup>a</sup> G. y Schwartzman, S. (Eds). *As Mudanças Climáticas Globais e os Ecossistemas Brasileiros*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia; The Woods Hole Research Center; Environmental Defence, Brasília –Brasil.
- Feigl, B. J., Melillo, J. and Cerri, C. C., 1995. Changes in the origin and quality of soil matter organic after pasture introduction in Rondônia (Brazil). *Plant and Soil*, 175: 21-29.
- Fisher, M. J. and Kerridge, P. C., 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. In: *Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement*. In: Miles, J. W., Maass, B. L. and Valle, C. B. do (Eds); with the collaboration of Kumble, V. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, Tropical Forages Program and Communications Unit; Campo Grande, Brazil: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte. CIAT Publication, 259.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J.I. , Thomas, R. J. y Vera R.R., 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature*, 371: 236-238.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J.I. , Thomas, R. J. y Vera R.R., 1995. Pasture soils as carbon sink. *Nature*, 376: 472-473.
- Fisher, M. J., Thomas, R. J. and Rao, I. M., 1997. Management of tropical pasture in acid soil savannas of South America for carbon sequestration in the soil. In: Lal, R., Kimble, J.,

- Follett, R., and Stewart, B. A. (Eds). *Management of Carbon Sequestration in soil*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Franzluebbers, K., Weaver, R. W., Juo, A. S. R. and Franzluebbers, A. J., 1994. Carbon and Nitrogen mineralization from cowpea plants part decomposing in moist and in repeatedly dried and wetted soil. *Soil, Biology and Biochemistry*, 26: 1379-1387.
- González, P., 1987. Clasificación y ordenación de la vegetación de la comunidad herbácea de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, Estado Guarico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 144: 33-65.
- Goss, M. J., Miller, M. H., Bailey, L. D. and Grant, C. A., 1993. Root growth and distribution in relation to nutrient availability and uptake. *European Journal of Agronomy*, 2: 57-67.
- Gregorich, E. G., Ellert, B. H., Drury, C. F. and Liang, B. C., 1996. Fertilization effects on soil organic matter turnover and corn residue C storage. *Soil Science of Society Amsterdam Journal*, 60: 472-476.
- Guggenberger, G., Zech, W. and Thomas, R. J., 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 1629-1638.
- Gupta, S. R. and Singh, J. S., 1981a. The effect of plant species, weather variables and chemical composition of plant material on decomposition in a tropical grassland. *Plant and Soil*, 59: 99-117.
- Gupta, S. R. and Singh, J. S., 1981b. Soil respiration in a tropical grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 13: 261-268.
- Hardy, F., 1970. *Suelos Tropicales. Pedología tropical con énfasis en América*. Editora Herrero Hermanos, México, D. F.

- Hassink, J., 1997. The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, 191: 77-87.
- Hassink, J., Neutel, A. M. and De Ruiter, P. C., 1994. C and N mineralization in sandy and loamy grassland soil: the role of microbes and microfauna. *Soil Biology and Biochemistry*, 26: 1565-1571.
- ✓ Hendrickson, O. Q. and Robinson, J. B., 1984. Effects of roots and litter on mineralization process in forest soil. *Plant and Soil*, 80: 391-405.
- ✓ Herman, W. A., McGill, W. B. and Dormaar, J. F., 1977. Effects of initial chemical composition on decomposition of roots of three grass species. *Canadian Journal of Soil Science*, 57: 205-215.
- Horner, J. D., Gosz, J. R. and Cates, R. G., 1988. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist*, 132: 869-883.
- Houghton, R. A., 1995. Land-use change and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1: 275-287.
- Houghton, R. A., 1996. Converting terrestrial ecosystems from sources to sinks of carbon. *Ambio*, 25: 267-272.
- Insam, H. and Haselwandter, K., 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia*, 79: 174-178.
- ✓ Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E. and Schulze, E. D., 1996. A global analysis of root distribution for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108: 389-411.

