

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL
INSTITUTO DE CIENCIAS ECOLÓGICAS y AMBIENTALES

**Producción Primaria y Acumulación de Nitrógeno en una Gramínea Tropical
bajo Tratamientos de Corte y Fertilización**

Bdigital.ula.ve

TESIS
presentada para optar al título de
DOCTOR EN ECOLOGIA TROPICAL.

Presentado por: Dimas Acevedo Novoa.

Tutor: Dr. Guillermo Sarmiento.

Mérida, Noviembre de 2003.

C.C.Reconocimiento

DEDICATORIA

En honor a la amistad, a la familia y a los amores.

A la memoria de mis grandes amigos, que ahora son mis guardianes:

Miguel Montilla, Ariyuri Orozco y Oscar Zabala.

A la memoria de mi hermano mayor:

Nectario Augusto.

A la memoria de la abuelita, protectora de mi amor y de mi hogar:

Bernabela Colmenares.

A mis cuatro grandes amores:

Mamalala, Abuela Lina, Lina Isabela y Mirlay.

AGRADECIMIENTOS.

Siento muchísima alegría al poder expresar mi mayor gratitud a todas aquellas personas que de una u otra forma me han brindado su estímulo, su apoyo y su valioso tiempo a lo largo de la realización de esta tesis doctoral. De todos ustedes aprendí que la amistad es lo más valioso con que una persona puede contar en su vida para conquistar una meta.

A **Guillermo Sarmiento**, mi tutor, mi profesor y gran amigo, de quien he aprendido lo poco que se sabe sobre ecología de sabanas y funcionamiento de los ecosistemas. Realmente sin su presencia y estímulo no hubiese dejado de pensar en el pico y en la pala.

A **Eulogio Chacón-Moreno**, mi compañero de equipo y hermano, porque junto a Guillermo formamos un verdadero equipo de trabajo, donde salieron las mejores ideas de este trabajo. Gracias por esas buenas conversas y apoyo.

A **Lina Sarmiento** (mi querida Chaquita y mi gran amiga), por todo el apoyo y seguimiento del trabajo con sugerencias, comentarios, observaciones, vino, espaguetis y amistad.

A los directores del Jardín Botánico de la UNELLEZ, Lic. **Cecilia Gómez** y Dr. **Eliseo Castellanos**, por su valiosa colaboración dada para la realización del trabajo de campo. Y al Ing. **Freddy Páez** (sub director), quien siempre apoyó el proyecto con gran entusiasmo.

A los obreros del Jardín Botánico: **Luís Vivas, Bartolo Navas, José Monagas, José Luis Rodríguez, Juan Pineda, Alejo Enríquez, Tovar Guillén, Manuel Martínez y Doris**. Y muy especialmente a **Edibanio Guerrero, Luis Pineda** y al TSU. **Jesús Pérez**. Puedo decir sin miedo a equivocarme que son ahora mis amigos y que sin su tiempo y fuerza este trabajo no hubiera sido posible. Mil gracias muchachos.

A mi principal colaborador en campo **Juan Pedro Diotaiuti** (el cuentacuentos), sin tu gran dedicación, energía y capacidad para coordinar, mi trabajo de campo hubiera sido más duro de lo que fue.

A **Carlos García, Luis Nieto y David Dugarte**, por su ayuda ocasional en la toma de datos en el campo. Gracias por su buena compañía.

A los grandes lavadores de raíces (estudiantes todos de la Lic. en Biología): **Roberto Casado, Eric Moncada, Fresnel y Yoly Jaurigui**. Fueron muchos los kilos de tierras que nos unieron por varios meses de trabajo. A Doria Cruz por coordinar el trabajo de laboratorio. A **Zulia Mendez y Richard** ¿?, por haberme ayudado en la preparación y análisis de muchas muestras. A todos, Mil gracias por su paciente, valiosa ayuda y por enseñarme a dominar mi mal humor.

Al personal de la **Estación Meteorológica Barinas-Aeropuerto** que día a día toman la valiosa información climática.

A los Drs. **Danilo López, Ismael Hernández y Ciro Dávila**, por ser jurados de este trabajo, por prestarme su tiempo profesional, por sus comentarios y buenas críticas.

A los Drs. **S. Sinha y Elizabeth Torres**, y muy especialmente al Ing. **Víctor Márquez** por su oportuna ayuda en el procesamiento estadístico de la información.

A **Leonardo Ruiz**, porque le dio magia a la presentación de la defensa de tesis.

A todos los **Profesores, Técnicos y Secretarías del ICAE** por su constante estímulo y buena presión para la realización de este trabajo. Creo que el compañerismo que reina en sus laboratorios hacen de la vida laboral muy placentera.

A la Dras. **Maximina Monasterio y Michele Ataroff**, porque siempre han creído en mí y he contando con su apoyo a lo largo de mi carrera académica.

Al **CONICIT**, especialmente al Departamento de Recursos Humanos y al **CDCHT-ULA (Proyecto CT -11-90-01)** por su ayuda en el financiamiento del trabajo.

A la Familia **González Castañeda (Telmo, Tibisay y Manuela)** por el calor de hogar y apoyo incondicional que siempre me brindaron en mis días barinenses.

A **Julia Smith** (mi gran amiga) que en el momento personal mal difícil en la elaboración de este trabajo conté con su amistad y comprensión.

A **María Rosa Pérez** por nuestras largas conversas sobre la vida, por escuchar y emocionarse con las ideas de este trabajo, por ser mi mejor pañito de lágrimas.

A mis amigos del "**Clan La Salle**", amigos de toda la vida (desde la niñez y para siempre). Y muy especialmente a **Pedro Barrera y Carolina Hernández**, porque además de ser mis compadres, fueron los críticos más severos de mi apatía profesional con el verdadero amor de la amistad.

A mis padres, **Mamalala y Papá Jairo** y a **mis Hermanos** quienes me prestaron su apoyo incondicional y siempre creyeron en que algún día terminaría.

A mis panas y sobrinas del "**BUCARAL**", ya que pudimos hacer realidad un hermoso proyecto de vida y no solo construimos unas casas sino una amplia familia.

A mis suegros, **Miguel Angel Herrera y Mireya Colmenares**, por su estímulo y apoyo incondicional, porque no importa la razón de mi demora, siempre creyeron que tarde o temprano yo cumpliría con mi palabra de conquistar este título, que también es parte de vuestro sueño.

A la familia **Ortiz Acevedo (Segundo, Ivon, Daniel, Alejandro, Mónica, Maribel, María Gracia, Edwin, Andrea, Avril, Constanza y María Daniela)** porque desde el primer momento me abrieron las puertas de su hogar y de sus corazones. Porque siempre me han protegido y considerado como uno más de la familia. A mi Gorda, gracias por sus oraciones, llamadas de cariño y comoditas ricas. A Mónica, gracias por los ricos pasapalos del brindis.

A mi hija, **Lina Isabela** por su alegría, sus abrazos y te quiero, por enseñarme que el amor existe desde el primer instante que abro los ojos cada mañana.

y por último, pero en realidad debería ser la primera, A **Mirlay Herrera**, mi esposa y mi Ángel, sin tu presión constante, sin tu apoyo incondicional, sin ese pollo a la mostaza, sin esa hermosa casa, jardín y hogar, es decir sin tu amor este sueño de superación no sería realidad... mil gracias por amarme tanto.

Bdigital.ula.ve

C.C.Reconocimiento

INDICE

Resumen	i
Capítulo I. Las Pasturas Tropicales: su Problemática Ecológica.	1
1.1. Introducción.	1
1.2. Planteamiento del Problema: Algunas Hipótesis.	7
Capítulo II: Metodología.	15
2.1 Área de estudio: El Jardín Botánico de la UNELLEZ.	15
2.2 <i>Panicum maximum</i> : una gramínea africana.	18
2.3 Diseño experimental.	19
2.3.1 Parcelas y unidades de muestreo.	19
2.3.2 Siembra y establecimiento de los individuos	21
2.3.3 Tratamientos experimentales y muestreos.	23
2.3.4. Compartimentalización de la fitomasa.	24
2.3.5 Estimación de la FT total: el megamuestreo.	27
2.3.6. Control de la humedad del suelo	27
2.4 Cálculo de las tasas de crecimiento y producción.	27
2.5 Determinación del carbono en material vegetal.	29
2.6 Determinación del nitrógeno en el subsistema planta.	29
2.6.1 Concentración de N en la fitomasa	29
2.6.2 Medición del almacenamiento de nitrógeno en la fitomasa.	30
2.6.3 Tasas netas de absorción de nitrógeno.	30
2.6.4 Calculo de la productividad, tiempo medio de permanencia y eficiencia del uso del nitrógeno	34
2.7 Determinación de carbono y nitrógeno en el subsistema suelo.	35
2.7.1 Nitrógeno mineral.	35
2.7.2 Nitrógeno en la biomasa microbiana.	36
2.7.3 Nitrógeno y carbono total del suelo.	36
2.8 Análisis estadísticos	37
Capítulo III: Dinámica de la Fitomasa Aérea.	39
3.1 El comportamiento de las plantas sin corte.	39
3.2 El comportamiento de las plantas con corte.	46
Capítulo IV: Dinámica de la Fitomasa Subterránea (FS) y su Extrapolación.	52
4.1 La fitomasa subterránea en los tratamientos sin corte	52
4.2 La fitomasa subterránea en los tratamientos con corte.	56
4.3 Algunos problemas de estimación de la fitomasa radical	57
4.3.1 Estimación de la biomasa de raíces por extrapolación directa	57
4.3.2 Cálculo de la fitomasa de raíces mediante el muestreo horizontal de un metro cuadrado.	59
4.3.3 La distribución vertical de la biomasa radical.	62

Capítulo V: Dinámica de la Fitomasa Total (FT).	64
5.1 Dinámica de la fitomasa total considerando la fitomasa subterránea en la unidad de muestreo central.	64
5.1.1 Tratamientos control.	64
5.1.2 Tratamientos con corte.	66
5.2 Dinámica de la fitomasa total considerando la distribución horizontal de la fitomasa radical.	69
5.2.1 Tratamientos control	69
5.2.2 Dinámica de la fitomasa total en los tratamientos con corte	71
5.3 Relación entre la fitomasa aérea y la subterránea.	73
5.4 Otras relaciones entre los compartimientos de la fitomasa.	76
5.4.1 Relación entre la fitomasa foliar (FF) y de raíces (FRa)	76
5.4.2 Relación entre la biomasa foliar y de sostén	77
5.4.3 Relación entre la biomasa reproductiva y vástagos.	79
5.5 Efectos del corte sobre la dinámica de distribución de la FT	79
5.6 Efectos de la fertilización sobre la dinámica de distribución de FT	81
5.7 Dinámica de las tasas de crecimiento absoluto (G) y relativo (R).	84
5.8 Dinámica de la producción (P).	88
5.9 Índice de área foliar (IAF) y peso foliar específico (PFE).	90
5.10 Tasa de asimilación neta (TAN)	92
Capítulo VI: Dinámica de la acumulación de nitrógeno en el subsistema planta	96
6.1 Concentración de Nitrógeno (N).	96
6.2 Acumulación de nitrógeno en la fitomasa (gN/m ²).	106
6.2.1 Porcentajes de la acumulación de nitrógeno	116
6.3 Dinámica de las tasas de acumulación del nitrógeno	118
6.4 Efecto corte	122
6.4.1 Efecto sobre las concentraciones de nitrógeno	
6.4.2 Efecto sobre las cantidades acumuladas de nitrógeno.	122
6.5 Efecto fertilización	124
6.5.1 Efecto sobre las concentraciones de nitrógeno	124
6.5.2 Efecto sobre las cantidades acumuladas de nitrógeno.	126
6.6 Movilización del nitrógeno entre los compartimientos de la planta: Dinámica de la absorción del nitrógeno.	127
6.7. Productividad (PN), tiempo medio de permanencia (TMP) y Eficiencia de uso del nitrógeno (EUN) en la planta.	134
6.8. La relación Carbono-Nitrógeno (C/N) en el subsistema planta.	137
6.8.1. El contenido de carbono (%) en el subsistema planta.	137
6.8.2. La relación C/N en el subsistema planta.	139
Capítulo VII. El Subsistema Suelo: Dinámica del Nitrógeno Mineral y la Biomasa Microbiana.	143
7.1. Dinámica del Nitrógeno Minera	143
7.1.1. El Nitrógeno mineral en los Tratamientos Control (sin corte) Con y Sin Fertilizante	144
7.1.2. El Nitrógeno mineral en los Tratamientos C/SF y C/F	146

7.1.3. El Comportamiento del Nitrógeno mineral en el Suelo Desnudo (sin Planta) Sin y Con Aplicación de Fertilizante (Suelo/sf Vs Suelo/f).	149
7.1.4. Comparación del Nitrógeno mineral en Todos los Tratamientos con P. maximum y Suelo Desnudo	149
7.1.5. El Nitrógeno Mineral y el Crecimiento de la Pastura.	153
7.2. Dinámica del Nitrógeno en la Biomasa Microbiana	155
7.3. Balance del nitrógeno en el subsistema suelo	156
Capítulo VIII. Discusión General	159
8.1 Asimilación y distribución del carbono en la planta	159
8.1.1 Acumulación de biomasa y producción total	159
8.1.1.1 Efecto de la fertilización sobre la acumulación de biomasa y la producción total	161
8.1.1.2 Efecto del corte sobre la acumulación de biomasa y la producción total	164
8.1.1.3 El efecto del fertilizante sobre los individuos cortados	167
8.1.2 Tasas netas de acumulación de biomasa aérea	169
8.1.3 Distribución de la biomasa	174
8.2 Sobre la economía del nitrógeno	175
8.2.1 Concentraciones y acumulación neta	175
8.2.2 Tasas de acumulación	178
8.2.3 El comportamiento en el subsistema planta: traslocación, perdidas y eficiencia de uso del nitrógeno	180
8.2.4 Eficiencia de uso del nitrógeno	182
8.2.5 El comportamiento del sistema planta-suelo	184
8.2.5.1 Nitrógeno en suelo y tasas de absorción	185
8.2.5.2 Nitrógeno en la biomasa microbiana, inmovilización	186
8.3 Consecuencias del manejo	187
Capítulo IX. Conclusiones Generales	194
9.1 Problemas encontrados, perspectivas y preguntas	199
Capítulo X. Bibliografía	203
Apéndices	215

Resumen

Las pasturas implantadas constituyen sin duda el agroecosistema que está sustituyendo en mayor extensión a la sabana estacional, tanto en los Llanos Occidentales de Venezuela como en todas las regiones de sabana tropical en América. En este trabajo presentamos para una gramínea tropical ampliamente utilizada como pastura (*Panicum maximum*), una visión integral de su dinámica de crecimiento y producción total (aéreo y subterráneo), bajo tratamientos experimentales que equivalen a la utilización de herramientas blandas de manejo (pastoreo simulado o corte y fertilización química moderada). Analizamos asimismo la dinámica de acumulación y alocaión del nitrógeno, realizando un balance del nutriente que nos permitió entender la economía nutricional de la pastura, con el objetivo último de lograr un sistema de producción sostenible en los suelos ácidos y oligotróficos de los Llanos venezolanos.

En el Jardín Botánico de la UNELLEZ-Barinas se siguieron dos ciclos de crecimiento de *Panicum maximum*, sembrados en "materos abiertos" a una densidad de una planta por m² y con un período de establecimiento de dos meses. Se diseñaron cuatro tratamientos: con corte (C) y sin corte (SC) combinados con y sin fertilización (F): SC/SF, SC/F, C/SF y C/F. Los individuos de cada tratamiento y fecha de muestreo fueron escogidos al azar. Los muestreos se realizaron a los 0, 5, 10, 15, 30, 45 y 60 días de haber ejecutado un único corte a 5 cm de altura y de aplicar fertilizante (150 N, 50 P y 100 K, Kg/ha), a la mitad de las macollas de cada parcela. Se midió la humedad del suelo con una sonda de neutrones y cada vez que fue necesario se regó para mantener las plantas sin limitaciones hídricas que afectaran su crecimiento.

En cada muestreo se cosechó por separado la fitomasa total de 4 plantas, separándola en 7 compartimientos morfofuncionales aéreos (hojas, tallos, estructuras reproductivas y necromasa en pie, además de la biomasa, necromasa y resto de corona) y 3 compartimientos subterráneos (biomasa y necromasa de

rizomas mas fitomasa de raíces). La fitomasa subterránea fue medida debajo de las macollas, en un volumen cilíndrico de suelo de 14137 cm³. Por otra parte determinamos la distribución horizontal (m²) y vertical (m³) de la fitomasa subterránea de 3 individuos por tratamiento, al final de cada ciclo.

Este diseño experimental nos permitió seguir los patrones de asignación de biomasa y necromasa en los 4 tratamientos por 60 días, la acumulación de nitrógeno, y también calcular la producción, la tasa de asimilación neta expresada en función del área, del peso foliar y del peso foliar específico, así como la tasa de traslocación neta en función del PFE. Además evaluamos diferentes relaciones, como: fitomasa *aérea*/ subterránea (FAIFS), fitomasa foliar/ de raíces, biomasa *foliar*/ de sostén y biomasa reproductiva/ vástagos. También analizamos el efecto del corte y la fertilización sobre la dinámica de distribución de la fitomasa total y del nitrógeno. Discutimos asimismo la problemática de la estimación de la fitomasa subterránea por diferentes métodos. Por último, seguimos la dinámica del nitrógeno en el subsistema suelo, con la planta y en suelo desnudo, considerando las principales transferencias o procesos entre sus tres compartimientos: nitrógeno mineral, biomasa microbiana y MOS.

Los resultados muestran que en los tratamientos sin corte las plantas alcanzaron mayor fitomasa y producción total (aérea como subterránea). Sin embargo, la mayor asignación de asimilados se dirigió a las estructuras de sostén, lo cual conduce a una menor calidad forrajera. En cambio, el corte y la fertilización moderada favorecen una mayor producción de hojas. Quedó asimismo evidenciado como el corte de gran parte de la biomasa aérea induce un proceso de autopoda de raíces, así como mecanismos de fotosíntesis y absorción compensatoria, que reestablecen en corto tiempo el equilibrio entre los componentes aéreos y subterráneos.

Hemos resaltado la importancia de estimar adecuadamente la fitomasa radical

para analizar correctamente los patrones de partición de la biomasa y sus diferentes relaciones, así como las tasas de crecimiento. El método mas adecuado ha sido extrapolar mediante la distribución horizontal en 1 m², lo que permite obtener una relación FAIFS mucho mayor de 1 (de 4 para los tratamientos sin corte y de 2 para los tratamientos con corte), destacando igualmente que los tallos y luego las raíces son los dos compartimientos de mayor asignación de asimilados (alrededor del 60% de la fitomasa total en los tratamientos sin corte y 54% en los tratamientos con corte).

De las dos herramientas utilizadas, el corte disminuye la producción de biomasa y la fertilización la favorece. No obstante, al nivel de tasas de crecimiento absoluto observamos que *P. maximum* tiene una alta capacidad de recuperación frente al disturbio, ya que solo en 45 días las plantas cortadas presentan similares valores que las plantas intactas.

En cuanto al balance del nitrógeno, observamos que las plantas no cortadas acumulan mucho más nitrógeno que las plantas sin cortar, y que la fertilización acentúa significativamente estas diferencias. Notamos también como el corte induce un proceso de des-subterranización del nitrógeno, incrementando la traslocación en el sentido biomasa subterránea-aérea, aumenta la descomposición de la MOS nativa y lábil, así como acelera la tasa de reciclado del nitrógeno al nivel de la pastura. Además de romper el reciclado interno del nitrógeno en el subsistema planta. La fertilización en cambio, además de inducir un mejor estado nutricional dentro y fuera de la planta, favorece la asimilación, producción y acumulación del nitrógeno, modera la des-subterranización y disminuye la eficiencia en el uso del nitrógeno.

Por ultimo, podemos concluir que el agroecosistema pastura en suelos ácidos tropicales no son sistemas que puedan alcanzar un estado de equilibrio estable, y por ende no son sistemas sustentables en corto tiempo.

Capítulo I. Las Pasturas Tropicales: su Problemática Ecológica.

1.1. Introducción.

Las pasturas no sólo constituyen el ecosistema de origen antrópico que mayor superficie ocupa sino también el que presenta las mayores tasas de incremento anual en el trópico latinoamericano. En efecto, una alta proporción de las áreas de selvas húmedas tropicales deforestadas con uno u otro objetivo inmediato, han terminado convertidas en pasturas, para el establecimiento de ganadería de carne o en menor grado de leche (Sarmiento 2000, Mylers 1983, Lugo and Brown 1982, Fearnside 1993, Tudela 1989, Toledo 1990, Guevara 1993, Burgess 1993, Saxena y Nautiyal 1997, Romero y Monasterio 1996). El mismo fenómeno de sustitución acelerada de los ecosistemas originales está sucediendo en las sabanas tropicales no inundables, tanto en los llanos venezolanos y colombianos como en el cerrado brasileño (Sarmiento 2000, Catalan 1993, Guzmán y Vera 1991, Saez 1991, Zimmer y Euclides 1997, White *et al.* 2000). Por su parte los bosques decíduos han sido convertidos casi en su totalidad en pasturas, siendo mucho menor el área deforestada dedicada a cultivos (Sarmiento 2000, Janzen 1988, Murphy y Lugo 1986, Ellingson *et al.* 2000, Masera *et al.* 1997, Maass 1995, Kauffman *et al.* 2003, Brown y Lugo 1994). Debido a estas altas tasas de transformación de los diferentes ecosistemas originales en pasturas, es que actualmente la gran mayoría del ganado vacuno en el neotrópico se mantiene en pasturas implantadas, de manera que el crecimiento del rebaño vacuno ha seguido estrechamente al de la superficie bajo pasturas secundarias (White *et al.* 2000, Zimmer y Euclides 1997).

Por regla general las pasturas tropicales implantadas para explotación intensiva o semi-intensiva son comunidades monoespecíficas (sin considerar las malezas por

supuesto), en las que se introducen alguna entre unas pocas especies de gramíneas, todas ellas exóticas. Muy lentamente comienzan a utilizarse asociaciones de pastos y leguminosas (Spain y Gualdrón 1991, Thomas *et al.* 1987, 1990, Cantarutti y Boddey 1997). Entre las especies de gramíneas que han sido más utilizadas podemos mencionar *Panicum maximum*, *Hyparrhenia rufa*, *Melinis minutiflora*, *Andropogon gayanus*, *Digitaria decumbens*, *Pennisetum purpureum*, *Echinochloa polystachya* así como varias especies de los géneros *Cynodon* (*C. plectostachys*, *C. nlemfuensis*, *C. dactylon*) y *Brachiaria* (*B. arrecta* sinónimo de *B. radicans*, *B. brizantha*, *B. decumbens*, *B. dictyoneura*, *B. distachya*, *B. fasciculata*, *B. humidicola*, *B. mutica*, *B. plantaginea*, *B. reptans*, *B. ruziziensis*, *B. subquadrifida* sinónimo de *B. miliiformis*) (Bogdan 1977, Miles *et al.* 1996, Checa 1978).

El conocimiento de los aspectos productivos y de crecimiento de las gramíneas forrajeras introducidas en los llanos venezolanos tiene importancia tanto desde un punto de vista científico como práctico. Los llanos, a pesar de sus limitaciones ambientales, bien sea climáticas, derivadas de la prolongada estación seca, como edáficos, por sus suelos distróficos, son uno de los centros ganaderos importantes en Venezuela (Cochrane *et al.* 1983, Vera y Seré 1985, Sarmiento 2000). Por ello es urgente promover y tecnificar estas actividades productivas para resolver los diferentes problemas que conducen a una baja producción primaria y secundaria.

Uno de los principales problemas prácticos que enfrentan los ganaderos con estos agroecosistemas implantados en toda América tropical, es su rápida degradación cuando no se observan cuidadosamente condiciones de manejo de la pastura y la carga animal a la cual son sometidas. Sin embargo, aun no se tiene muy claro cuales son los factores que conducen a esta degradación productiva y al eventual abandono de las mismas, al cabo de unos pocos años de uso (Spain y Gualdrón 1991, Toledo y Morales 1979, Serrao *et al.* 1979, McNaughton 1993, White *et al.* 2000). La investigación agronómica, sobre condiciones de implantación y capacidad de carga no ha conseguido resolver estos problemas de degradación,

muchos de los cuales son esencialmente de índole ecológica, relacionados con los factores ambientales limitantes y con la respuesta de las gramíneas a diferentes regímenes e intensidades de defoliación. (Sarmiento 1996, Chacón-Moreno y Sarmiento 1995, Zimmer y Euclides 1997)

A pesar de que las pasturas antrópicas reemplazan a ecosistemas característicos del trópico húmedo, como bosques, selvas y sabanas, la disponibilidad de agua en el suelo generalmente constituye uno de los principales factores limitantes para su productividad y su mantenimiento. Esto es aun más válido cuando hablamos de climas de sabana con una prolongada estación seca, que limita severamente el crecimiento de las gramíneas (Acevedo y Sarmiento 1990, Sarmiento y Acevedo 1991, Sarmiento 1984^a).

Aunado a éste estrés hídrico se encuentra el estrés nutricional, consecuencia de la baja disponibilidad de nutrientes debido al carácter oligotrófico de los suelos tropicales y que conduce a una precaria economía de nutrientes (Alvim e Araujo 1952, Sarmiento y Acevedo 1993, Sarmiento 1984^b, Hétier *et al.* 1989). Las pasturas, como los ecosistemas originales a los que éstas han reemplazado, pueden establecerse sobre suelos de cualquier grado de evolución pedogenética, desde entisoles hasta oxisoles (Adamoli *et al.* 1986, Goedert 1986), aunque en líneas generales, en ambientes de sabana ocupan suelos con intermedio a avanzado grado de evolución pedogenética (alfisoles, ultisoles y oxisoles), con predominancia de arcillas kándicas, horizontes de acumulación bien desarrollados (principalmente: argílicos y óxicos); contenidos de materia orgánica inferiores al 1 %, acentuada acidez, baja capacidad de intercambio catiónico y muy bajas tasas de saturación de bases, muy pobres contenidos en cationes intercambiables como calcio y potasio, máxima pobreza en fósforo asimilable y altos tenores de aluminio cambiante (Mayorca *et al.* 1974, Malagón 1977, Ratter *et al.* 1977).

Tomando como criterio de fertilidad la suma de bases cambiables (S), (Sarmiento 1990), en el trópico húmedo de baja altitud predominan los suelos distróficos (S

entre 1 y 5 meq / 100 g suelo), que en los casos mas extremos llegan a ser suelos hiperdistróficos (< 1 meq / 100 g suelo), como buena parte de los ultisoles y oxisoles. Los alfisoles tienen menor probabilidad de poseer niveles de bases propios de los suelos distróficos e hiperdistróficos, razón que los hace más aptos para fines productivos.

Las limitaciones impuestas por la baja disponibilidad de nutrientes para la nutrición vegetal pueden ser superadas combinando varias herramientas blandas de manejo que aumentan la calidad y producción de las pasturas mejoradas, tales como la aplicación de pequeñas dosis de fertilizantes que compensen las pérdidas por consumo o cosecha, el encalado para disminuir la acidez, así como la asociación con leguminosas (Wilkinson y Lowrey 1973, Sánchez y Salinas 1981, Rao *et al.* 1996, Fisher *et al.* 1996, Goedert 1986, Bertola y Boddey 1997, Heitschmidt y Walker 1997, Thomas *et al.* 1990, CIAT 1983, Sánchez y Tergas 1979). Este conjunto de prácticas mejora el status nutritivo del suelo a través de una aceleración del ciclado de nutrientes y la minimización de las pérdidas, lo que conduce a un aumento gradual del reservorio de nutrientes disponible, del contenido de carbono orgánico en el suelo (Fisher *et al.* 1996) y por ende de la producción primaria (Spain y Cout01989, Thomas *et al.* 1990).

Aunque existe una voluminosa literatura agronómica sobre las respuestas de las gramíneas forrajeras al pastoreo y a la fertilización, expresada en términos: de producción aérea, así como sobre la temática del establecimiento y renovación de pasturas (Toledo *et al.* 1987, Grof y Thomas 1989, Moreno *et al.* 1983, Lascano y Spain 1991, Sánchez y Tergas 1979, CIAT 1992, Arriaga 1983), los procesos que desencadena la defoliación periódica y que permiten la sobrevivencia de la planta no han sido aun totalmente establecidos. La herbivoría desencadena una serie de cambios a diferentes escalas de tiempo: evolutiva (Karban y Myers 1989), ecológica (Pianka 1982, McNaughton 1979,1983^{a,b}) y ontogénica (McNaughton 1983^b). Los efectos de la herbivoría (con especial énfasis en el pastoreo) durante el ciclo de vida de las gramíneas a una escala ontogénica van a depender de la

especie que esta siendo consumida, además de la intensidad del consumo y de la historia evolutiva plantaungulado. El principal efecto del pastoreo es la eliminación o consumo de alguna parte de la biomasa aérea; biomasa fundamental para su crecimiento, reproducción o supervivencia. Este consumo altera la morfología y fisiología de los individuos afectados (Coughenour 1985), e implica cambios en la relación biomasa aérea/subterránea, tasas de asimilación y de distribución de los asimilados, tasas de crecimiento y en el esfuerzo reproductivo, entre otros.

Muchos de estos cambios en el proceso productivo de las gramíneas se relacionan directamente con las hipótesis del crecimiento compensatorio (McNaughton 1979, 1983^{a,b}). Este crecimiento de las plantas defoliadas ha sido reportado para *Panicum maximum* (Chacón-Moreno 1992), así como en *Leptocoriphium lanatum*, gramínea nativa en la que el corte estimuló el crecimiento bajo competencia con otras gramíneas (Raventós 1991). Sin embargo, el concepto de crecimiento compensatorio si bien ha sido invocado en numerosas situaciones tanto con gramíneas nativas como en pastos cultivados, ha recibido críticas debido a que los cambios en los mecanismos fisiológicos no solo son respuestas de las plantas al pastoreo, sino que igualmente pueden ser el resultado de la adaptación de las plantas a determinadas condiciones ambientales (Belsky 1986, Medina comunicación personal).

La dinámica de crecimiento tiene indudables componentes temporales en cuanto depende de la edad y del estado de desarrollo de la planta (patrón fenológico), así como componentes espaciales relacionados con la distribución de los asimilados (en términos de partición del carbono acumulado en órganos de reserva y de los nuevos fotosintetatos) entre las diferentes estructuras de la gramínea. La asignación de estos recursos parece ser un excelente indicador de la organización estructural y de los ritmos de funcionamiento; es decir, la modalidad de distribución de los nutrientes y la energía después de la defoliación resumen las estrategias adaptativas y evolutivas de las gramíneas frente a la herbivoría (Hunt 1982, Evans 1972, Monasterio y Sarmiento 1976, Sarmiento 1984b, Montilla

1981). Este tema ha sido considerado extensamente en la literatura ecológica, fisiológica y agronómica y según Hunt (1982) se habían publicado hasta esa fecha mas de 60.000 artículos. Sin embargo, la temática tiene algunos aspectos no dilucidados debido a las limitaciones metodológicas (Walker y Menaut 1988) y dista mucho de haber sido totalmente aclarado (Scholes *et al.* 1997). Por ejemplo, ni siquiera para una de las gramínea más estudiadas: *Lolium perenne*, se conoce satisfactoriamente la partición de recursos entre los distintos compartimientos de la fitomasa cuando las plantas son sometidas a tratamientos de corte, pastoreo y fertilización química y/o orgánica (Hunt 1975, Lorenz 1977, Curll y Wilkins 1985).

El patrón de crecimiento de una planta, con o sin corte, no solo puede ser evaluado a través del análisis de las tasas de crecimiento absolutas y relativas (incrementos de masa por unidad de tiempo o en función de la biomasa preexistente), o de las tasas netas de asimilación (Hunt 1982), sino también mediante el análisis de las relaciones entre los distintos compartimientos estructurales: hojas, culmos, aparato reproductivo, vástagos laterales, y de sus cambios como consecuencia de la defoliación, o de compartimientos funcionales, como: biomasa cosechada, corona, necromasa, etc. (Hunt y Nicholls 1986, Grime 1979), o de relaciones entre compartimientos, como: fitomasa o biomasa aérea/ subterránea, hojas/tallos, hojas/raíces, entre otras. Estas relaciones nos expresan de una manera dinámica como la organización estructural y funcional se ajusta a los diversos efectos derivados de la magnitud y/o intensidad de algún tipo de estrés y/o disturbio (Throughton 1977).

Como contrapartida del seguimiento de los flujos de carbono entre los distintos compartimientos de este agroecosistema forrajero, nos propusimos cuantificar los flujos de nitrógeno tanto entre el suelo y la gramínea, como la movilización interna entre diferentes estructuras, ya sea bajo condiciones de no-utilización, o analizando los cambios inducidos por el corte y la fertilización nitrogenada. El contenido de nitrógeno foliar es por un lado, uno de los mejores indicadores de las tasas potenciales de asimilación fotosintética (Field y Mooney 1986, Anten *et al.*

1998, Bowman 1991), pero también el seguimiento de sus cambios temporales y su distribución entre las diferentes estructuras vegetales nos permiten evaluar los mecanismos internos mediante los que la planta logra sobreponerse rápidamente al drástico disturbio inducido por la defoliación. Por otro lado, las concentraciones de nitrógeno son un excelente indicador del valor nutritivo de la oferta forrajera y en este sentido nos permiten juzgar los cambios cualitativos inducidos por los tratamientos experimentales.

1.2. Planteamiento del Problema: Algunas Hipótesis.

Este estudio se basó en primer lugar en los resultados obtenidos en diferentes estudios previos realizados en el Jardín Botánico de la UNELLEZ, en Barinas, por investigadores y tesisistas del ICAE (Chacón Moreno 1989, 1992, Chacón-Moreno y Sarmiento 1995, Chacón-Moreno *et al.* 1995, Hetier *et al.* 1989, Raventós 1991, Gallardo de Maldonado 1991, Acevedo y Sarmiento 1990, Sarmiento y Acevedo 1991). También fue importante la experiencia e información adquirida al participar en la realización de los proyectos "Producción vegetal y fertilidad del suelo en una sabana estacional de los llanos occidentales bajo diferentes condiciones de manejo", financiado por CONICIT y "Respuestas de una sabana natural y de sus especies dominantes a cambios en la oferta de nutrientes en el suelo", financiado por el CDCHT de la ULA, ambos coordinados por el Dr. Guillermo Sarmiento. Estos trabajos anteriores nos permitieron conocer tanto el comportamiento de la sabana estacional original de esta región como de algunos de sus sistemas de reemplazo, en particular cultivos anuales como el maíz y pasturas permanentes. Igualmente, se comenzó a definir la problemática en torno al crecimiento de *Panicum maximum* en estos suelos de sabana, así como de su comportamiento frente al corte periódico, bajo la óptica de un enfoque ecosistémico de la dinámica del crecimiento aéreo y la producción primaria, a través de la evaluación de los procesos y flujos de transferencia de agua, nutrientes y energía entre los distintos compartimientos de la sabana natural y de las pasturas perennes, sea de *Panicum maximum* o de *Digitaria decumbens*.

Algunas de las preguntas surgidas de este conocimiento previo y de la revisión de la literatura, se relacionan en primer lugar con la efectividad de utilizar herramientas "blandas" de manejo (bajas dosis de fertilización NPK y pastoreo simulado o corte), para aumentar la producción primaria neta de las gramíneas forrajeras así como su calidad nutritiva. En particular nos propusimos analizar cuales son los posibles mecanismos que mantienen altos niveles eje producción aérea en pasturas tropicales en comparación con la sabana natural sobre el mismo tipo de suelo y bajo similares condiciones climáticas.

Pretendemos analizar asimismo el papel de la fitomasa subterránea en el mantenimiento de la producción primaria neta de las pasturas, centrando nuestra atención en este compartimiento tan importante del subsistema planta. Por otra parte nos propusimos determinar como modifican el corte y la fertilización el ciclaje de nutrientes del agroecosistema, particularmente la acumulación y las transferencias de nitrógeno, y por ende la dinámica de producción de las pasturas perennes sobre alfisoles de sabana estacional. Es decir, planteamos una metodología que nos permitiese cuantificar la influencia de estos tratamientos, a través de un seguimiento de los cambios temporales en la partición de la biomasa, evaluados entre otras formas por las relaciones del tipo: biomasa aérea/subterránea.

Para abordar esta nueva problemática y contribuir a dar respuesta a las preguntas anteriores, nos propusimos aprehender la dinámica del crecimiento y la producción primaria bajo un diseño experimental que nos permitiera por una parte aislar los efectos de los limitantes ambientales: agua y nutrientes, y por otra parte pusiera mayor énfasis en el comportamiento de la fitomasa subterránea, hasta este momento muy poco evaluada en los trabajos previos. Por consiguiente, el sistema experimental escogido fue una pastura perenne monoespecífica (como la simplificación máxima de diversidad de la sabana natural), bajo alta disponibilidad de agua en el suelo, implantada sobre un suelo relativamente pobre de sabana

estacional, sometido a una defoliación fuerte que simulara un pastoreo intensivo, midiendo un conjunto de variables relacionadas con la acumulación y distribución en el ecosistema del carbono (biomasa) y del nitrógeno. En consecuencia, nos hicimos la siguiente pregunta general:

¿Cuáles son los efectos sobre el crecimiento y la producción de una pastura de *Panicum maximum* cuando es sometida a una defoliación por corte, y cuales son los cambios inducidos en la recuperación de la biomasa cuando se elimina el estrés nutricional mediante el uso de fertilizante (NPK)?

Las hipótesis sobre las que se fundamenta este trabajo se encuentran resumidas en la Figura. 1.1, a saber:

- a) Al eliminar la competencia por los recursos (espacio, agua y nutrientes) acabando con la codominancia de las gramíneas que existen en el ecosistema natural y favoreciendo el establecimiento de una especie; se incrementará el crecimiento y la producción de biomasa.
- b) El corte tiene varios efectos directos sobre el ciclado de nutrientes y por ende sobre la dinámica de crecimiento, a dos escalas diferentes de análisis. Al nivel del agroecosistema, representa una pérdida repentina de biomasa aérea y de sus elementos minerales. A su vez, al nivel de los flujos entre los distintos compartimientos de las plantas (escala ontogénica) induce un cese de la translocación de asimilados desde la biomasa aérea (BA) hacia la biomasa subterránea (BS), conduciendo probablemente a una marcada disminución de los exudados radicales y a una inversión del sentido de la translocación de reservas y nutrientes, ahora desde la BS hacia la BA.
- c) Por otra parte, el corte ocasiona un cambio de las condiciones ambientales a las cuales queda expuesta la BA remanente (corona), aumentando la radiación incidente sobre las nuevas superficies asimilatorias, la temperatura de las mismas y el déficit de presión de vapor (DPV). Estas

nuevas condiciones favorecen de inmediato el mecanismo del crecimiento compensatorio, respuesta que se vera favorecida sino existen limitaciones de disponibilidad hídrica y/o nutricional en el suelo. Situación que va a verse reflejada en un aumento de las tasas fotosintéticas y por ende en las tasas de crecimiento de las estructuras aéreas hasta alcanzar una nueva situación de equilibrio entre BA y BS.

- d) En un segundo tiempo (T_2), los individuos cortados a los cuales se le ha eliminado la mayor parte de su BA, no pueden seguir manteniendo su extenso sistema radicular debido al desbalance energético y al cese de la producción aérea. Por tal razón planteamos que el corte de la BA induce de inmediato una marcada reducción de la actividad de la BS acompañada de

Bdigital.ula.ve

C.C.Reconocimiento



senescencia-mortalidad de raíces, conjunto de procesos que denominamos "autopoda" del sistema radical. La "autopoda" tiene como consecuencias, no solo una reducción significativa del consumo de asimilados por la BS (reducción del mantenimiento), sino que favorece una inversión del flujo de asimilados hacia la BA, aumentando la concentración de nutrientes (nitrógeno principalmente) y carbohidratos solubles en las laminas foliares, e incrementando así las tasas de asimilación, crecimiento y producción de la BA lo que conduce a restablecer en un corto plazo el equilibrio preexistente al corte.