- Jawson, M. D. and Elliott, L. F., 1986. Carbon and nitrogen transformations during wheat straw and root decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 18: 15-22.
- Jesen, E. S., 1994. Mineralization-immobilization of nitrogen in soil amended with low C:N ratio plant residues with different particle sizes. *Soil Biology and Biochemistry*, 26: 519-521.
- Karlen, D. L. and Cambardella, C. A., 1996. Conservation strategies for improving soil quality and organic matter storage. In: Carter, M. B. and Stewart, B. A. (Eds). *Structure and Organic Matter Storage. Agricultural Soil*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Kucera, C. L. and Kirkham, D. R., 1971. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology*, 52: 912-915.
- Kuzyakov, Y., Friedel, J. K. and Stahr, K., 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 1485-1498.
- Lal, R., Kimble, J. and Follett, R., 1997. Land use and soil C pools in terrestrial ecosystems. In: Lal, R., Kimble, J., Follett, R., and Stewart, B. A. (Eds). *Management of Carbon Sequestration in soil*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Lascano, C. E., 1991. Managing the grazing resource for animal production in savannas of tropical America. *Tropical Grasslands*, 25: 66-72. In: Miles, J. W., Maass, B. L. and Valle, C. B. do (Eds); with the collaboration of Kumble, V. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, Tropical Forages Program and Communications Unit; Campo Grande, Brazil: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte. CIAT Publication, 259.
- Lavelle, P., 1987. Biological process and productivity of soils in the humid tropics. Chapter 11: In: Lovelock, J. and Dickinson, R. E. (Eds). *Geophysiology of Amazonia*. New York, Usa: John Wiley.

Lavelle, P. and Martin, A., 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworm on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry*, 24: 1491-1498.

Ledgard, S. F., 2001. Nitrogen cycling in low input legume-based agriculture, with emphasis on legume/grass pastures. *Plant and Soil*, 228: 43-59.

Lee, J. J. and Dodson, R., 1996. Potential carbon sequestration by afforestation of pastures in the South-Central United States. *Agronomy Journal*, 88: 381-384.

Lee, K. E. and Wood, T. G., 1971. *Termites and Soil*. Academic Press, London.

✓ Martin, A., 1989. *In situ* decomposition of root-derived carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 21: 973-974.

✓ McLaugherty, C. A., Aber, J. D. and Mellilo, J. M., 1984. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems. *Oikos*, 42: 378-386.

Menaut, J. C. and Cesar, J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas Ivory Coast. *Ecology*, 60: 1197-1210.

✗ Misra, R. K., 1994. Assessment of errors in nutrient analyses of roots. *Australian Journal of Soil Research*, 32: 1275-1286.

Mogollón, L. F. y Comerma, J. A., 1994. *Suelos de Venezuela*. Editora Xlibris.

Moraes, J. F. L. de, Volkoff, B., Cerri, C. C. and Bernoux, M., 1996. Soil properties under Amazon forest and changes due to pasture installation in Rondônia, Brazil. *Geoderma*, 70: 63-81.

- Neill, C., Fry, B., Melillo, J. M., Steudler, P. A., Moraes, J. F. L. and Cerri, C. C., 1996. Forest- and pasture-derived carbon contributions to carbon stocks and microbial respiration of tropical pasture soils. *Oecologia*, 107: 113-119.
- Nicolardot, B., Recous, S. and Mary, B., 2001. Simulation of C and N mineralization during crop residue decomposition: a simple dynamic model based on the C:N ratio of the residues. *Plant and Soil*, 228: 83-103.
- Oades, J. M., 1984. Soil organic matter and structural stability: a mechanisms and implications for management. *Plant and Soil*, 76: 319-337.
- Oades, J. M., 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma*, 56: 377-400.
- Oades, J. M. and Walters, A. G., 1991. Aggregate hierarchy in soils. *Australian Journal of Soil Research*, 29: 815-828.
- Orjuela, H. B., 1989. El suelo: una visión sobre sus componentes bioorgánicos. Serie Investigaciones N° 1. Universidad de Nariño. Pasto, Colombia.
- Parnas, H., 1975. Model for decomposition of organic material by microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 7: 161-169.
- Parton, W. J., Stewart, J. W. B. and Cole, C.V., 1988. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. *Biogeochemistry*, 5: 109-131.
- Paul, E. A. and Clark, F. E., 1989. *Soil microbiology and Biochemistry*. Academic Press. Inc., San Diego, California.