- e) Debido al disturbio ocurren respuestas morfofuncionales en el sistema radical que aumentan la eficiencia de absorción de agua y de iones (Smucker 1984) favoreciendo las nuevas demandas requeridas por el crecimiento compensatorio aéreo conducentes al "equilibrio funcional" entre el crecimiento de las partes aéreas y subterráneas de la planta, de manera de compensar los efectos desventajosos del disturbio (Brown and Scott 1984). Al aumento en absorción de iones por unidad de área, longitud o peso de la biomasa radical en un tiempo determinado, lo denominaremos "absorción compensatoria". Es decir que una unidad de raíz absorbe mayor cantidad de agua y nutrientes por unidad de tiempo que la misma unidad de raíz cuando la relación BA/BS está en sus valores normales de equilibrio (Schumacher and Smucker 1981).
- f) El crecimiento compensatorio se ve favorecido en un primer tiempo (T_1) por la translocación de nutrientes y carbohidratos solubles desde la BS, particularmente de los asimilados acumulados en los rizomas (almidón principalmente) y los nutrientes retraslocados desde las raíces finas y de mayor profundidad que son las primeras que comienzan a senescer (Coleman 1976). Ambos compartimientos subterráneos son la primera fuente energética y nutricional para el inicio de la producción de la nueva BA. En un segundo tiempo (T_2), el crecimiento aéreo es promovido por la absorción compensatoria, al reducirse el sistema radical y por ende sus costos de mantenimiento, a la vez que hay una mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo por la mortalidad y descomposición de las raíces finas.
- g) El corte promueve en primer término el crecimiento de nuevas hojas y luego la producción de nuevos vástagos laterales (tillers), Las tasas fotosintéticas y el índice de área foliar específica aumentan rápidamente (Chacón-Moreno 1989), lo que origina un aumento gradual de la relación BA/BS, Una vez

restablecido el nuevo equilibrio entre la BA y la BS, las tasas fotosintéticas vuelven a sus valores normales (cesa el crecimiento compensatorio) y el flujo de asimilados se invierte hacia la BS promoviendo un nuevo crecimiento de raíces y rizomas, La nueva biomasa aérea producida es mucho más rica en nitrógeno, con una disminución significativa del escleromorfismo y un aumento de la palatabilidad por el ganado,

- h) El corte como disturbio (al igual que el fuego) estimula la formación de estructuras reproductivas y la floración, A su vez la fertilización, al mejorar el estado nutricional de los individuos, debe favorecer un mayor esfuerzo reproductivo, alargando a también el período de floración,
- i) Por último, esperamos que las tasas de crecimiento así como la producción de la BA sean mayor en los individuos fertilizados y que el fertilizante tenga un efecto inhibitorio sobre el crecimiento del sistema radical.

En síntesis, el objetivo general de este trabajo es determinar el efecto de la defoliación a través del corte y de la fertilización, así como de las interacciones entre ambos tratamientos, en la regulación de la dinámica del crecimiento aéreo y subterráneo, en la acumulación y re-movilización del nitrógeno en la planta, y en la producción y calidad forrajera de *Panicum maximum*, como un caso de estudio de pastura tropical sobre suelos de sabanas.

Acorde con este objetivo general, algunos objetivos específicos son:

- a) Cuantificar la dinámica de crecimiento y producción de la fitomasa aérea (FA) y subterránea (FS) bajo diferentes tratamientos de corte y fertilización.
- b) Evaluar la dinámica de los diferentes compartimientos tanto aéreos como subterráneos bajo un dispositivo de muestreo intensivo durante el periodo de crecimiento y restablecimiento de la biomasa aérea.

- c) Estudiar la distribución horizontal y vertical del sistema radicular y su utilización como estimador de la FS (g/m^2).
- d) Analizar los efectos del corte y la fertilización sobre la dinámica de relaciones morfofuncionales como: FA/FS, Hojas/Raíces, entre otras.
- e) Evaluar las tasas de crecimiento absoluto y de asimilación neta en función del área foliar, peso foliar, y peso foliar específico.
- f) Determinar las modalidades y tasas de acumulación y transferencia de nitrógeno entre los diferentes compartimientos de la planta.
- g) Seguir la evolución de la relación C/N en los diferentes órganos de la planta, en cada uno de los cuatro tratamientos.
- h) Intentar relacionar el comportamiento de *Panicum maximum* con la disponibilidad de nitrógeno mineral en el suelo y con la biomasa microbiana como estimador de las tasas de mineralización y ciclado de nutrientes en el sistema planta-suelo.

Capítulo II. Metodología.

2.1 Area de estudio: El Jardín Botánico de la UNELLEZ, una sabana estacional sobre alfisoles desarrollados en depósitos aluviales del Pleistoceno superior.

Las parcelas experimentales de *Panicum maximum* fueron instaladas en el Jardín Botánico de la UNELLEZ (coordenadas 8°38'50" N, 70°15'20" W), en las inmediaciones de la ciudad de Barinas, a unos 4.5 Km (Dirección SE) en línea recta de la estación meteorológica El Aeropuerto y una altitud de 165 msnm.

El sitio de estudio se extiende sobre una terraza Qii del sistema de relieve Barrancas y Barinas (Sarmiento *et al.* 1971; Silva *et al.* 1971). La terraza está constituido por sedimentos aluviales depositados por el río Santo Domingo en las posiciones topográficas altas o ejes de esplayamiento (Zinck y Stagno 1966), hace aproximadamente 40.000 años (Schubert y Vivas 1993).

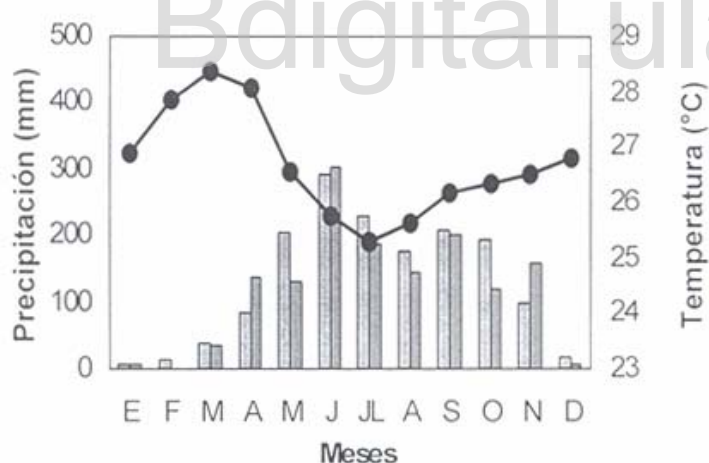


Figura 2.1: Promedios de la precipitación para el periodo de 1989-98 (en barras con líneas horizontales) con su respectiva desviación estandar. Datos de la precipitación (en barras con líneas oblicuas) y temperatura media mensual (en puntos) para el año 1992. Información registrada en la estación meteorológica Aeropuerto. Barinas.

El clima de la zona es marcadamente estacional, con una estación de lluvias de 7 a 8 meses, en donde los eventos de precipitación se concentran entre los meses de abril a octubre, sinendo mayo y junio los meses mas lluviosos. La estación seca abarca 3 meses (diciembre a febrero) donde ocurre apenas el

10% de la precipitación anual. Los meses de marzo y noviembre son considerados meses de transición. En la figura 2.1 se presenta la precipitación mensual para el

año en estudio 1992 y el promedio para un período de 10 años (1989-98) de 1565 ± 273 mm medidos en la estación meteorológica más cercana El Aeropuerto. La temperatura media diaria se mantiene constante durante todo el año ($26,8 \pm 1.2$ °C) con una diferencia entre el mes mas tno y el mes más cálido de $3,1$ °C (Acevedo 1988).

El ecosistema original sobre los suelos bien drenados era la Sabana Tropical Estacional (Sarmiento 1984a, 1990; Silva *et al.* 1971), característico de climas tropicales alternantes donde a una estación húmeda con agua disponible en el suelo, de seis a ocho meses de duración, le sigue una estación seca con deficiencia de agua para el estrato herbáceo dominante, de radicación superficial (Sarmiento 1990).

El suelo del área experimental corresponde a la serie Sarinas (Zinck y Stagno 1966), clasificado como *Kandic Paleustalf* (Tabla 2.1) (Hetier *et al.* 1989,1993). Son suelos desarrollados sobre materiales aluviales ricos en biotita, de colores rojos, con textura franco-arenosa hacia franco-arcillosa-arenosa, pH ácido y baja fertilidad natural, de baja a regular cantidad de materia orgánica, así como son muy bajas la capacidad de intercambio catiónico y la saturación de bases.

Tabla 2.1 : Características físico-químicas del *Kandic Paleustalf* de la serie Barinas. Tomado de Hétier *et al.* 1989 y 1993.

Horizonte (cm)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	C (%)	N (%)	C/N	pH H2O	pH KCl	C.I.C (meq/100g)	SS (%)
0-20	69,	12	18	0.69	0.05	14	5.6	4.0	1.4	64
20-30	61	5	33	0.69	0.05	14	5.5	4.3	2.4	56
30-60	53	23	24	0.54	0.04	13	6.0	4.6	2.3	80
60-90	51	21	28	0.28	0.03	9	6.3	5.1	3.4	66
90-105	51	9	40	0.20	0.02	10	6.5	5.3	3.3	62
105-145	48	19	34	0.20	0.03	7	6.6	5.3	3.6	64

Presentan excelentes condiciones físicas, principalmente de permeabilidad y aireación y por ende buena infiltración; con poca capacidad de retención de agua aprovechable y alta densidad aparente; son suelos muy duros en seco que se vuelven friables al humedecerse (Acevedo 1988). Los principales procesos pedogenéticos que hayan originado estos suelos han sido la ferruginación (liberación, movilización y deshidratación de los óxidos de hierro) y la iluviación de arcillas, debido a las características climáticas (altas precipitaciones y estacionalidad de las mismas) y al material parental, aluviones ricos en minerales primarios.

La sabana abierta que aun se encuentra sobre la Serie Barinas en otros sitios próximos pero que ha desaparecido casi totalmente en el Jardín Botánico, consta de una sola especie arbórea con muy baja cobertura (*Curatella americana*) y tres especies leñosas bajas (*Casearia sylvestris*, *Psidium guineense* y *Brysonima verbascifolia*). Las especies dominantes de gramíneas son *Axonopus purpusii*, *Leptocoryphium lanatum*, *Trachypogon vestitus* y *Sporobolus indicus*, pudiendo ser consideradas como subdominantes *Paspalum gardnerianum*, *Hackelochloa granularis*, *Axonopus canescens* y *Andropogon semiberbis*, además de algunas especies de cyperáceas (Sarmiento y Vera 1977).

A partir de la década de los 60 comenzó un rápido proceso de transformación de las sabanas originales por cambios en el uso de la tierra en toda la región de los llanos occidentales. La expansión de la agricultura y la creciente tecnificación de la ganadería trajo como consecuencia la conversión de las sabanas estacionales en cultivos anuales, pero sobre todo en pasturas con especies de gramíneas africanas de mayor productividad y palatabilidad para el ganado vacuno, como es el caso de *Panicum maximum*, *Hyparrhenia rufa*, *Digitaria decumbens* y distintas especies de los géneros *Brachiaria*, y *Cynodum* (Acevedo 1988, Sarmiento 2000).

2.2 *Panicum maximum*: una gramínea africana que se expandió en el neotrópico.

Guinea, Gramalote, Carrizo, Colonial, Camalote, Rabo de mula, entre otros, son algunos de los nombres comunes con los que se conoce en la región llanera a *Panicum maximum* Jacq., gramínea que pertenece a la Tribu Paniceae, Subfamilia Panicoideae, Familia Poaceae, Orden Poales (Harvard-Ouclos 1969, Rodríguez 1989). Esta gramínea de origen africano fue introducido en América a través de las Antillas en 1774 (Harvard-Duclos 1969). A su llegada al neotrópico se expandió naturalmente con gran rapidez sobre sistemas perturbados, antes de ser cultivada como forrajera. Es una gramínea robusta, rústica, resistente y muy productiva, por lo que continúa siendo utilizada como una buena alternativa tanto en áreas deforestadas de selva tropical como en suelos de bosques y sabanas bien drenadas (Holm *et al.* 1979).

Actualmente *Panicum maximum* se distribuye y cultiva en el trópico y subtrópico húmedo de todo el mundo, siendo una especie muy utilizada como forrajera en zonas de baja altitud aunque su rango altitudinal se extiende hasta los 1800 msnm. Es muy resistente al fuego y a la sequía, crece muy bien en suelos ácidos a débilmente ácidos y de baja fertilidad natural, bien drenados, pero no crece en zonas inundables o con un período de inundación prolongado.

Es una gramínea perenne que crece en macolla y puede llegar a alcanzar en estado reproductivo entre 2,5 y 3 m de altura. Sus hojas son largas y envainadas, con nervio medio pronunciado. Las inflorescencias son en panículas abiertas terminales y auxiliares, mas o menos cónicas. Posee un sistema de rizomas medianos bien desarrollado, de donde salen las raíces largas y nudosas (Whiter *et al.* 1966, Checa 1978, Harvard-Ouclos 1969, Rodríguez 1989). Además posee una serie de características fisiológicas que la distingue como una excelente forrajera, tales como: crecimiento rápido, alta productividad de materia seca, síndrome fotosintético C4, altas tasas fotosintéticas y/o fotosíntesis compensatoria, alto índice de área foliar específica, alto grado de digestibilidad y de proteínas crudas

(Chacón-Moreno 1992), si la comparamos con las especies nativas de las sabanas neotropicales, como *Trachypogon plumosus*, *Axonopus canescens*, *Paspalum gardnerianum* o *Andropogon semiberbis*.

Se ha establecido con éxito, mezcla con leguminosas herbáceas perennes, principalmente con *Centrosema pubescens*, *Stylosanthes guianensis*, *Pueraria phaseoloides*, *Oesmodium* sp. y *Indigofera endecaphylla*. Dentro de su genero es la especie más productiva, el rango de producción anual para diferentes países tropicales esta entre 6 y 50 Mg/ha.año, en comparación con *P. virgatum* (9 Mg/ha.año), *P. repens* (6 a 21 Mg/ha.año), *P. antidotal* (1 a 30 Mg/ha.año) o *P. coloratura* (2 a 23 Mg/ha.año) (http://www.hort.purdue.edu/newcrop/dukeenergy/Panicum_maximum.html,

<http://www.fao.org/livestock/agap/frg/afris/espanol/documentfeed8/Data/284.HTM>

P. maximum es una especie que debido a su reproducción predominantemente apomíctica está diferenciada en un buen numero de variedades o cultivares, con diferentes características de rusticidad y productividad, las variedades más difundidas son: var. *trichoglume* Eyles, var. *pubiglume* K. Schum., var. *Coloratura* y var. *gongylodes* Doell. Para nuestro trabajo propagamos vegetativamente esquejes de la variedad que crece naturalmente sobre los rastros de los cultivos anuales en esta zona.

2.3 Diseño experimental.

2.3.1 Parcelas y unidades de muestreo.

Para estudiar los efectos del corte y de la fertilización sobre la dinámica de crecimiento y producción aérea y subterránea de una pastura de *P. maximum* sobre estos alfisoles de los Llanos Occidentales diseñamos diferentes tratamientos experimentales que permitieron evaluar el comportamiento del subsistema planta a lo largo de los 60 días posteriores a los tratamientos. El dispositivo experimental implementado permitió medir en cortos períodos de

tiempo los diferentes efectos que tienen el corte y la fertilización sobre la distribución de la fitomasa producida en los diferentes compartimientos de la planta, así como de diferentes procesos funcionales al nivel de la planta y del suelo. Además permite calcular la tasa de crecimiento para los distintos compartimientos y algunas relaciones importantes entre la fitomasa aérea y subterránea. En un segundo nivel, nos propusimos resolver el reto de la estimación de la fitomasa subterránea total en condiciones de campo, así como su distribución horizontal y vertical. Por otra parte, evaluar los efectos de la defoliación al nivel ontogenético mediante el pastoreo directo con animales estaba mas allá de nuestras posibilidades logísticas, además de ser metodológicamente complicado (Walker y Menaut 1988). Por ello, como es frecuente en estudios de este tipo, utilizamos el corte de las estructuras aéreas de la planta como una simulación del pastoreo y la altura de corte a partir de la superficie del suelo como una medida de la intensidad del pastoreo (Ruess *et al.* 1983, Wallece *et al.* 1985, Crawley 1983, Curll y Wilkins 1985). En este trabajo hemos recurrido por consiguiente al análisis del comportamiento de *Panicum maximum* después de tratamientos en que se eliminaba gran parte de la biomasa aérea.

El dispositivo experimental constó de dos parcelas con una superficie de 140 m² cada una, donde se sembraron 132 plantas (una planta/m²), las que se mantuvieron todo el tiempo libres de malezas (*Cyperus robustus*, casi exclusivamente). Además se mantuvieron 8 m² con suelo desnudo, 4 con y 4 sin aplicación de fertilizante (Tabla 2.2). La limpieza de las malezas se realizó a pala cada 30 días aproximadamente. En las cuatro márgenes de cada parcela se sembró una hilera extra de plantas con la finalidad de minimizar el efecto de borde y aumentar la seguridad de los individuos bajo tratamiento. Las dos parcelas fueron réplicas en lo que a tratamientos se refiere y se muestrearon con 6 meses de diferencia con la finalidad de verificar los resultados obtenidos en el primer ciclo de muestreo, como se presenta en el cronograma de actividades (Figura 2.2). A pesar de las posibles diferencias en las condiciones climáticas, gracias al riego, no se observaron diferencias significativas entre ambos ciclos de muestreo, este

hecho nos permitió analizar los resultados de un mayor número de individuo cosechados por muestreo y por tratamiento.

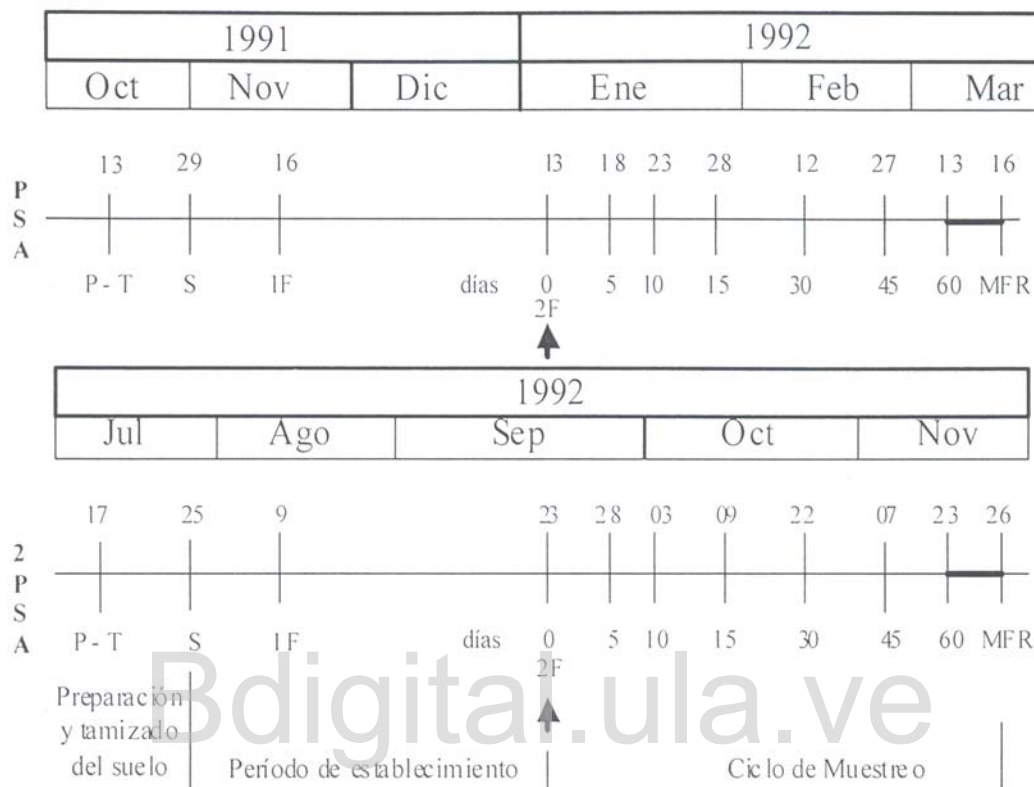


Figura 2.2: Cronograma de actividades realizadas durante los años 1991 y 1992. Se resume para cada parcela las fechas en que fueron realizadas las distintas prácticas, tales como: (P-T) limpieza de la parcela, hechura y tamizados de la tierra de los materos abierto, (S) siembra de los vástagos, (F) fertilización, el número previo a la letra indica la secuencia del evento, (MRF) periodo en que se realizó muestreo final de distribución vertical y horizontal de raíces y la flecha indica el momento del corte.

2.3.2. Siembra y establecimiento de los individuos de *P. maximum* en materos abiertos.

Para establecer las parcelas, primero se limpió a pala toda el área, para eliminar totalmente toda la fitomasa aérea existente, pero cuidando de que se alterara en lo mínimo la capa superficial del suelo. El material removido fue sacado fuera de los límites de la parcela. A continuación se cuadrículó el área total en cuadrados de 1

m². En el centro de cada uno de ellos se abrió un hueco de 30 x 30 cm de lado y 25 cm de profundidad (22.500 cm³), formando de ese modo un **matero abierto o virtual**. La tierra proveniente de cada matero se tamizó a 2 mm con la finalidad de eliminar la mayor cantidad de fitomasa subterránea existente; acto seguido se homogeneizó y se volvió a colocar en el "matero" respetando la densidad aparente original de 1.28 g/cm³. Una muestra de la tierra tamizada, de dos kilogramos, se llevó al laboratorio para calcular la cantidad de raíces remanentes. El volumen de suelo tamizado (volumen del matero virtual) fue mucho mayor que el volumen muestreado (Unidad de muestreo igual a 14.137 cm³) con la finalidad de garantizar que la FS muestreada sea exclusivamente de la planta en crecimiento y haya sido producida dentro de la fase de establecimiento y ciclo de muestreo. La construcción de los materos ficticios implicó el esfuerzo de tamizar 6.855 kilogramos de tierra por parcela.

La implementación de este sistema de materos abiertos en el campo tiene una serie de ventajas frente a los diversos métodos utilizados en la literatura previa sobre cuantificación de raíces (Persson 1990), entre otras que las plantas crecen bajo las condiciones climáticas diarias y mensuales que caracterizan el clima regional (radiación, temperatura del aire y del suelo, humedad relativa) al tiempo que estamos seguros que la biomasa subterránea muestreada es del individuo en cuestión. Bajo criterios prácticos este dispositivo de campo facilita la manipulación del suelo en el momento de la toma de la muestra, reduce el volumen de tierra a ser tamizado y el posterior lavado del suelo sin quebrar tanto las raíces.

En cada matero abierto se sembraron 12 vástagos, material vegetativo proveniente de unos pocos individuos bien establecidos en el mismo Jardín Botánico. Los vástagos sembrados fueron cortados a 20 cm de altura, la parte subterránea constaba de rizomas pequeños a medianos y las raíces fueron cortadas a un tamaño entre 3 y 5 cm. Todos los manojos de vástagos antes de ser sembrados fueron pesados para obtener el peso fresco, con la finalidad de saber la biomasa inicial sembrada por individuo. Para establecer una correlación entre el

peso fresco y peso seco de la biomasa inicial sembrada por individuo y por compartimiento, se seleccionaron al azar 15 manojos de 12 vástagos para ser lavados, compartimentalizados, secados y pesados en el laboratorio, previa medición de su peso fresco en el campo. El periodo de establecimiento fue de dos meses, en ese momento las plantas alcanzaban una altura promedio de 80 cm y tenían en promedio 29.1 ± 7.1 vástagos. También hay que resaltar que la mortalidad del total de las plantas sembradas fue apenas del 8%.

2.3.3 Tratamientos experimentales y muestreos.

Una vez las plantas bien establecidas y seleccionados los individuos, se procedió a separar aleatoriamente la población de cada parcela, mediante números al azar, en cuatro tratamientos (Tabla 2.2), a saber:

- A) Sin corte y sin fertilización (SC/SF).
- B) Sin corte y con fertilización (SC/F).
- C) Con corte y sin fertilización (C/SF).
- D) Con corte y con fertilización (C/F).

Además, se seleccionaron 4 sitios por tratamiento de suelo desnudo con (SDF) y sin (SD) fertilizante, con dimensiones del matero abierto de 50 x 50 x 25 cm.

En cada ciclo se realizaron 7 muestreos consecutivos a intervalos de tiempo cortos, para lo reportado en la literatura, a partir del momento del corte y fertilización de las plantas. El muestreo inicial (0) fue el mismo día del corte y la fertilización, y los muestreos sucesivos se realizaron a los 5, 10, 15, 30, 45 y 60 días. En cada fecha de muestreo se cosecharon 4 plantas por tratamiento, a excepción del primer muestreo (0 días) en el que se muestrearon 10 individuos fertilizados y 10 no fertilizados. Se realizó un único corte y solamente a las plantas seleccionadas para los C y D a una altura de 5 cm sobre la superficie del suelo.

Tabla 2.2: Ubicación al azar de las plantas de *P. maximum* para los distintos tratamientos de corte y fertilización a lo largo de todo el ciclo de muestreo para la parcela 2PSA. Las letras (A,B,C y D) significan los distintos tratamientos, los números (1 al 7) los muestreos, MO (muestreo inicial), SD (suelo desnudo) y R (plantas donde se realizó el muestreo final de raíces para los tratamientos sin corte -b- y con corte -d-).

	M0	A5	C3	C1	D7	D5	C7	A6	B1	D5	SDF	C4	B6	
	D3	C6	D4	A7	B5	SDF	SD	A3	D2	C3	D1	A2	D5	
		B7	D6	B2	D4	C7	A5	M0F	C5	C2	D4	A1	A6	
		D3	A7	SD	B6	D5	M0	A4	M0	A4	C1	C6	A5	
		M0F	D3	A4	M0F	Rb	B4	A1	B3		C5	B4	B7	
	D1	Rb	D2	B1	B2	A3	A2	M0F	SDF	Rd	A2	M0F		
		B5	M0	C2	D3	C5	C1	B2	D7	D2	D6	C7	B5	
		C1	D1	SDF	B5	B3	A3	D1	B1	A1	A4	C3	B6	
	B3	A1	Rd		A6	M0	A7	B4	B4	C6	SD	B3	D7	
	C4	SD	C2	B1	D2	C4	C5	A5	Rb	B2	Rd	M0		
	A2	C3	D4	C2	B7	A3	M0F	D6	A2	C4				

Se aplicó una fertilización con NPK a cada individuo de los dos tratamientos, con el equivalente a 150 Kg de nitrógeno, 50 Kg de fósforo y 100 Kg de potasio por hectárea. Las cantidades correspondientes de urea, superfosfato triple y cloruro de potasio para un metro cuadrado fueron diluidas en agua y esparcidas alrededor de la base de los individuos de los dos tratamientos con fertilización. Esta cantidad de NPK es equivalente al total de esos tres nutrientes exportados en la cosecha de *P. maximum* (Chacón-Moreno, 1989), de manera de no realizar una sobrefertilización que aumentase los costos de mantenimiento de la pastura. En una primera fertilización, a los 5 días después de la siembra, se aplicó la mitad del fertilizante, la otra mitad fue aplicada en el momento del corte (día 0).

2.3.4. Compartimentalización de la fitomasa.

En la Figura 2.3 se esquematiza la compartimentalización de la fitomasa aérea y subterránea de cada individuo, por muestreo, para la obtención del peso seco:

- A) La fitomasa aérea se separó en fitomasa de cosecha y de corona, determinadas por la altura de corte a 5 cm sobre la superficie del suelo, corte que se realizó con una hoz. El material fue colocado en bolsas plásticas debidamente

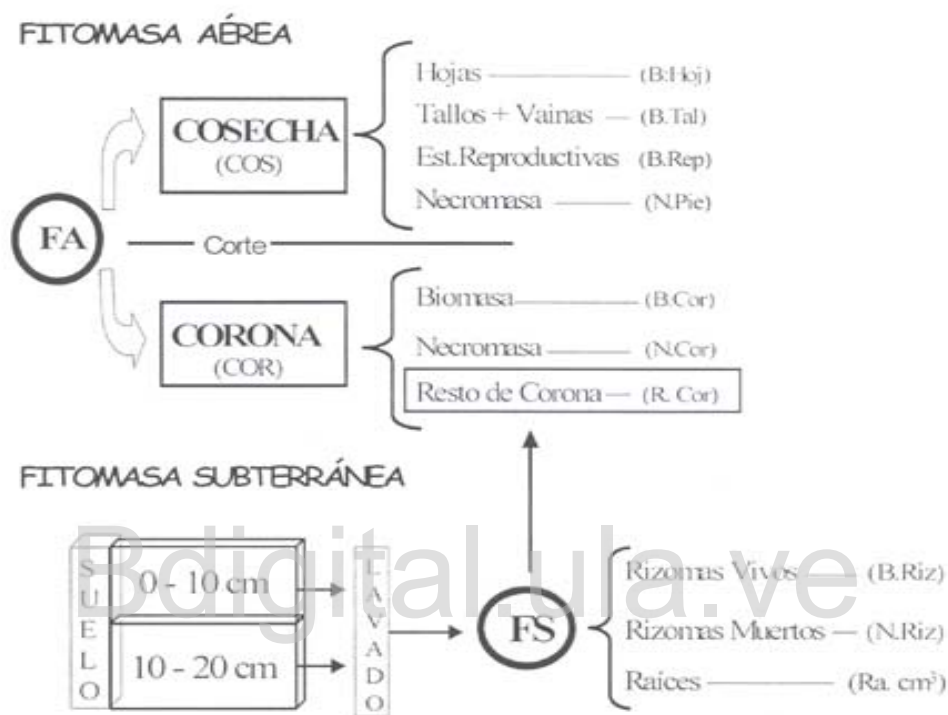


Figura 2.3. Compartimentalización de la fitomasa aérea y subterránea

etiquetadas y transportado al laboratorio para su separación inmediata y manual. El material de cosecha se separó en cuatro compartimientos: hojas verdes, o láminas foliares (B.Hoj), culmos y vainas foliares hojas (B. Tal), necromasa en pie (N.Pie) y estructuras reproductivas (B.Rep). La fitomasa de la corona se separó en dos compartimientos: biomasa (B.Car) y necromasa (N.Cor).

- B) La fitomasa subterránea se cosechó con un cilindro metálico central de 701.85 cm² y 20, cm de profundidad (14.137 cm³) y un cilindro metálico adicional de 178 cm² y 20 cm de profundidad (3.560 cm³). El cilindro de suelo central fue dividido en

dos fracciones de 0-10 y 10-20 cm. Estas muestras fueron transportadas al laboratorio y guardadas bajo refrigeración. En los días siguientes, cuando iban a ser lavadas, las muestras de suelo eran colocadas en remojo por unos 30 minutos y posteriormente lavadas a mano con abundante agua, separando el material con un juego de tres tamices de 2.0, 0.50 y 0.210 mm. El material de las dos fracciones más pequeñas fue resuspendido en agua para eliminar por sedimentación la mayor cantidad de partículas del suelo. La fracción gruesa (2 mm) de 0-10 cm de profundidad fue dividida en cuatro compartimientos: resto de corona (R.Gar, fragmentos de tallos que se encuentra subterranizados), rizomas vivos (B.Riz), rizomas muertos que se diferencian por su textura blanda y color negruzco (N.Riz), raíces (Ra.cm³) y raíces de la maleza, separadas por su color rojizo (R.Mal). Es importante señalar que el compartimiento RGor bajo un criterio estructural es un remanente de la fitomasa aérea, por tal razón para los cálculos se incluye como un compartimiento mas de la corona.

Durante la manipulación de esta fracción se producía una mezcla de fitomasa que se denominó "resto de fitomasa subterránea (R(0-10))", esta fracción fue separada a partir del análisis a la lupa de 3 submuestras de 0,5 g. En promedio se obtuvo que 16.5% de B.Riz, 5.5% de N.Riz, 60.5% de Ra(0-10), 12% de R.Gor, 2% de R.Mal y 3.5% de tierra. La fracción de fitomasa retenida por el tamiz de 0.50 mm consiste exclusivamente en pequeños fragmentos de raíces, en tanto que la fracción colectada por el tamiz de 0.210 mm se denominó: resto de la fitomasa subterránea (RFS). Este resto se separó en los cuatro compartimientos indicados para la fracción gruesa (2 mm) a partir de tres submuestras de 50 mg, examinadas bajo lupa binocular, obteniéndose un porcentaje de cada compartimiento, el que luego se aplicó al peso total de la fracción. Para el resto de 0-10 cm de profundidad los porcentajes fueron: 9% de B.Riz, 3% de N.Riz, 49% de Ra.cm³, 22% de R.Gor, 5% de R.Mal y 12% de tierra; en cambio para el resto de 10-20 cm de profundidad los valores obtenidos fueron: 75% de Ra.cm³, 5% de R.Mal y 20% de tierra.

2.3.5 Estimación de la fitomasa subterránea total: el megamuestreo

En el último muestreo (60 días) se realizó una evaluación de la distribución horizontal de la fitomasa subterránea en un metro cuadrado, dividiendo el área muestral en 25 unidades (20x20x20 cm). Previamente se tomó una muestra con un barreno de 6 cm de diámetro en el centro de cada una de estas sub-unidades muestral, con la finalidad de evaluar el efecto de pequeños volúmenes de suelo en la estimación de la biomasa de raíces (en promedio fueron 569.7 cm³ por barrenada o 854.6g de tierra por muestra). La distribución vertical de raíces hasta un metro de profundidad fue estimada mediante tres unidades de muestreo del mismo volumen cada 20 cm de profundidad. Debido al significativo volumen de suelo a ser transportado y lavado, en el primer ciclo de muestreo se tomaron tres individuos para los dos tratamientos control y en el segundo ciclo la misma cantidad de plantas para los tratamientos con corte. Hacer este muestreo final de raíces implicó lavar 1.332 kilos de tierra por tratamiento.

2.3.6. Control de la humedad del suelo

En cada parcela se instalaron 5 tubos de aluminio hasta 120 cm de profundidad para realizar mediciones del agua en el suelo con la Sonda de Neutrones modelo Solo 40. Nardaux, con la finalidad de mantener el suelo a capacidad de campo en los primeros 40 cm de profundidad a través de la utilización de riego, en el caso que las precipitaciones no fuesen suficientes. El riego por aspersión fue diario en los meses de sequía, por espacio de una hora y media al final de las tardes, mientras que en la época húmeda solo se regó cuando la humedad del suelo descendía por debajo de la capacidad de campo.

2.4 Cálculo de las tasas de crecimiento y producción.

Con los datos de fitomasa (F) obtenidos en los muestreos sucesivos para todos los compartimientos aéreos y subterráneos, así como para la fitomasa total de los distintos tratamientos, se calcularon los siguientes parámetros de crecimiento (Hunt 1982, Coombs *et al.* 1987).

Tasa de Crecimiento Absoluto (G):

$$G = (F_n - F_{n-1}) / t_n - t_{n-1}, \text{ donde } F \text{ (Fitomasa) y } t \text{ (tiempo)}$$

Tasa de Crecimiento Relativo (R):

$$R = (\ln F_n - \ln F_{n-1}) / t_n - t_{n-1}, \text{ donde } F \text{ (Fitomasa) y } t \text{ (tiempo)}$$

Producción en función de la fitomasa inicial (P):

$$P = (F_n - F_o) / t_n - t_o, \text{ donde } F \text{ (fitomasa inicial)}$$

Tasa de asimilación neta (TAN) para la fitomasa total (G_n) o biomasa aérea (G_{BA}) en función del área foliar (AF), peso foliar (PF) o peso foliar específico (PFE).

$$TAN1_n = G_n * ((\ln AF_n - \ln AF_{n-1}) / (AF_n - AF_{n-1}))$$

$$TAN2_n = G_n * ((\ln PF_n - \ln PF_{n-1}) / (PF_n - PF_{n-1}))$$

$$TAN3_n = G_n * ((\ln PFE_n - \ln PFE_{n-1}) / (PFE_n - PFE_{n-1}))$$

Se midió el área foliar en la biomasa y la necromasa de láminas foliares de tres individuos por tratamiento y por muestreo, para los muestreos 5, 15, 30, 45, y 60 días, con un medidor de área foliar modelo Licor LI3100. Esto con el objeto de hacer un ajuste entre ambas variables (peso vs área) y así poder convertir los datos de peso en área foliar. Se calculó además el índice de área foliar (m^2 hoja / m^2 superficie) y el peso foliar específico (g hoja / cm^2 hoja).

Las curvas de ajuste entre el peso foliar (B.Hoj) y el área foliar (AF) para cada tratamientos fueron las siguientes:

Tratamiento	Expresión matemática	R ²
SC/SF	$AF = (127.66 \cdot B.Hoj) + 1100.5$	0.54
SC/F	$AF = (111.09 \cdot B.Hoj) + 2893$	0.51
C/SF	$AF = -0.001 B.Hoj^4 + 0.1542 B.Hoj^3 - 635.53 B.Hoj^2 + 240.33 B.Hoj - 291.04$	0.87
C/F	$AF = (190.46 \cdot B.Hoj) + 1718.2$	0.97

2.5. Determinación del carbono en material vegetal.

Para todos los compartimientos aéreos y subterráneos por tratamiento y por muestreo se hicieron tres determinaciones con 50 mg de material vegetal por análisis utilizando el método de combustión seca con un carbografo, quemando el material a 1000 °C. El CO₂ desprendido es arrastrado por una corriente de oxígeno a unas trampas de NaOH 0.01 N, donde por diferencia de potencial se registra la señal en un registrador automático, que ha sido previamente calibrado con glucosa pura. Esta medición implica un esfuerzo muestral de 120 análisis por muestreo para un total de 840 análisis de carbono en materiales vegetales.

2.6. Determinación del nitrógeno en el subsistema planta.

2.6.1 Concentración de nitrógeno en la fitomasa

Para estimar las concentraciones de nitrógeno en los diferentes compartimientos aéreos y subterráneos (Figura 2.3) de los cuatro tratamientos de corte y fertilización, se utilizó el método de micro Kjeldalh (Guitián y Carballas 1976; Acevedo 1994). El material vegetal proveniente de los individuos cosechados en cada muestreo se secó a 70°C hasta peso seco constante. Acto seguido, el material vegetal de cada compartimiento y de cada muestreo fue mezclado

obteniéndose una muestra compuesta homogénea. Estas muestras fueron molidas con un molino de cuchilla con un tamiz de salida de 0.01 mm. Para la digestión de las muestras compuestas se realizaron 4 réplicas de 100 mg, las que fueron destiladas en su totalidad utilizando una trampa de recuperación de 10 ml de ácido bórico al 2%, titulando con ácido sulfúrico 0.01 N.

Para calcular los miligramos de nitrógeno (N (mg)) de cada muestra compuesta se aplicó la siguiente formula:

$$N \text{ (mg)} = (T-B) * N(ac) * Pa$$

donde

T = ml de SO_4H_2 gastados en la valoración de la muestra.

S = ml de SO_4H_2 gastados en la valoración del blanco.

N(ac) = normalidad del ácido sulfúrico valorador.

Pa = peso atómico del nitrógeno (14.01).

En tanto que el porcentaje de nitrógeno (%N) se calculó mediante la fórmula:

$$\%N = N \text{ (mg)} / \text{peso de la muestra (mg)} * 100$$

2.6.2. Medición del almacenamiento de nitrógeno en la fitomasa.

Con los datos de fitomasa (g/m^2) para cada tratamiento y los %N se calculó la cantidad de nitrógeno de cada compartimiento aéreo y subterránea en los cuatro tratamientos a lo largo del periodo de muestreo, expresándose ahora la información en gN/m^2 y el porcentaje del compartimiento en función del nitrógeno total de la planta. Esta información nos permite analizar la dinámica de utilización del nitrógeno absorbido por las raíces y redistribuido a todos los compartimientos funcionales de la planta a lo largo del tiempo, así como evaluar los efectos del corte y la fertilización sobre la distribución del nitrógeno.

2.6.3. Tasas netas de absorción de nitrógeno.

La dinámica de absorción neta de nitrógeno por parte de *P. maximum* fue analizada a través de una técnica de "lissage"; método que consiste en ajustar los datos de nitrógeno de la fitomasa total y aérea (gN/m^2), a funciones matemáticas polinómicas para obtener los valores instantáneos de los diversos parámetros: tasa de absorción y de translocación del nitrógeno entre la parte aérea y subterránea o viceversa (Hunt 1982). El ajuste para la fitomasa subterránea fue calculado por diferencia entre la fitomasa total y aérea, con la finalidad de eliminar las fuentes de error debidas a posibles artefactos matemáticos originados por los mismos ajustes.