- Paustian, K., Elliott, E. T., Collins, H. P., Cole, C. V. and Paul, E. A., 1995. Use of a network of long-term experiments for analysis of soil carbon dynamics and global change: the North American model. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 35: 929-939.
- Picard, D., 1979. Evaluation of the organic matter supplied to the soil by the decay of roots of an intensively managed *Panicum maximum* sward. *Plant and Soil*, 51: 491-501.
- Ramía, M., 1974. *Plantas de las sabanas llaneras*. Monte Ávila Editores. Caracas – Venezuela.
- Rezende, C. de P., Cantarutti, R. B., Braga, J. M., Gomide, J. <sup>a</sup>, Pereira, J. M., Ferreira, E., Tarré, R., Macedo, R., Alves, B. J. R., Urquiaga, S., Cadisch, G., Giller, K. E. and Boddey, R. M., 1998. Litter deposition and disappearance in *Brachiaria* pastures in the Atlantic forest of the South of Bahia, Brazil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 0: 1-14.
- Richards, B. N., 1987. *The microbiology of terrestrial ecosystems*. Longman Group UK Limited, England.
- Richards, J., H., 1986. Root form and depth distribution in several biomes. In: *Mineral Exploration, Biological Systems and Organic Matter*. Carlisle, D., Berry, W. L., Kaplan, I. R. and Watterson, J. R. (Eds). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Robertson, K., Schnürer, J., Clarholm, M., Bonde, T. A. and Rosswall, T., 1988. Microbial biomass in relation to C and N mineralization during laboratory incubations. *Soil Biology and Biochemistry*, 20: 281-286.
- Robinson, D., Griffiths, B., Ritz, K. and Wheatley, R. 1989. Root-induced nitrogen mineralization: a theoretical analysis. *Plant and Soil*, 117: 185-193.
- Rosswall, T., 1982. Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. *Plant and Soil*, 67: 15-34.

- Rovira, A. D., Foster, R.C. and Martin, J. K., 1979. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: Harley, J. L. and Scott Russell, R. (Eds). *The Soil-Root Interface*. Academic Press, London.
- San José, J. J. and Medina, Y. E., 1976. Organic matter production in the *Trachypogon* savanna at Calabozo, Venezuela. *Tropical Ecology*, 17: 113-124.
- Sánchez, P. A., 1995. Science in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 30: 5-55.
- Sarmiento, G., 1983. The savannas of tropical America. In: Bourlière, F. (Ed). *Tropical Savannas.. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam*.
- Sarmiento, G., 1984. *Los ecosistemas y la ecosfera*. Editorial Blume, S. A., Barcelona.
- Sarmiento, G., 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabana en América del Sur. In: Sarmiento, G. (Ed). *Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Sarmiento, G., 2000. *La Transformación de los Ecosistemas en América Latina*. Laffont Ediciones Electrónicas S. A.
- Sarmiento, G. y Acevedo, D., 1991. Dinámica del agua en el suelo, evaporación y transpiración en una pastura y un cultivo de maíz sobre un alfisol en los llanos occidentales de Venezuela. *Ecotropicos*, 4 (1): 27-42.
- Sarmiento, G., Chacón, E. y Acevedo, D., 1991. Producción aérea de una sabana sometida a diferentes tratamientos de corte y fertilización. I Congreso Venezolano de Ecología. Universidad Simón Bolívar. Caracas, 15-17 de abril de 1991.

- Sarmiento, G. y Monasterio, M., 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. In: Golley, F. B. and Medina, E. (Eds). *Tropical Ecological Systems*, Berlin : Springer – Verlag.
- Sarmiento, G. y Vera, M., 1979. Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 136: 5-41.
- SB Technology, 1995. *SB ModelMaker. Version 2.0c*. SB Technology Ltd.
- Schimel, D. S., 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1: 77-91.
- Singh, J. S. and Gupta, S. R., 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanic Review*, 43: 449-528.
- Singh, K. P. and Shekhar, C., 1989. Weight loss in relation to environmental factors during the decomposition of maize and wheat roots in a seasonally-dry tropical region. *Soil Biology and Biochemistry*, 21: 73-80.
- Singh, S. and Singh, J. S., 1995. Microbial biomass associated with water-stable aggregates in forest, savanna and cropland soils of a seasonally dry tropical region, India. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 1027-1033.
- Sinsabaugh, R. L., Antibus, R. K., Linkins, A. E., McClaugherty, C. A., Rayburn, L., Repert, D. and Weiland, T., 1993. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology*, 74: 1586-1593.
- Solbrig, O. T., Medina, E. and Silva, J. F., 1996. Biodiversity and tropical savanna properties: A global view. In: H. A. Mooney, J. H. Cushman, E. Medina, O. E. Sala and E. -D. Schulze (Eds). *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. John Wiley and Sons Ltd.