En la Figura 2.4 se presenta el modelo conceptual que nos permite adaptar el modelo de crecimiento vegetal de Hunt (1982) a la dinámica de absorción del nitrógeno que realizan las plantas. En este punto, analizamos únicamente el cálculo de la tasa absoluta de absorción neta (GANn), que la definimos para todo el subsistema planta con la siguiente ecuación:

$$\text{GANn} = \text{Ab} - \text{Pe} = \Delta \text{Wtn} / \Delta t$$

Donde,

Ab = Absorción bruta.

Pe = Pérdidas.

ΔWtn = Diferencia de nitrógeno (en gramos) en un intervalo decrecimiento.

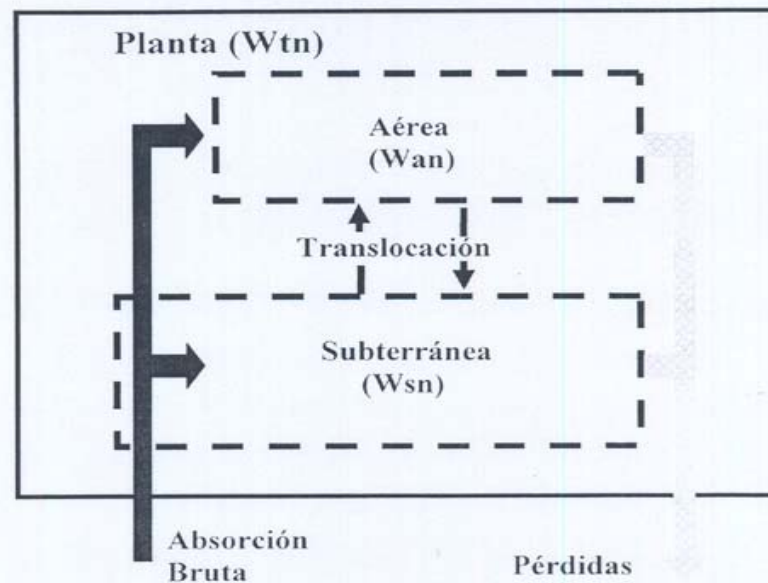
Δt = Diferencia de tiempo (en días) en un intervalo de crecimiento.

La fracción de la absorción neta de nitrógeno destinada a la parte aérea (GANna) o subterránea (GANns) viene dada también por las variaciones de las cantidades de nitrógeno en la sumatoria de todos los compartimientos aéreos o subterráneos:

$$\text{GANna} = \Delta \text{Wan} / \Delta t \text{ ó } \text{GANns} = \Delta \text{Wsn} / \Delta t$$

donde, Wan ó Wsn es la cantidad de nitrógeno (gN/m^2) de las estructuras aéreas o subterráneas, respectivamente.

A



B

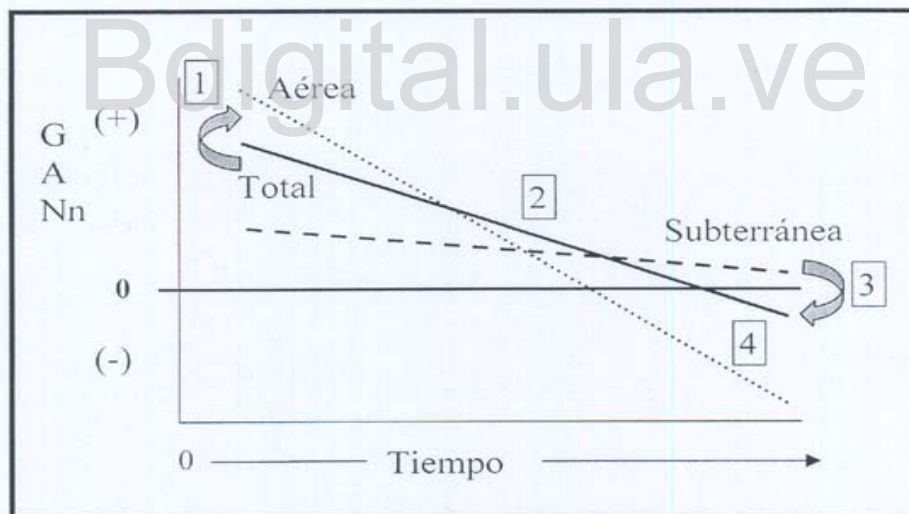


Figura 2.4: A. Modelo conceptual de absorción neta de nitrógeno. B. Curvas de ajuste de la tasa absoluta de absorción de nitrógeno para la parte aérea, subterránea y toda la planta. Se indican los cuatro posible casos del movimiento del nitrógeno dentro y fuera del subsistema planta: 1. Hacia la parte aérea (flujo ascendente), 2. Redistribución interna del nitrógeno desde la parte subterránea hacia la aérea o viceversa, 3. Hacia la parte subterránea (flujo descendente) y 4. Pérdidas absolutas de nitrógeno de un compartimiento o del subsistema

A partir de este modelo podemos deducir, que sí:

$$\Delta W_{tn} / \Delta t = (\Delta W_{an} / \Delta t) + (\Delta W_{sn} / \Delta t) = 0$$

El movimiento interno de nitrógeno en la planta o translocación de la fitomasa aérea a la subterránea o viceversa no está ocurriendo y el nitrógeno que está entrando al sistema proviene exclusivamente de una fuente externa al sistema, es decir, vía absorción del nitrógeno mineral que se encuentra en el suelo.

En cambio, sí:

$$\begin{aligned} \Delta W_{tn} / \Delta t &< \Delta W_{an} / \Delta t \text{ (sentido ascendente) } \text{ ó,} \\ \Delta W_{tn} / \Delta t &< \Delta W_{sn} / \Delta t \text{ (sentido descendente).} \end{aligned}$$

Nos señala que el proceso de translocación del nitrógeno está ocurriendo y en que sentido se mueve el flujo de materia. El sentido ascendente del flujo interno del nitrógeno indica que se está movilizándolo nitrógeno orgánico o estructural que constituía parte de la fitomasa subterránea hacia la biomasa aérea y un sentido descendente señala que el flujo va desde la fitomasa aérea a la biomasa subterránea.

Cuando $\Delta W_{sn} / \Delta t$ es menor o mayor que $\Delta W_{an} / \Delta t$ pero ambos en el mismo momento son menores que $\Delta W_{tn} / \Delta t$, nos indica la dinámica espacio-temporal (destino y cantidad) de la redistribución del nitrógeno mineral absorbido y/o nitrógeno estructural dentro de la planta.

Por otra parte, valores negativos de la absorción neta total, aérea o subterránea reflejan que la sumatoria de los distintos procesos de pérdidas son mayores que la entrada por absorción. Los procesos de pérdida que suponemos que están actuando son: pluvio lavado de las estructuras aéreas, exudación radical de proteínas, aminoácidos o otros compuestos de bajo peso molecular y la descomposición de la necromasa aérea y subterránea.

2.6.4. Cálculo de la productividad (PN), tiempo medio de permanencia (TMP) y eficiencia del uso del nitrógeno (EUN).

La productividad del nitrógeno (PN) fue calculada para el intervalo de muestreo (8 semanas) como la relación de la producción o incremento de la materia seca (Fitomasa) con la cantidad promedio de nitrógeno durante el intervalo de tiempo, como lo expresa la siguiente ecuación:

$$PN = \frac{B_{(t)} - B_{(t-1)}}{(N_{(t)} + N_{(t-1)}) / 2}$$

donde B es la fitomasa de hojas (laminas foliares), aérea (FA, viva + muerta) o total (FT, aérea + subterránea en un metro cuadrado).

El tiempo medio de permanencia del nitrógeno (TMP) fue calculado como la relación entre la acumulación promedio de nitrógeno en la fitomasa dividido por el incremento o producción de nitrógeno en el intervalo de tiempo, como se sintetiza en la siguiente ecuación:

$$TMP = \frac{(N_{i(t)} + N_{i(t-1)}) / 2}{((N_{i(t)} - N_{i(t-1)}) / (t_i - t_{(i-1)}))}$$

donde N_i es la cantidad de nitrógeno (gN/m^2) medido en hojas, FA o FT (según sea el caso) y t_i representa el tiempo en semanas.

La eficiencia del uso del nitrógeno (EUN) fue calculada como el producto de la productividad del nitrógeno por el tiempo medio de permanencia (de Aldana y Berendse 1997, Lambers *et al.* 1998).

2.7. Determinación de carbono y nitrógeno en el subsistema suelo.

2.7.1 Nitrógeno mineral.

Se tomaron tres muestras de suelo de 1 Kg, de los primeros 20 cm de profundidad debajo de los individuos cosechados de los distintos tratamientos de corte y fertilización. Las muestras tamizadas a 4 mm y homogeneizadas fueron almacenadas bajo refrigeración (4°C) por un tiempo inferior a 15 días. Para la determinación del contenido de humedad (CRH %) de cada muestra de suelo se tomaron 3 submuestras de alrededor de 60 g, que fueron secadas a 105°C por 24 horas. Para la obtención de los extractos de suelo se utilizó el equivalente en peso fresco de 70 g de suelo seco con 250 ml de KCl 1N. Después de una agitación de 30 minutos y una centrifugación de 10 minutos a 6000 rpm, se recupera el extracto, se filtra y congela a -15°C hasta el momento de su determinación.

Para la determinación del amonio (NH_4^+), se destilan 100 ml del extracto (previamente descongelado), habiendo añadido una cucharadita de MgO. Una segunda destilación donde se añade una cucharadita de Dewarda nos permite medir las formas minerales oxidadas del nitrógeno, es decir los nitratos más nitritos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$). El producto de las destilaciones es recibido en una trampa de 10 ml de ácido bórico al 2% p/v y titulado por punto de pH con H_2SO_4 0.001 N utilizando un titulador automático (Titrino 702).

En cada muestra de suelo se realizaron 2 dos análisis químicos, obteniendo una media de 6 replicas por tratamiento y muestreo, lo que representa 60 determinaciones de nitrógeno mineral (amonio y nitratos mas nitritos) por muestreo y un total de 380 análisis por ciclo muestral.

2.7.2 Nitrógeno en la biomasa microbiana.

Para la determinación del nitrógeno en la biomasa microbiana, utilizamos la técnica de fumigación-extracción (Jenkinson y Powlson, 1976; Ocio *et al.* 1991; Powlson *et al.* 1987; Sparling y West 1989).

De las tres muestras de suelo tamizadas y homogenizadas cuyo CRH (%) fue determinado en el punto anterior, se pesan 4 replicas por muestra de un peso fresco equivalente a 56 g de suelo seco, dos replicas se fumigan con cloroformo por 24 horas y dos no (estas ultimas se denominan "Controles"). Después, se obtienen los extractos tanto de las replicas fumigadas como de los controles con 150 ml de K_2SO_4 0.1N, previa agitación por 30 minutos y centrifugación de 10 minutos a 6000 rpm, por último se filtran para eliminar cualquier sedimento de suelo. Acto posterior, se digiere 40 ml del extracto por el método de microKjeldahl, luego se destila y se titula por punto de pH con H_2SO_4 0.001 N.

El nitrógeno de la biomasa microbiana se calculó de la siguiente manera:

$$N-BM = Flush / 0.4$$

$$Flush = (N-Fumigados) - (N-BM-Controles).$$

donde 0.54 es el coeficiente real de nitrógeno extractible del nitrógeno total de la biomasa microbiana.

2.7.3. Nitrógeno y carbono total del suelo.

El nitrógeno total del suelo se determinó utilizando el método clásico de Kjeldahl (Gutián y Carballas 1976, Acevedo 1994). Con 250 g de las 3 muestras de suelo para la determinación de nitrógeno mineral por tratamiento y por muestreo se obtuvo una muestra compuesta. Por cada muestra compuesta de suelo se hicieron 3 análisis químicos con 5 g de suelo seco al aire, tamizado a 2 mm y finamente

pulverizado. Lo que representó un esfuerzo analítico por tratamiento de 21 análisis y un total de 105 análisis químicos de nitrógeno.

El carbono fue determinado por el método de combustión seca en un carbógrafo, quemando 1 g de suelo por análisis, en una mufla a 1000 °C. Se realizaron 3 réplicas de cada muestra compuesta de suelo para un total de 105 análisis.

2.8. Análisis estadísticos

El procesamiento estadístico fue realizado con la ayuda del estudiante de Maestría Ing. Victor Marquéz bajo la asesoría de los Profesores S. Sinha y E. Torres del Instituto de Estadística Aplicada y Computación (IEAC) de la Facultad de Economía y Ciencias Sociales de la Universidad de Los Andes.

Para determinar la significación estadística de las diferencias de los distintos compartimientos de fitomasa aérea y subterránea (en términos de masa y de nitrógeno) entre los cuatro tratamientos (gradiente efecto corte y fertilización), así como las posibles diferencias significativas entre los muestreos dentro de un mismo compartimiento (gradiente temporal), se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos y tres vías, respectivamente. Tomando como variable dependiente a los compartimientos ya sea aéreos o subterráneos de los cuatro tratamientos y como principales factores de análisis, el corte, la fertilización y el tiempo.

Para pocas variables no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianza, aunque tomando en cuenta la naturaleza continua de la mayoría de las variables respuestas usadas, se consideró que estas variables deberían distribuirse en aproximadamente según una distribución normal. Además, el método de ANOVA se considera robusto y por lo tanto desviaciones no muy grandes de la normalidad y poca homogeneidad en la varianza no alteran mucho la potencia de la dística (Montgomery 1991).

Al conseguir en el ANOVA diferencias significativas al 0.05 entre los tratamientos, se realizó como análisis a posteriori el test de rangos múltiples de Duncans, que evalúa la diferencia o similaridad entre tratamientos, formando grupos que se diferencian significativamente entre sí.

Para observar y medir con mayor nitidez la influencia del tiempo (tercer factor), en cada variable por tratamiento se realizaron regresiones lineales. La mayoría de las regresiones fueron de ajuste cuadrático, por presentar un mejor coeficiente de determinación (R^2) que el ajuste lineal. Los ajustes de orden mayor que el cuadrático, a pesar que siempre presentaron un mejor R^2 , solo fueron considerados cuando la diferencia entre ambos R^2 era significativa, ya que la interpretación biológica de un ajuste cubico o de una potencia mayor es mas complicado al proporcionar valores negativos en la variable respuesta.

Bdigital.ula.ve

C.C.Reconocimiento

Capítulo III: Dinámica de la Fitomasa Aérea.

3.1. El comportamiento de las plantas sin corte (tratamientos SC/SF y SC/F).

En la Tabla 3.1 aparecen los resultados de fitomasa aérea (FA) para los seis compartimientos estudiados en los dos tratamientos sin corte: SC/SF y SC/F. Los valores están expresados en gramos por planta, que en el caso de la FA equivalen a g/m^2 , ya que se sembró una planta por metro cuadrado y todo el individuo fue cosechado en cada muestreo.

En ambos tratamientos y para todos los compartimientos la fitomasa aérea aumentó continuamente a lo largo de todo el período de muestreo, totalizando al cabo de 60 días un incremento de FA de 5.1 veces para SC/SF y 5.3 veces para SC/F en relación con la fitomasa inicial (0 días), correspondiente a un incremento neto de 967.0 y 1362,3 g/m^2 respectivamente. Las diferencias entre los dos tratamientos fueron significativas (Tabla 3.2 y 3.3). Puede apreciarse como los incrementos alcanzan un máximo entre los 15 y los 30 días, con tendencia a una estabilización de la fitomasa hacia el final del experimento, estabilización a un nivel mayor por supuesto en las plantas fertilizadas. Probablemente a los 60 días las plantas ya están cercanas a alcanzar su tamaño máximo y no continuarán aumentando significativamente su peso aéreo (Figura. 3.1)

En cuanto a las tendencias mostradas por los diferentes compartimientos aéreos, diferenciamos aquellos que incrementan la biomasa de aquellos que no lo hacen.

1. **Compartimientos que incrementan su masa:** El compartimiento tallos, que inicialmente no difería del de hojas, a partir de los cinco días presentó los mayores valores de biomasa en ambos tratamientos, con una tendencia bien marcada a incrementar su biomasa a lo largo del período de muestreo, con un incremento en 60 días de 535,7 g/m^2 , en SC/SF y de 772,4 en SC/F,

equivalente a un aumento del 37.5 de la FA total. Desde los 30 hasta los 60 días los tallos representan mas del 50% de la FA total en ambos tratamientos. Presentando diferencias significativas entre los 30 y 45 días, período en que se destaca la acción de la última fertilización.

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	97,9 11,5	109,6 10,2	125,1 10,6	134,6 5,6	148,9 2,3	165,9 1,7	177,2 3,2
B.Tal	88,7 9,8	111,6 21,2	141,5 29,6	197,4 9,6	458,5 9,8	568,7 6,2	624,4 4,4
N.Pie	11,0 3,2	11,2 1,3	16,6 1,3	24,1 3,7	33,5 7,9	54,9 11,7	66,2 12,4
B.Rep	2,0 2,6	17,4 5,3	42,4 5,6	65,2 8,3	176,5 18,0	231,8 34,8	238,4 21,3
B.Cor	21,3 2,1	23,2 3,9	26,8 2,6	31,5 1,6	40,7 4,1	45,1 4,3	45,3 5,1
N.Cor	6,0 1,2	6,6 0,9	8,0 0,8	8,8 0,9	10,1 1,2	11,2 2,2	14,4 4,4
R.Cor	9,4 1,4	10,2 1,3	11,9 1,6	16,5 1,2	23,5 1,2	32,3 1,4	37,5 2,7

FA	236,3 14,7	289,9 39,7	372,2 25,6	478,0 14,2	891,8 22,9	1109,9 42,1	1203,3 4,6
----	---------------	---------------	---------------	---------------	---------------	----------------	---------------

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	117,3 11,5	130,7 10,7	147,4 14,7	166,8 3,9	173,6 4,6	193,3 6,1	205,0 12,0
B.Tal	129,4 9,8	179,0 17,8	183,7 26,4	213,8 10,6	634,1 79,3	824,7 53,6	901,8 87,1
N.Pie	12,5 3,2	14,7 1,6	16,8 1,3	22,6 2,3	32,0 4,8	90,4 5,9	92,1 38,0
B.Rep	3,0 2,6	20,6 3,4	49,0 15,1	98,4 22,4	197,6 34,5	309,2 26,2	338,0 32,1
B.Cor	31,3 2,1	31,4 1,2	34,9 1,0	35,1 2,1	43,5 3,7	66,5 3,6	71,5 10,5
N.Cor	7,2 1,2	8,4 0,6	8,8 1,1	13,3 0,9	16,8 2,1	19,5 1,6	21,3 2,0
R.Cor	13,5 1,4	16,8 1,4	18,3 1,0	19,7 1,5	25,8 3,4	32,4 2,0	46,7 1,3

FA	314,1 14,7	401,5 26,6	458,9 41,0	569,6 21,3	1123,4 115,3	1535,9 71,0	1676,4 123,9
----	---------------	---------------	---------------	---------------	-----------------	----------------	-----------------

Tabla 3.1. Media y desviación estándar de la fitomasa para los compartimientos aéreos de los tratamientos sin corte. Los datos son expresados en g/planta lo que equivale a g/m².

Esta misma tendencia se encuentra en el compartimiento reproductivo, que incrementa su peso relativo de sólo 0.8% en el muestreo inicial a valores máximos de alrededor del 20% a partir de los 45 días. Es decir, un

	Trat	B.Hoj	B.Tal	N.Pie	B.Rep	B.Cor	N.Cor	R.Cor	T.BA	T.Cos	T.Cor
0	SC/SF	b	b	a	a	a	a	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	c	b	b	b	a	b	c	c	b
	C/F	c	c	b	b	b	a	a	c	c	a
5	SC/SF	b	b	b	a	bc	b	d	b	b	c
	SC/F	a	a	a	a	a	ab	a	a	a	a
	C/SF	c	c	c	b	b	b	c	c	c	c
	C/F	c	c	c	b	c	a	b	c	c	b
10	SC/SF	b	b	a	a	b	b	c	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	ab	a	a	a	a
	C/SF	c	c	b	b	c	ab	bc	c	c	b
	C/F	c	c	b	b	bc	a	b	c	c	b
15	SC/SF	b	b	a	b	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	c	b	c	c	b	b	c	c	c
	C/F	c	c	b	c	c	ab	b	c	c	c
30	SC/SF	b	b	a	a	a	b	a	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	c	b	b	b	a	b	c	c	c
	C/F	c	c	b	b	b	a	a	c	c	c
45	SC/SF	b	b	b	b	b	b	a	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	c	c	c	c	a	b	c	c	c
	C/F	c	c	c	c	c	a	a	c	c	b
60	SC/SF	b	b	ab	b	b	c	b	b	b	c
	SC/F	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a
	C/SF	d	d	c	d	c	b	b	d	d	d
	C/F	c	c	bc	c	bc	a	a	c	c	b

Tabla 3.2. Análisis de Varianza de dos factores (corte y fertilización) para cada compartimiento aéreo por muestreo y para todos los tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncan. La significancia al 95% de confianza por el método de comparaciones múltiples Tukey HSD. El modelo es significativo con un R^2 mínimo de 0,925 de todas las corridas.

incremento neto de su biomasa en 60 días, de 236.4 g/m² para SC/SF y 335.0 g/m² para SC/F. La acción del fertilizante genera diferencias significativas intra e intertratamiento en este compartimiento hasta los 45 días (Tabla 3.3), mostrando como la mayor disponibilidad de nutrientes estimula la inversión de asimilados en

estructuras reproductivas. A los 60 días, ambos compartimientos, tallos y reproductivo, representan mas del 70% de la FA, indicando la importancia cuantitativa de las estructuras de sostén y reproductivas, en la asignación de la biomasa en esta gramínea.

B.Hoj	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	i,j	h,i	f,g	d,f,e	c	b	b
SC/F	h,g	g,f,e	c,d	b	b	a	a
C/SF	l	l	l	l	k	j	i,j
C/F	l	l	l	l	k	i,j	d,c,e

B.Tal	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	k,l	k,j	j	h,i	e	d	c
SC/F	j	i	i	h,i	c	b	a
C/SF	n	n	n	n	m,n	h,g	g
C/F	n	n	n	n	m,l	g	f

N.Pie	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	h	h	h,g,f	e,d,f	d	c	b
SC/F	h,g	h,g,f	h,g,f	e,g,f	e,d	a	a
C/SF	i	i	i	i	i	h	h,g,f
C/F	i	i	i	i	i	h,g,f	e,d

B.Rep	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	j	j	i	h,g	e	c	c
SC/F	j	j	h,i	f	d	b	a
C/SF	j	j	j	j	j	h,g	f
C/F	j	j	j	j	j	g	e,d

B.Cor	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	k,j	h,i,k,j	h,i,g,f	e,d,f	c	c	c
SC/F	e,d,f	e,d,f	e,d	e,d	c	b	a
C/SF	k,j	k	k,j	h,i,g,j	h,i,g,j	h,i,g,f	h,g,f
C/F	e,d,f	h,i,k,j	i,k,j	h,i,k,j	h,i,j	e,g,f	d

N.Cor	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	m	m,j	k,m,j,l	k,m,j,l	k,j	i,j	h,g
SC/F	k,m,l	k,m,j,l	k,m,j,l	i,h	f,e,g	c,e,d	c,b
C/SF	m	k,m,l	k,m,j,l	k,j,l	f,h,g	f,e,d	c,b,d
C/F	m,l	k,j,l	k,j,l	i,j	f,g	b	a

R.Cor	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	n	n,m	n,m,l	j,i	f,e	c	b
SC/F	k,l	h,j,i	h,g,i	g	e	c	a
C/SF	n	m,l	m,l	k,j,l	h,g	f,e	b
C/F	k,l	k,j,l	k,j,l	k,j,i	f	d	a

Tabla 3.3: Anova de tres factores (corte, fertilización y muestreo) para cada compartimiento aéreo de los cuatro tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos multiples de Duncan. Letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$. La letra "a" indica el mayor valor.

Por su parte la necromasa en pie, muy escasa al comenzar las mediciones aumenta 5 veces en el control y más de 7 veces con fertilizante, evidenciando la importancia de la mortalidad aérea y quizás la lentitud en la descomposición del material seco. En cambio su peso relativo presenta un patrón oscilatorio con un incremento relativo muy pequeño al final del período de muestreo de 0.8% para SC/SF y de 1.5% para SC/F, las razones de este posible comportamiento las explicaremos en el punto siguiente.

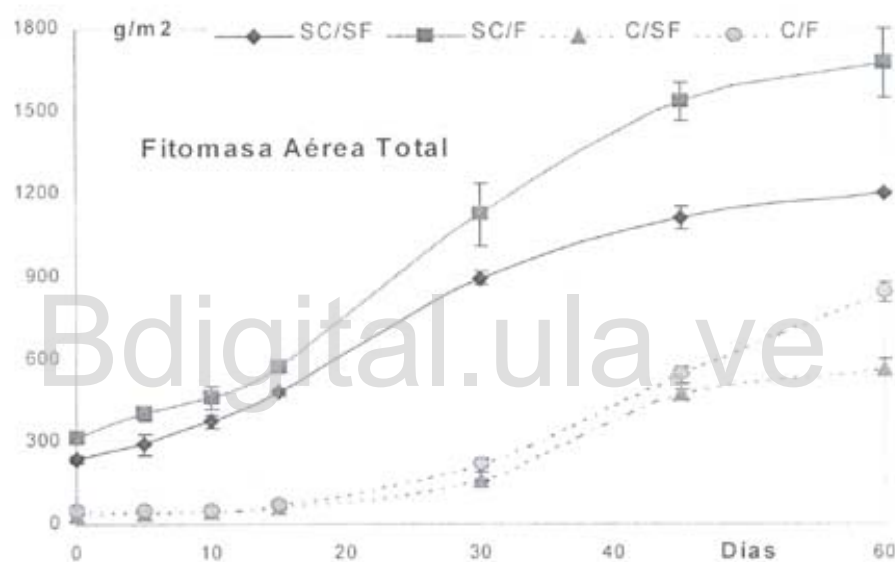


Figura 3.1. Fitomasa aérea total para los cuatro tratamientos

2. Compartimientos que incrementan su peso pero cuya masa relativa disminuye: Este comportamiento es propio de las hojas (láminas foliares) y la corona viva, que presentan sus máximos valores relativos en el muestreo inicial y van disminuyendo en importancia a partir de 30 días hasta el final, con valores mas bien constantes.

La biomasa de hojas aumenta poco en valores absolutos, apenas un 20% en el testigo y no alcanza a duplicarse en el tratamiento fertilizado, lo que provoca una disminución marcada en su peso relativo, que pasa de 41.4 a 14.7% para SC/SF y de 37.3 a 12.2 % para SC/F. Se observa una disminución brusca a los 30 días cuando la biomasa foliar se reduce 11.4% en SC/SF y 13.8 % en SC/F. La acción del fertilizante produce un desarrollo significativamente mayor de la biomasa foliar a lo largo de todo el período de muestreo. Vale la pena señalar que las hojas de los tratamientos sin corte tienen menor tamaño, desarrollo y ancho de lámina y son de un color verde menos intenso que las hojas de los tratamientos con corte.

La corona viva es un compartimiento generado artificialmente por el corte y depende de la altura del mismo (5 cm sobre la superficie del suelo). Está formado por fragmentos de los tallos cortados desarrollados o emergidos recientemente (tallos tiernos). Por consiguiente la corona va disminuyendo su importancia relativa a medida que pasa el tiempo, aunque en términos absolutos su biomasa va aumentando por el desarrollo de nuevos vástagos laterales. Este compartimiento aumenta su biomasa a medida que el sistema rizomático es más complejo y profundo. La tendencia a disminuir su importancia relativa es clara aunque pequeña, ya que para SC/SF pasa de 4.0% al inicio a 3.1 % a los 60 días y para SC/F sus valores van desde 4.3 a 2.8%. Las diferencias son cada vez mayores a medida que avanza el período de muestreo.

El compartimiento de N.Cor disminuye su importancia relativa y no llega a representar más del 2.6% de la FA total. Los dos compartimientos de necromasa no presentan patrones claros a lo largo del período de muestreo, con pequeños aumentos o disminuciones. Entre las posibles causas podemos señalar: diferentes tasas de mortalidad o de descomposición de la necromasa para los diferentes períodos de muestreo, así como una caída y pérdida del material por acción mecánica del viento como del tránsito del personal de campo en los momentos de limpieza de las malezas y de muestreo. Por otra parte debe recordarse que el

experimento se realizó con riego y dentro de la fase de pleno crecimiento, cuando el proceso de senescencia de la FA no había alcanzado su mayor expresión.

El compartimiento R.Cor estructuralmente forma parte de la FA (criterio válido para este trabajo) aunque espacialmente esté enterrado, ya que las yemas que originan los nuevos vástagos se encuentran en los rizomas. Es importante hacer notar, que este compartimiento no fue separado en vivo y muerto, por tal razón solamente fue tenido en cuenta en el cálculo de la FT de cada individuo, siendo excluido del cálculo de la biomasa y necromasa total.

En líneas generales podemos establecer el siguiente orden de importancia relativa de la distribución de la FA en los tratamientos sin corte a los 60 días:

$$B.Tal > B.Rep > B.Hoj > B.Cor > N.pie > R.Cor > N.Cor.$$

Si en cambio compartimentalizamos la FA según un criterio de estado fisiológico, es decir en masa vegetal total viva o muerta, queremos hacer notar que esta relación se mantiene casi constante a lo largo del período de muestreo para ambos tratamientos, con alrededor de 93% de biomasa y 7% de necromasa.

Pero bajo un criterio de manejo ganadero podemos separar la FA total en lo que sería exportado del sistema por cosecha (corte en los diferentes tiempos de muestreo), de la fitomasa remanente en campo (corona). Observamos un aumento gradual de la fitomasa que podría ser cosechada a lo largo del período de muestreo de 84.5 a 91.9% para SC/SF y de 83.5 a 91.7% para SC/F, en cambio la corona presenta una reducción de su importancia relativa al pasar de 15.5 a 8.1 % para SC/SF y de 16.5 a 8.3 % en las plantas fertilizadas. En promedio para todos los períodos de muestreo para ambos tratamientos estaríamos exportando el 88.7% de la FA y dejando en el campo el 11.3% de la misma (Ver Apéndice 3.1).

3.2. El comportamiento de las plantas con corte (Tratamientos C/SF y C/F).

En la tabla 3.4 se presentan los datos de FA para los dos tratamientos con corte (C/SF y C/F). La fitomasa a lo largo de todo el período de muestreo alcanza solo la mitad que en el respectivo tratamiento control. A los 60 días se midió para C/SF una FA total de $564.9 \pm 21.7 \text{ g/m}^2$ vs. $1203.3 \pm 52.4 \text{ g/m}^2$ de SC/SF y para C/F una FT de $840.3 \pm 25.8 \text{ g/m}^2$ vs. $1676.4 \pm 71.6 \text{ g/m}^2$ de SC/F. Obviamente, el incremento neto de fitomasa durante el período de muestreo de los tratamientos con corte presenta cantidades menores (528.2 g/m^2 para C/SF y de 788.9 g/m^2 para C/F) que en los respectivos tratamientos control. Ahora bien, estos incrementos implican que las plantas cortadas incrementaron más de 15 veces su peso inicial. Encontramos que al nivel de la FT existen diferencias significativas entre ambos tratamientos, a partir de los 5 días después del corte (Tabla 3.2 y 3.3)

Al igual que para los tratamientos control pueden describirse dos tendencias en la dinámica temporal de los diferentes compartimientos de la FA (Figura 3.2):

1. **Compartimientos que incrementan su masa:** Tras el corte a 5 cm, todos los compartimientos (B.Tal, B.Hoj, B.Rep y N.pie) incrementaron significativamente su biomasa. El compartimiento N.pie sólo aumenta después de los 30 días del corte, en ambos tratamientos, cuando comienza a haber mortalidad de las primeras laminas foliares, aunque no de tallos ni de estructuras reproductivas. Por lo tanto, a los 60 días solo representa el 3.3% de la FT.

La biomasa de tallos a partir de los 45 días es el compartimiento mayor, llegando a representar mas del 44% de la FT, lo que implica una aumento significativo de las estructuras de sostén, de 250.8 y 376.5 g/m^2 para C/SF y C/F respectivamente. Observamos que a los 60 días los tallos poseen una biomasa menor que los tratamientos control, de 7.5% menos para C/SF que SC/SF y de 8.9% menos para C/F que SC/F, señalando un cambio

significativo de la redistribución de asimilados por el corte. Diferencia aun más acentuada a los 30 días después del corte: 27.1 % menos para C/SF que SC/SF y de 25.5% menos para C/F que SC/F. A partir de los 15 días hasta el final del muestreo, las diferencias en este compartimiento fueron significativas a un nivel del 95%.

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,8 0,5	3,0 0,9	7,5 1,2	57,5 6,1	89,3 5,0	101,5 5,8
B.Tal			1,1 0,5	3,4 1,0	38,6 3,5	232,0 7,1	250,8 1,9
N.Pie						11,2 1,6	18,9 5,9
B.Rep					2,5 0,8	67,9 9,2	109,2 28,5
B.Cor	21,3 2,1	20,2 0,9	21,6 2,2	25,8 0,9	26,1 2,3	27,9 0,9	28,4 0,7
N.Cor	6,0 1,2	7,1 0,5	8,5 1,3	9,4 3,6	15,0 4,2	17,8 1,3	20,0 0,8
R.Cor	9,4 1,4	12,2 0,9	12,5 1,8	14,7 1,3	19,3 1,1	25,1 2,2	36,2 1,5
FA	36,7 1,9	40,2 1,3	46,8 4,2	60,7 5,9	159,0 4,2	471,2 17,8	564,9 30,7

C/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,5 0,5	3,3 1,0	14,7 2,8	68,6 6,5	101,4 8,8	141,9 10,6
B.Tal			1,4 0,4	6,8 2,1	65,6 14,1	263,5 19,3	376,9 24,3
N.Pie						14,8 1,5	28,8 5,3
B.Rep					13,8 0,9	77,8 19,7	182,1 4,0
B.Cor	31,3 3,4	24,8 1,7	23,1 4,3	24,0 2,6	25,4 1,7	30,6 2,4	36,3 3,5
N.Cor	6,7 1,8	9,5 2,2	9,9 1,0	10,9 1,8	16,4 3,4	22,7 4,0	28,7 2,2
R.Cor	13,5 2,3	14,1 0,7	14,3 1,3	16,1 2,0	22,7 1,5	29,5 0,6	45,6 1,1
FA	51,4 5,9	49,0 2,9	52,0 4,9	72,6 4,8	212,5 22,9	540,2 32,8	840,3 36,5

Tabla 3.4. Media y desviación estándar de la fitomasa para los compartimientos aéreos de los tratamientos con corte. Los datos son expresados en g/planta lo que equivale a g/m².

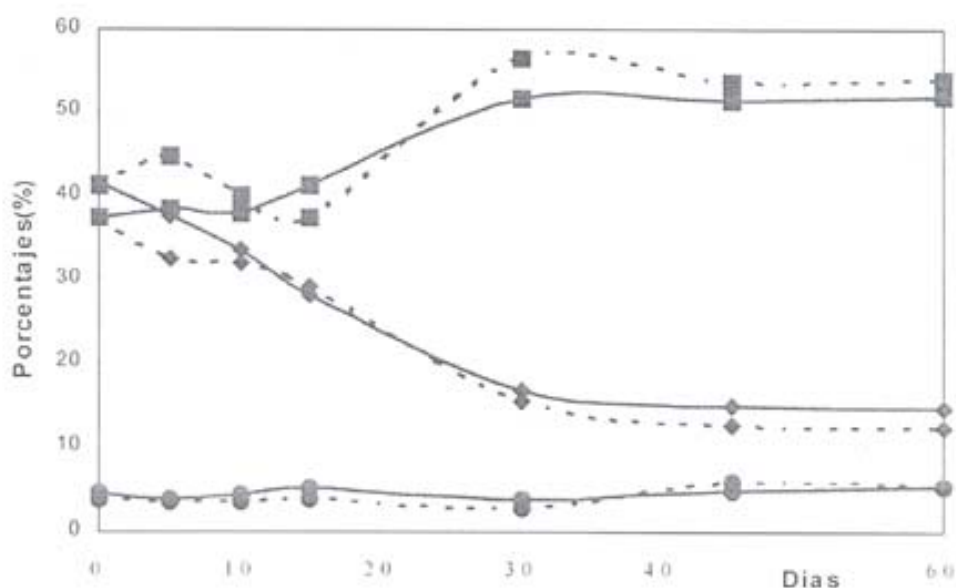


Figura 3.2. Porcentajes de la fitomasa de tres compartimientos aéreos en los tratamientos sin corte. Las líneas continuas representan SC/SF y las quebradas a SC/F. Los símbolos corresponden a: (Cuadrado) tallos, (rombo) hojas y (circulo) necromasa en pie.

Antes de los 45 días la biomasa de hojas es mayor que la de tallos, representado a los 30 días el 36.2% para C/SF y el 32.3% de la biomasa total para C/F, pero luego disminuye a la mitad su importancia relativa, alcanzando a los 60 días porcentajes del mismo orden que los tratamientos sin corte. Es decir que la biomasa foliar incrementa su biomasa relativa en forma de campana a partir del corte, alcanzando su máximo a los 30 días. En contraposición a los tallos, las hojas mantienen porcentajes mayores que los respectivos tratamientos control, de modo que 30 días después del corte, la biomasa foliar relativa fue 19.5% mayor para C/SF que SC/SF y de 16.8% mayor para C/F que SC/F. Al final del período de muestreo las diferencias eran alrededor del 4% mayores para los tratamientos de corte que los sin corte. Es importante hacer notar, que 15 días después del corte el tratamiento C/F tenía una biomasa mayor que el no fertilizado, del 8% en hojas y del 4.2% en tallos, mostrando como el fertilizante genera diferencias significativas desde los 15 días hasta el final del muestreo.

Las estructuras reproductivas (B.Rep) comienzan a formarse a partir de los 30 días después del corte, aumentando su biomasa y su importancia relativa hasta el final del período de muestreo, cuando alcanzan valores similares a los tratamientos sin corte, es decir entorno al 20% de la FT. Las diferencias entre los dos tratamientos resultaron significativas desde el comienzo de la floración.

2. **Compartimientos que incrementan su peso pero cuya masa relativa disminuye:** Obviamente los tres compartimientos de corona decrecen su masa relativa desde el 100% inmediatamente después del corte, hasta valores de 14.9 y 13.1 %, para C/SF y C/F respectivamente, a los 60 días. Estos porcentajes resultan sin embargo mayores que en las plantas no cortadas (Ver Apéndice 3.1).

Queremos resaltar que el incremento neto de biomasa de la corona es muy pequeño (7.1 g/m^2 para C/SF y 5.0 g/m^2 para C/F), sugiriendo por una parte una alta mortalidad de los vástagos cortados, mientras que el ligero aumento de la biomasa de este compartimiento se debe sin duda a la formación de nuevos vástagos laterales inducida por el corte y la consiguiente translocación de asimilados desde la biomasa subterránea. Por ello solo encontramos diferencias significativas entre los muestreos a los 15 y 60 días. En cambio en el compartimiento R.Cor las diferencias son significativas a lo largo de todo el período de muestreo y en la necromasa de corona a partir de los 15 días.

La mayor mortalidad de los vástagos cortados se reafirma con las siguientes observaciones:

Un mayor aumento neto de la N.Cor (14.0 g/m^2 para C/SF y 22.0 g/m^2 para C/F), lo que representa una mortalidad de vástagos inicial cortados del 73.3% para C/SF y 75.5% para C/F,

Un mayor incremento de R.Cor que es de 26.8 g/m² para C/SF y de 32.1 g/m² para C/F.

- A. En los tratamientos control (sin corte) un comportamiento inverso en los que respecta a la B.Cor que aumenta en 24.0 g/m² para SC/SF y de 40.2 g/m² para SC/F, y pequeños aumentos netos para la N.Cor de 8.4 g/m² para SC/SF y de 14.1 g/m² para SC/F.