- Sørensen, L. H., 1981. Carbon-nitrogen relationships during the humification of cellulose in soils containing different amounts of clay. *Soil Biology and Biochemistry*, 13: 313-321.
- StatSoft, 1993. *Statistica for Windows*. Release 4.5. StatSoft Inc.
- St. John, T. V., 1980. Influence of litterbags on growth of fungal vegetative structures. *Oecologia*, 46: 130-132.
- Swift, M. J., Heal, O. W. and Anderson, J. M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystem. Studies in Ecology, Volume 5*. Blackwell Scientific Publications.
- Taylor, B. R., Parkinson, D. and Parsons, W. F. J., 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70: 97-104.
- \*Thierron, V. and Laudelout, H., 1996. Contribution of root respiration to total CO<sub>2</sub> efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1142-1148.
- Thomas, R. J., 1995. Role of legumes in providing N for sustainable tropical pasture systems. *Plant and Soil*, 174: 103-118.
- Thomas, R. J. and Asakawa, N. M., 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biology and Biochemistry*, 25: 1351-1361.
- Thomas, R. J., Vera, R. R., Lascáno, C. E. and Fisher, M. J., 1990. Use and improvement of pastures in Neotropical savanna. In: G. Sarmiento (Ed). *Las Sabanas Americanas*. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Tian, G., Brussaard, L. and Kang, B. T., 1995. Breakdown of plant residues with contrasting chemical composition: effects of earthworm and millipedes. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 277-280.

- Tiessen, H, Stewart, J. W. B. and Hunt, H. W., 1984. Concepts of soil organic matter transformations in relation to mineral particle size fraction. *Plant and Soil*, 76: 287-295.
- Tisdall, J. M. and Oades, 1982. Organic matter and water stable aggregates in soil. *Journal of Soil Science*, 33: 141-163.
- Trujillo, W., 2000. Accretion of organic carbon in the acid soils of the Eastern Plains of Colombia. Thesis Doctoral, Ohio State University.
- Urquiaga, S., Cadisch, G., Alves, B. J. R., Boddey, R. M. and Giller, K. E., 1998. Influence of decomposition of roots of tropical forage species on the availability of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry*, 30: 2099-2106.
- van der Krift, T. A. J., Gioacchini, P., Kuikman, P. J. and Berendse, F., 2001. Effects of high and low fertility plant species on dead root decomposition and nitrogen mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 2115-2124.
- Vanlauwe, B., Dendooven, L. and Merckx, R., 1994. Residue fractionation and decomposition: the significance of the active fraction. *Plant and Soil*, 158:263-274.
- Vanlauwe, B., Nwokw, O. C., Sanginga, N. and Merckx, R., 1996. Impact of residue quality on the C and N mineralization of leaf and root residues of three agroforestry species. *Plant and Soil*, 183: 221-231.
- van Veen, J. A., Ladd, J. N. and Amato, M., 1985. Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass in a sandy loam and a clay soil incubated with [ $^{14}\text{C}(\text{U})$ ] glucose and [ $^{15}\text{N}$ ]  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  under different moisture regimes. *Soil Biology and Biochemistry*, 17: 747-756.
- van Veen, J. A., Ladd, J. N. and Frissel, M. J., 1984. Modelling C and N turnover through the microbial biomass in soil. *Plant and Soil*, 76: 257-274.

Vogt, K. A. and Bloomfield, J.,1991. Tree root turnover and senescence. In: Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkafi, U (Eds). *Plants Roots, the Hidden Half*. New York, Marcel Dekker, Inc.

Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J. and Asbjorsen, H., 1996. Review of root dynamics in forest ecosystem grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187: 159-219.

Wildung, R. E., Garland, T. R. and Buschbom, R. L., 1975. The interdependent effects of soil temperature and water content on soil respiration rate and plant root decomposition in arid grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 7: 373-378.

Zinck, A. y Stagno, P., 1966. Estudio edafológico de la zona Santo Domingo-Paguey, Estado Barinas. *Estudios Agrológicos de Occidente, División de Edafología-MOP*.