En líneas generales la importancia relativa de los diferentes compartimientos de la FA en los tratamientos con corte, fue la siguiente:

$$B.Tal > B.Rep > B.Hoj > R.Cor > B.Cor > N.Cor \geq BaN.$$

Si diferenciamos la fitomasa en biomasa y necromasa en los tratamientos con corte vemos que va aumentando la proporción de biomasa a medida que transcurre el tiempo de muestreo; al inicio la biomasa representa el 78.2 % para C/SF y 82.5% para C/F para alcanzar finalmente valores relativos similares a los tratamientos control, del orden de 93%. El descenso relativo de la necromasa en los tratamientos con corte es muy significativo, ya que sus valores máximos se alcanzan 5 días después del corte (25.4% para C/SF y 27.2% para C/F) bajando al 7% a los 60 días, sugiriendo que en ese momentos el efecto del corte sobre la distribución de la FA total en biomasa y necromasa ha desaparecido.

Si analizamos la distribución relativa de la fitomasa bajo un criterio de manejo ganadero de la pastura, inmediatamente después del corte la FA que ha quedado es por supuesto 100% corona (Ver Apéndice 3.1). Solo 30 días después del corte la fitomasa cosechada alcanza el 62.0 % del total aéreo para C/SF y el 69.6% para C/F, consecuencia de un crecimiento explosivo durante los 15 días anteriores. Desde este punto de vista forrajero, es importante resaltar que entre los 15 y 30 días después del corte la FA de los individuos cortados consiste prácticamente en hojas jóvenes y tallos no lignificados. Así a los 15 días 29.7% del material cosechado en C/F es forraje de alta calidad (20.3% hojas y 9.4% tallos tiernos), lo

que significa que el 68.4% del material cosechado son laminas foliares en plena fase de crecimiento. A los 30 días el material cosechado aumenta a 69.6%, del cual el 32.3% es laminas de hojas muy verdes, lo que significa que las hojas disminuyeron al 46.4% del material cosechado. Para los dos últimos muestreos la relación ya alcanza valores en torno del 85% para el material cosechado y del 15% para la corona. Solo a los 45 días se obtiene un peso de hojas en estas plantas equivalente al peso inicial de hojas de las plantas no cortadas.

Bdigital.ula.ve

C.C.Reconocimiento

Capítulo IV: Dinámica de la Fitomasa Subterránea (FS) y su Extra poladón.

En este capítulo discutiremos los resultados obtenidos sobre evolución temporal de la fitomasa subterránea en los cuatro tratamientos, a lo largo de los 60 días de muestreo. Como los resultados de fitomasa radical dependen fuertemente del procedimiento de muestreo utilizado, discutiremos separadamente los datos aportados por tres procedimientos diferentes, cada uno de ellos basado en un supuesto distinto sobre el patrón de distribución espacial de las raíces de *P. maximum*. Continuaremos luego analizando los resultados referentes a la fitomasa total, utilizando para ello los datos de fitomasa aérea que discutimos en el capítulo anterior y los de fitomasa hipógea que tratamos en este capítulo.

4.1 La fitomasa subterránea en los tratamientos sin corte

Las medias para los tres compartimientos en que dividimos la FS: biomasa de rizomas, necromasa de rizomas y fitomasa (bio y necromasa) de raíces, de 0 a 20 cm de profundidad en el perfil de suelo, aparecen en la Tabla 4.1. Los valores, expresados en gramos por planta, corresponden a un volumen de suelo de 14.137 cm³ debajo mismo de la macolla.

En los dos tratamientos control (sin corte), en sus tres compartimientos, la fitomasa subterránea aumentó en términos absolutos a lo largo del período de muestreo, del mismo modo que lo hiciera la FA, como discutimos en el capítulo precedente. La FS total, al cabo de 60 días fue significativamente mayor en el tratamiento fertilizado (155.6 ± 5.3 g/planta) que en el tratamiento sin fertilización (117.2 ± 1.39 g/planta), con un incremento neto para SC/F de 119 g/planta y de 86.6 g/planta en SC/SF, presentando diferencias significativas de la FS entre ambos tratamientos sin corte para todo el período de muestreo (Tablas 4.2 y 4.3).

El aumento de la biomasa de rizomas es paulatino hasta los 15 días, presentando un gran incremento de biomasa a los 30 días, para luego seguir incrementando en

menor cuantía hasta los 60 días. En la necromasa de rizomas el patrón de incremento es similar, pero el mayor incremento se presenta desplazado hacia los 45 días.

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	7,6 1,4	11,2 1,1	14,2 1,1	14,8 1,4	21,8 1,7	28,7 1,2	30,7 0,5
N.Riz	1,4 0,4	1,5 0,3	1,8 0,1	2,3 0,05	3,9 0,7	5,8 0,4	6,3 0,4
Ra.cm3	21,6 3,3	25,0 0,8	26,1 0,6	32,0 1,8	48,2 5,4	73,7 2,5	80,2 2,3

FS	30,6 3,9	37,6 0,9	42,0 0,8	49,0 1,5	73,9 6,3	108,2 1,4	117,2 2,0
----	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	--------------	--------------

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	9,7 1,4	12,6 1,3	13,9 1,0	15,8 1,2	24,9 3,1	34,0 2,3	40,4 1,0
N.Riz	1,7 0,4	2,2 0,7	2,4 0,3	2,8 0,43	4,5 0,9	6,5 0,6	8,1 0,6
Ra.cm3	25,2 3,3	28,3 0,5	30,4 1,8	35,4 1,5	58,6 2,3	83,9 5,2	107,0 5,4

FS	36,6 3,9	43,2 1,9	46,7 3,0	54,1 3,1	88,0 5,2	124,4 8,0	155,6 6,8
----	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	--------------	--------------

Tabla 4.1: Media y desviación estándar de la fitomasa para los compartimientos subterráneos de los tratamientos sin corte. Los datos son expresados en g/planta lo que equivale a g/m² a excepción de las raíces y FS que el valor corresponde al volumen de suelo muestreado (g/14137 cm³).

En términos relativos la tendencia de los tres compartimientos subterráneos es similar en ambos tratamientos, con pequeñas variaciones a lo largo de los muestreos, es decir un patrón conservador de la proporción de la fitomasa asignada a cada uno de los compartimientos, independientemente de la aplicación de fertilizante o del período de muestreo. En el tratamiento SC/SF, el compartimiento B.Riz tiene valores relativos que oscilan entre 24.9 % al inicio y 26.2% a los 60 días, presentando un máximo de 33.7% a los 10 días. La N.Riz

	Trat	B.Riz	N.Riz	Ra10	Ra20	T.Riz	T.Ra	FS	Total
0	SC/SF	b	a	b	a	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	b	a	b	a	b	b	b	c
	C/F	a	a	a	a	a	a	a	c
5	SC/SF	a	b	b	a	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	b	ab	b	a	c	b	c	c
	C/F	a	ab	b	a	ab	ab	b	c
10	SC/SF	a	b	b	a	a	b	ab	b
	SC/F	ab	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	b	c	a	b	c	c	c
	C/F	b	b	bc	a	b	b	b	c
15	SC/SF	a	ab	a	ab	a	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	b	b	b	b	b	c	c	c
	C/F	b	b	b	ab	b	c	c	c
30	SC/SF	ab	a	b	ab	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	b	c	ab	c	c	c	c
	C/F	b	b	c	b	b	c	c	c
45	SC/SF	b	a	b	a	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	b	c	a	d	c	c	c
	C/F	b	b	c	a	c	c	c	c
60	SC/SF	b	b	b	b	c	b	b	b
	SC/F	a	a	a	ab	a	a	a	a
	C/SF	c	c	d	a	d	d	d	d
	C/F	a	c	c	ab	b	c	c	c

Tabla 4.2. Análisis de Varianza de dos factores (corte y fertilización) para cada compartimiento subterráneo por muestreo y para todos los tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncan. La significancia al 95% de confianza por el método de comparaciones múltiples Tukey HSD. El modelo es significativo con un R^2 mínimo de 0,925 de todas las corridas.

presenta oscilaciones pequeñas, con tendencia a un ligero incremento entre 4.7% al inicio y 5.4% a los 60 días (valor máximo). La fitomasa de raíces ($Ra.cm^3$) conforma el compartimiento cuantitativa mente más importante, con pequeñas oscilaciones y una tendencia a la disminución, con un rango que va desde 70.4% al inicio hasta 68.4% a los 60 días, y un mínimo a los 10 días, de 62.1 % (Ver Apéndice 4.1):

N.Riz	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	j	i,j	g,i,j,h	g,f,h	e,d	c	c,b
SC/F	g,i,j,h	g,i,f,h	g,f	f	d	b	a
C/SF	i,j,h	i,j,h	i,j,h	g,i,j,h	g,f,h	f	e
C/F	g,i,j,h	g,i,j,h	i,j,h	g,i,j,h	g,i,f,h	f	e,d

Ra.10	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	l	k,j,l	k,j	h	f,e	c	b
SC/F	k,j,l	i,j	i,h	h	d	b	a
C/SF	l	k,l	l	k,j,l	h	g	e
C/F	k,j,l	k,j,l	k,j,l	k,l	h	f,g	d

Ra.20	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	g,f	g,f	g,f	g,f	g,f	d,c,e	d,c
SC/F	g,f	g,f	g,f	d,f,e	d,c,e	b,a	a
C/SF	g,f	g,f	g	g,f	g,f	d,c	a
C/F	g,f	g,f,e	g,f	g,f	g,f	b,c	a

T.Ra	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	k,l	k,j	k,j	h,g,i	f	c	b
SC/F	k,j	j,i	h,i	g	e	b	a
C/SF	k,l	k,l	l	k,j,l	h,g	f	e
C/F	k,j	k,j	k,j	k,l	h,i	f	d

Total	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	j	i	h	g	e	d	c
SC/F	i	h	g	f	d	b	a
C/SF	k	k	k	k	j	g	f
C/F	k	k	k	k	j	f	e

Tabla 4.3. Anova de tres factores (corte, fertilización y muestreo) para cada compartimiento subterráneo y fitomasa total de los cuatro tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncan. Las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$. La letra "a" representa el mayor valor de biomasa.

Los cambios temporales son aún menores en el tratamiento fertilizado, la biomasa de rizomas muestra un patrón similar al del tratamiento anterior, con 26.5% al inicio y 26.0% a los 60 días, y un máximo a los 10 días de 29.7%. La necromasa de rizomas por su parte varió entre el 4.6% al inicio y el 5.2% al final del experimento. La importancia relativa de la fitomasa radicular tiende a mantenerse constante pasando de 68.9% al inicio a 68.8% a los 60 días, con mínimo de 65.2% a los 10 días. En términos de diferencias, los tres compartimientos subterráneos

presentan diferencias significativas a lo largo de todo el período de muestreo (Tabla 4.3).

4.2 La fitomasa subterránea en los tratamientos con corte.

En la Tabla 4.4 se presentan las medias de los tres compartimientos de la FS en los tratamientos con corte, para todo el período de muestreo. A los 60 días se registró una FS de 87.2 ± 1.7 y 108 ± 2.5 g/planta, con un incremento neto de 56.5 y 71.7 g/planta, para C/SF y C/F respectivamente. El patrón temporal es similar al descrito para los tratamientos sin corte, pero los valores absolutos son menores. Las tendencias de los valores relativos para los tres compartimientos de ambos tratamientos son similares, presentando el mismo patrón y los mismos rangos de valores que los tratamientos sin corte (Ver Apéndice 4.1) Las diferencias son significativas desde los 15 días hasta el final del muestreo (Tablas 4.2 y 4.3).

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	7,6 1,0	8,7 1,2	9,8 0,7	10,1 0,6	16,1 1,6	20,7 2,3	24,2 2,1
N.Riz	1,5 0,4	1,6 0,3	1,6 0,6	1,8 0,35	2,2 0,2	2,9 0,7	3,6 0,4
Ra.cm3	21,6 2,1	22,7 3,1	20,3 2,6	24,5 1,3	34,0 2,6	46,4 1,4	59,4 1,2
FS	30,7 2,9	33,0 4,5	31,7 2,6	36,4 1,9	52,4 2,5	70,0 4,3	87,2 2,9

C/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	9,7 1,0	10,7 1,5	12,0 2,0	12,0 1,6	21,2 2,2	26,6 0,9	38,0 1,4
N.Riz	1,7 0,4	1,6 0,1	1,6 0,4	1,8 0,51	2,2 0,2	2,8 0,2	4,1 0,2
Ra.cm3	25,2 2,1	25,6 1,9	25,5 3,1	23,5 1,4	31,0 2,5	49,7 4,2	66,2 3,3
FS	36,6 2,9	37,9 2,5	39,0 5,5	37,3 2,6	54,4 4,8	79,1 3,6	108,3 4,4

Tabla 4.4: Media y desviación estándar de la fitomasa para los compartimientos subterráneos de los tratamientos con corte. Los datos son expresados en g/planta lo que equivale a g/m² a excepción de las raíces y FS que el valor corresponde al volumen de suelo muestreado (g/14137 cm³).

La biomasa de rizomas oscila entre el 24.8% al inicio, el 27.8% a los 60 días, y un máximo de 29.7% a los 10 días, en el tratamiento C/SF. La necromasa por su parte disminuye ligeramente con el tiempo, desde 5.0% al inicio hasta 4.1 % a los 60 días. Las raíces registran porcentajes que van desde 70.2% al inicio a 68.1 % a los 60 días, con un mínimo de 63.9% a los 10 días.

Por último, en el tratamiento C/F se presentan las mayores cambios. La B.Riz incrementa su importancia relativa desde 26.5% al inicio a 35.1 % a los 60 días, la N.Riz disminuye desde 4.6% al inicio a 3.8% al final, en tanto que las raíces disminuyen notoriamente su importancia relativa en los primeros 30 días cayendo del 68.9% al inicio al 56.9% a los 30 días, pero durante los siguientes 30 días las raíces vuelven a aumentar, hasta alcanzar el 61.2% a los 60 días. Este último patrón nos muestra como el efecto combinado de fertilización más corte tiende a modificar el patrón de asignación de recursos a las raíces. Tanto la Ra.cm³ como la N.Riz presentan diferencias significativas a partir de los 30 días, la B.Riz a partir de los 15 días (Tabla 4.1).

4.3 Algunos problemas de estimación de la fitomasa radical

4.3.1 Estimación de la biomasa de raíces por extrapolación directa

En la Tabla 4.5 se presentan los resultados de la extrapolación directa de la fitomasa radical a un m² de área y 20 cm de profundidad, sin extrapolar la fitomasa de rizomas ya que se tiene absoluta certeza de haberla medido en su totalidad. La extrapolación se realizó aplicando la siguiente formula, que consiste en multiplicar los gramos de raíces medidos por el volumen que ocupa un metro cuadrado por 20 cm de profundidad (200000 cm³) dividido por el volumen muestral (14137 cm³):

$$Ra.m^2 ExD_{(t)} = (Ra.cm^3_{(t)} * 200000 cm^3) / 14137 cm^3$$

La justificación para extrapolar los datos de la unidad de muestreo a 1 m² radica en el hecho de que normalmente se trabaja con una área muestral pequeña, muy

inferior al metro cuadrado, dado el laborioso esfuerzo de muestreo que implica coleccionar, transportar y lavar varias decenas de kilos de suelo. Sin embargo es conveniente expresar la FS en la misma unidad que la FA, es decir g/m².

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.cm ³	21,6	25,0	26,1	32,0	48,2	73,7	80,2
Ra.m ² ExD	305,2	353,2	369,1	452,2	682,1	1042,7	1134,7
FS	314,3	365,8	385,1	469,3	707,8	1077,2	1171,7
FT	550,6	655,7	757,3	947,3	1599,6	2187,0	2375,1

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra. cm ³	25,2	28,3	30,4	35,4	58,6	83,9	107,0
Ra.m ² ExD	356,6	400,9	430,2	501,2	828,8	1187,2	1513,5
FS	368,0	415,8	446,5	519,9	858,3	1227,8	1562,1
FT	682,1	817,3	905,4	1089,5	1981,7	2763,7	3238,4

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.cm ³	21,6	22,7	20,3	24,5	34,0	46,4	59,4
Ra.m ² ExD	305,2	321,1	287,0	346,7	481,6	656,4	840,4
FS	314,3	331,4	298,4	358,6	499,8	680,0	868,2
FT	351,0	371,7	345,2	419,3	658,8	1151,2	1433,1

C/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra. cm ³	25,2	25,6	25,5	23,5	31,0	49,7	66,2
Ra.m ² ExD	356,6	361,6	360,1	332,4	437,9	702,6	936,7
FS	368,0	373,9	373,7	346,2	461,3	732,0	978,8
FT	419,4	422,9	425,7	418,8	673,8	1272,2	1819,1

Tabla 4.5. Fitomasa radical obtenida por extrapolación directa de la unidad de muestreo a 1 m². Se indican asimismo los nuevos valores de fitomasa subterránea y total para todos los tratamientos durante el período de muestreo.

La fitomasa estimada de raíces por m², se incrementa 14 veces en todos los muestreos y tratamientos, ya que este método parte del supuesto que exista una distribución uniforme de las raíces en todo el metro cuadrado hasta la profundidad deseada, en nuestro caso 20 cm. Por lo tanto, con nuestra unidad de muestreo estaríamos midiendo solamente el 7% de esta fitomasa, valores que en las tablas

anteriores aparecen como $Ra.cm^3$. Como los valores extrapolados al m^2 no son más que los valores obtenidos en la unidad de muestreo utilizada multiplicados por una constante de transformación, las tendencias del comportamiento radical en valores absolutos en los 4 tratamientos se conservan idénticas a lo discutido en los puntos 4.1 y 4.2. Pero por supuesto esta manera de calcular la biomasa radical sobrestima largamente la biomasa real pues extrapola la cantidad muestreada debajo de la macolla a todo el metro cuadrado, mientras que la experiencia nos indica que la densidad de raíces va disminuyendo a medida que nos alejamos del centro de la macolla.

4.3.2. Cálculo de la fitomasa de raíces mediante el muestreo horizontal de un metro cuadrado.

Para obtener una mejor estimación de la FS, ya que sabemos, en primer lugar, que con la unidad de muestreo de suelo no estamos midiendo la totalidad de las raíces, por ende estamos subestimando la cantidad real de FS al no medirlas en un metro cuadrado; y en segundo lugar, que el método de extrapolación directa sobrestima largamente la FS, ya que parte del supuesto erróneo de una distribución homogénea en todo el suelo. Por lo tanto, nos planteamos determinar la distribución horizontal del sistema radicular en un metro cuadrado y la proporción de la misma que estamos midiendo con nuestra unidad de muestreo.

En la Figura 4.1 se presentamos para los tratamientos con corte la distribución de la fitomasa radical en un metro cuadrado (para ejemplificar), dividido en 25 secciones de 20 x 20 cm y en cuyo centro se encontraba la macolla. Vemos que con la unidad de muestreo colocada bajo la macolla estamos midiendo solamente el 37.2% de la FS total para el tratamiento control y el 43.9% de la FS total para el tratamiento con corte, en los primeros 20 cm del perfil de suelo.

Otro punto interesante de señalar es como la cantidad de raíces va disminuyendo en función de la distancia del centro de la macolla (Tabla 4.6). Por ejemplo, a 20 cm del centro de la macolla estamos midiendo el 5.2% de la fitomasa radical de 1 m^2 y a 60 cm de distancia medimos el 2.5%. En el Apéndice 4.2 se presentan los

ajustes exponenciales para la fitomasa radical en función de la distancia, expresados en g/m², con un r² de 0.73 para los tratamientos control y de 0.85 para los tratamientos con corte.

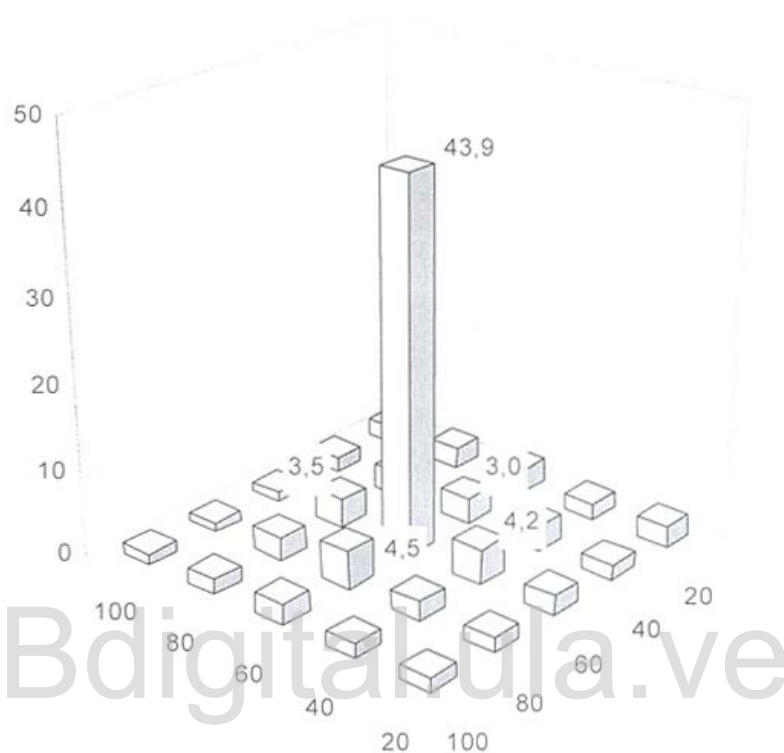


Figura 4.1. Distribución horizontal del sistema radicular de *P. maximum* en un metro cuadrado. Los números indican porcentaje de raíces en función de la fitomasa radical total.

Distancia (cm)	0	20	30	40	45	60
Control	43.9	3.8	2.7	2.2	1.7	1.8
Corte	37.2	6.6	3.1	1.9	1.6	1.0
Media	40.6	5.2	2.9	2.1	1.7	1.4

Tabla 4.6. Porcentaje de raíces (0-20 cm) en función de la distancia al centro de la macolla.

En la Tabla 4.7 aparecen los resultados obtenidos mediante este análisis de la distribución horizontal de las raíces en la capa superior del suelo (0-20 cm). Se mantiene la tendencia a un mayor incremento neto a los 60 días en los tratamientos control que en las plantas cortadas, así como en los tratamientos fertilizados en relación con sus homólogos sin fertilizar. Es decir, tenemos un incremento de FS de 291.4 g/m² para SC/F, de 210.2 g/m² para SC/SF, de 129.8 para C/F y de 110.1 g/m² para C/SF. No obstante, proporcionalmente los tratamientos control fueron los que más incrementaron su fitomasa radical en relación con el incremento neto de su FT (18%, en cambio el incremento en SC/F fue del 17% y en el tratamiento C/F solamente el 14%.

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m2	67,1	77,6	81,1	99,4	149,9	229,1	249,4
FS	76,1	90,2	97,0	116,4	175,6	263,6	286,4
FT	312,4	380,2	469,3	594,5	1067,4	1373,5	1489,7

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m2	78,4	88,1	94,5	110,1	182,1	260,9	332,6
FS	89,7	102,9	110,8	128,8	211,5	301,4	381,2
FT	403,9	504,5	569,7	698,4	1335,0	1837,3	2057,5

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m2	52,2	54,9	49,0	59,3	82,3	112,2	143,6
FS	61,3	65,2	60,5	71,2	100,6	135,8	171,5
FT	98,0	105,5	107,3	131,9	259,6	607,0	736,3

C/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m2	60,9	61,8	61,6	56,8	74,8	120,1	160,1
FS	72,3	74,1	75,1	70,6	98,3	149,5	202,1
FT	123,8	123,1	127,1	143,2	310,7	689,6	1042,5

Tabla 4.7. Fitomasa radical estimada por extrapolación a un m² (0-20 cm) del muestreo de distribución horizontal.

Este método de extrapolación nos permite tener un mejor estimado de la FS expresada en g/m² ya que se basa en la distribución real de las raíces en la capa edáfica donde se concentra su biomasa. Al corregir los valores medidos con la unidad de muestreo (Ver Ra.cm³, de las Tablas 4.1 y 4.4), la fitomasa radical

aumenta 3.1 veces en los tratamientos control y 2.4 veces en los tratamientos con corte.

4.3.3. La distribución vertical de la biomasa radical.

Finalmente hicimos un muestreo vertical en el centro del cuadrado de muestreo para evaluar la distribución de las raíces en función de la profundidad. La distribución vertical de las raíces hasta un metro de profundidad muestra, como era de esperar, la alta concentración de la fitomasa radical en los primeros 20 cm, donde encontramos el 90.5% para los tratamientos sin corte y el 86.7% para los tratamientos con corte (Figura 4.2). En los cuatro niveles siguientes (20 a 100 cm) se encuentra apenas el 9.5% y el 13.3% de la fitomasa radical para los tratamientos sin y con corte respectivamente, la mitad aproximadamente de esta cantidad en el nivel 20-40 cm. La fitomasa decrece exponencialmente con la

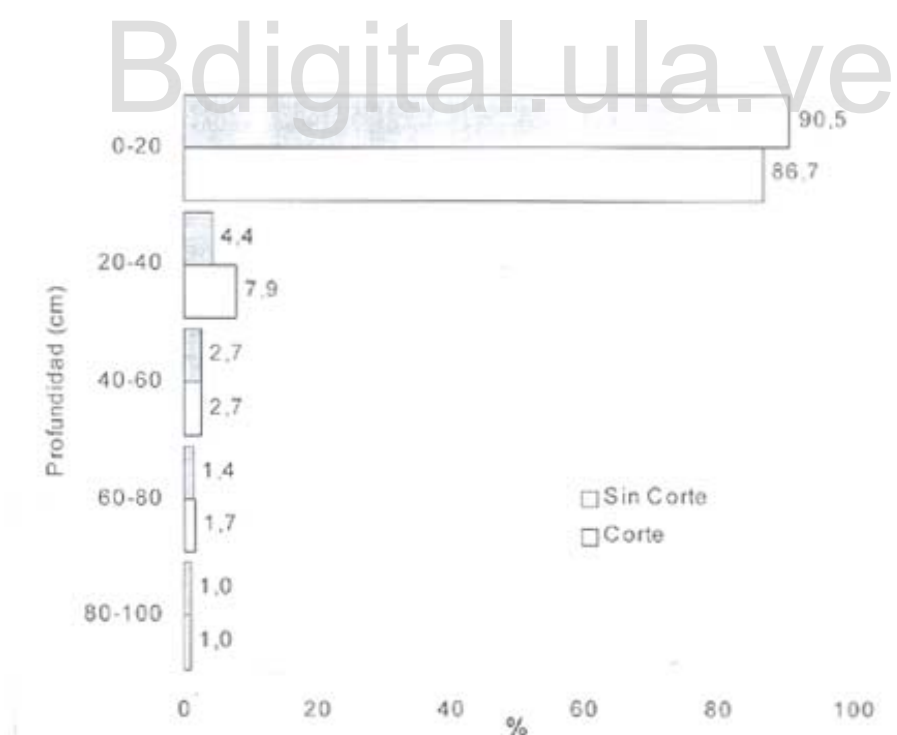


Figura 4.2. Distribución vertical de raíces hasta un metro de profundidad, bajo la macolla, en los tratamientos fertilizados, con y sin corte.

profundidad, con un ajuste obtenido con un r^2 de 0.84 para los tratamientos control y de 0.80 para los tratamientos con corte (Ver Apéndice 4.2). Con la unidad de muestreo estamos cuantificando en el centro del cuadrado de muestreo, el 62.4% de la fitomasa radical en los tratamientos control y el 55.1 % para los tratamientos de corte hasta un metro de profundidad.

En la Tabla 4.8 aparecen los resultados obtenidos mediante este análisis de la distribución vertical de las raíces hasta 1 metro de profundidad. Se observa la misma tendencia a un mayor incremento neto a los 60 días en los tratamientos control que en las plantas cortadas. Solo en los tratamientos cortados el fertilizante no genera diferencias significativas de la fitomasa radicular. Es decir, tenemos un incremento neto de FS de 612.0 g/m² para SC/F, de 362.8 g/m² para SC/SF, de 104.6 para C/F y de 102.0 g/m² para C/SF.

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m ³	173,0	199,0	160,0	244,9	334,5	454,8	535,8
FS	185,1	214,6	176,0	263,9	361,9	484,6	572,1
FT	421,4	504,5	548,3	741,9	1253,8	1594,5	1775,4

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m ³	173,0	219,5	210,7	270,7	398,9	647,8	785,0
FS	185,1	237,4	229,0	288,9	430,8	689,5	835,2
FT	499,2	638,9	687,9	858,5	1554,2	2225,4	2511,5

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m ³	58,2	61,1	54,7	66,1	91,8	125,1	160,2
FS	67,4	71,5	66,1	78,0	110,1	151,2	188,6
FT	104,0	111,7	113,0	138,7	269,1	622,4	753,4

C/F	0	5	10	15	30	45	60
Ra.m ³	74,0	69,0	68,3	63,3	83,5	134,5	178,6
FS	85,4	81,3	81,8	77,1	106,9	166,3	222,9
FT	136,8	130,3	133,8	149,7	319,4	706,4	1063,2

Tabla 4.8. Fitomasa radicular estimada por la extrapolación del muestreo de distribución vertical, es decir gramos de raíces en un metro cúbico.

Este método de extrapolación nos permite tener un patrón de la distribución de la fitomasa radicular en función de la distancia al centro de la macolla, reflejando que la fitomasa radicular aumenta alrededor de 7 veces para los tratamientos sin corte y 3 veces para las plantas cortadas.

Capítulo V: Dinámica de la Fitomasa Total (FT). Las Relaciones de Masa entre Compartimientos, los Efectos del Corte y la Fertilización, y las Tasas de Crecimiento (Absolutas y Relativas), de Asimilación Neta y de Translocación Neta.

5.1 Dinámica de la fitomasa total considerando la fitomasa subterránea en la unidad de muestreo central.

En este punto presentamos los resultados de la FT de los individuos colectados para cada fecha de muestreo, reagrupando los 10 compartimientos anteriormente descritos (Ver tablas 3.1, 3.4, 4.1 y 4.4) en solo seis, para todos los tratamientos, lo que nos permite tener una visión global de los patrones de asignación de fitomasa de *P. maximum*, así como de la importancia relativa de los compartimientos morfoestructurales aéreos frente a los subterráneos. Los nuevos compartimientos son: Hojas (B.Hoj + N.pie), Tallos (B.Tal), Rep (B.Rep), Cor (B.Cor + N.Cor + R.Cor), Riz (B.Riz + N.Riz) y Ra.cm³ (Ra.cm³)

5.1.1 Tratamientos control.

Los valores absolutos alcanzados por los distintos compartimientos en los dos tratamientos sin corte (Tabla 5.1), muestran un aumento de la masa con el tiempo, aumentos aun mayores en el tratamiento fertilizado. Por ejemplo, los incrementos netos en tallos a los 60 días fueron de 535.7 g/planta en SC/SF y 772.4 g/planta en SC/F, en tanto que las raíces aumentaron 58.6 g/planta y 81.8 g/planta, respectivamente. Por otra parte, el aumento en los compartimientos aéreos fue significativamente mayor que en los subterráneos, siendo la mayor asignación de biomasa aérea a los tallos, y la mayor asignación dentro de los dos compartimientos subterráneos, a las raíces.

En términos porcentuales (Figura 5.1) podemos observar que en ambos tratamientos dos compartimientos aumentan su fitomasa a lo largo del tiempo de muestreo (tallos y estructuras reproductivas), mientras que en cuatro ésta disminuye (hojas, corona, rizomas y raíces). Las tendencias porcentuales entre

ambos tratamientos y en los compartimientos entre si, fueron similares (Ver Apéndice 5.1).

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	109,0	120,8	141,7	158,6	182,5	220,8	243,3
Tallos	88,7	111,6	141,5	197,4	458,5	568,7	624,4
Rep	2,0	17,4	42,4	65,2	176,5	231,8	238,4
Cor	36,7	40,0	46,7	56,8	74,3	88,6	97,2
Riz	9,1	12,6	15,9	17,1	25,7	34,5	37,0
Ra.cm ³	21,6	25,0	26,1	32,0	48,2	73,7	80,2

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	129,8	145,4	164,2	189,4	205,6	283,7	297,1
Tallos	129,4	179,0	183,7	213,8	634,1	824,7	901,8
Rep	3,0	20,6	49,0	98,4	197,6	309,2	338,0
Cor	52,0	56,6	62,0	68,1	86,1	118,4	139,4
Riz	11,4	14,8	16,3	18,6	29,4	40,5	48,6
Ra.cm ³	25,2	28,3	30,4	35,4	58,6	83,9	107,0

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		0,8	3,0	7,5	57,5	100,6	120,4
Tallos			1,1	3,4	38,6	232,0	250,8
Rep					2,5	67,9	109,2
Cor	36,7	39,5	42,7	49,8	60,4	70,7	84,5
Riz	9,2	10,4	11,4	11,9	18,3	23,6	27,8
Ra.cm ³	21,6	22,7	20,3	24,5	34,0	46,4	59,4

C/F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		0,5	3,3	14,7	68,6	116,2	170,7
Tallos			1,4	6,8	65,6	263,5	376,9
Rep					13,8	77,8	182,1
Cor	51,4	48,4	47,3	51,0	64,5	82,8	110,6
Riz	11,4	12,4	13,6	13,8	23,4	29,4	42,1
Ra.cm ³	25,2	25,6	25,5	23,5	31,0	49,7	66,2

Tabla 5.1. Reagrupamiento de los compartimientos morfoestructurales de la gramínea bajo los distintos tratamientos de corte y fertilización. Valores expresados en g/planta.

La FA total de SC/SF aumenta del 88.5% al inicio al 91.1 % a los 60 días, mientras que la FS disminuye del 11.5% al inicio al 8.9% a los 60 días. En SC/F los incrementos fueron ligeramente menores, la FA total aumentó del 89.6% al inicio

al 91.5% a los 60 días, al tiempo que la FS disminuyó del 10.4% al inicio al 8.5% en el último muestreo.

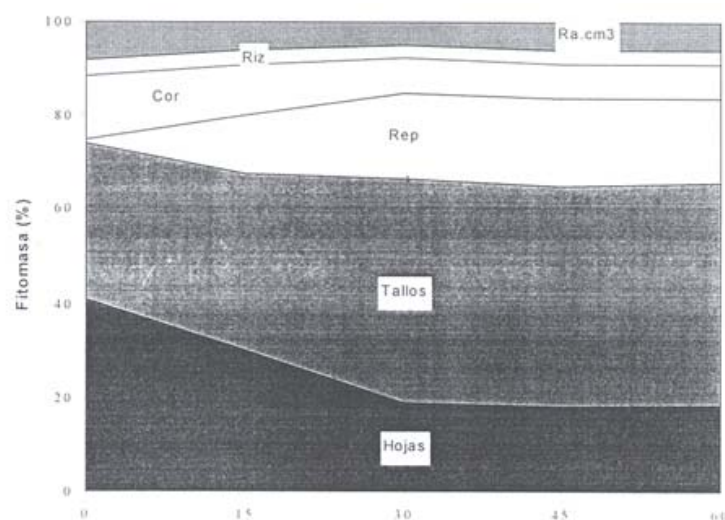


Figura 5.1. Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados de *P. maximum* en función de la fitomasa subterránea medida en la unidad de muestreo (14137 cm³) para el tratamiento SC/SF.

5.1.2 Tratamientos con corte.

Puede verse como todos los compartimientos aumentan su fitomasa a lo largo del período de muestreos (Tabla 5.1), aunque los incrementos netos resultaron menores que en los tratamientos control. Por ejemplo, los tallos tuvieron un incremento neto de 250.8 g/planta en C/SF y 376.9 g/planta en C/F; las raíces en cambio apenas incrementaron 37.8 g/planta en C/SF y 41.0 g/planta en C/F.

Las hojas y los tallos crecen muy lentamente hasta los 15 días, y solo 10 días después del corte se pueden diferenciar nítidamente estas dos estructuras aéreas. A los 15 días, el tratamiento C/F tiene el doble de biomasa en ambos compartimientos que el cortado sin fertilizar. A los 30 días el incremento neto en hojas es 16.2% y el de tallos 41.2% mayor en C/F que C/SF. A los 60 días el incremento neto en hojas continúa aumentando su diferencia (29.5%), en cambio

los tallos reducen la diferencia entre tratamientos al 33.5%. Las estructuras reproductivas comienzan a diferenciarse y a expandirse a los 30 días, siendo 5.5 veces mayor la biomasa reproductiva en los individuos fertilizados. A los 60 días este compartimiento tuvo un incremento neto de un 40% mas en C/F en comparación con C/SF. La corona en 60 días dobló su fitomasa, pasando de 36.7 a 84.5 g/planta en C/SF y de 51.4 a 110.6 g/planta en C/F.

En ambos tratamientos los dos compartimientos subterráneos no incrementaron su fitomasa sino a partir de los 30 días después del corte. Aunque las diferencias solo fueron significativas para los muestreos de 10 y 60 días (Ver tabla 4.1), queremos hacer notar que las raíces disminuyeron su fitomasa, 1.7 g/planta a los 15 días en C/F y 1.3 g/planta en C/SF a los 10 días.

El hecho que los tratamientos con corte hayan mantenido su FS casi constante en los primeros 15 días después del corte, sin incrementos como los encontrados en los tratamientos control, nos induce a considerar esto como una primera evidencia del proceso de autopoda del sistema subterráneo como consecuencia de la ruptura de la relación entre la FA/FS por efecto del corte (ver punto 1.2).

En la Figura 5.2, ejemplificamos las tendencias porcentuales de los distintos compartimientos en el tratamiento C/SF, mientras que en el Apéndice 5.1 presentamos los porcentajes para ambos tratamientos. Hay que hacer notar, que los tres compartimientos que forman la cosecha (Hojas, Tallos y Rep) aumentan su importancia relativa, mientras que la corona y los compartimientos subterráneos decrecen dicha importancia.

En síntesis, al final de la experiencia el orden de importancia de los compartimientos en todos los tratamientos fué:

0 días Cor > Ra > Riz

30 días Hojas> Tallos> Cor > Ra > Riz > Rep

60 días Tallos> Rep ≥ Hojas> Cor > Ra > Riz.

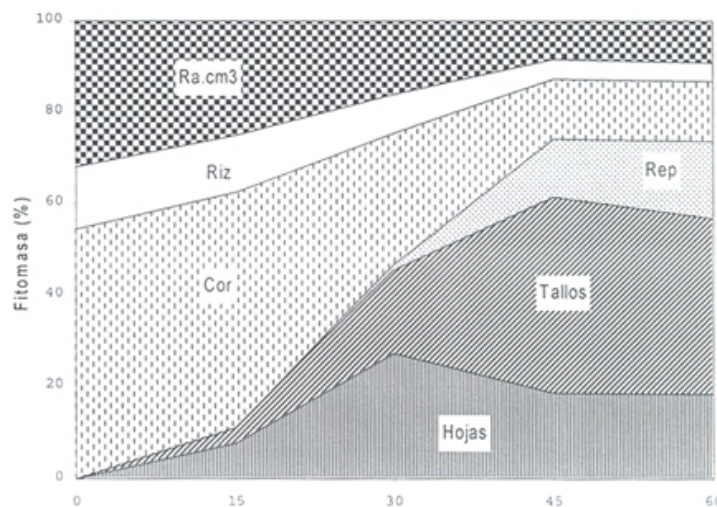


Figura 5.2. Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados de *P.maximum* en función de la fitomasa subterránea medida en la unidad de muestreo (14137 cm³) para el tratamiento C/SF.

Si comparamos la importancia relativa al final del muestreo en todos los tratamientos, notamos que el compartimiento hojas es similar (en torno a 18%); en los tallos los porcentajes en los tratamientos sin corte son mayores (48% vs. 39%); las estructuras reproductivas son iguales para los tratamientos sin corte (18%) pero para C/SF es menor (16.7%) y para C/F es mayor (19.2%). En los restantes tres compartimientos las importancias relativas son mayores en los tratamientos con corte que sin corte, la corona representa el 7.5% para los tratamientos sin corte y el 13% para C/SF y el 11.7% para C/F; los rizomas pasan del 2.75% en los tratamientos sin corte al 4.35% en las plantas cortadas. Por último, en las raíces la importancia relativa es mayor en los tratamientos con corte, pero también es mayor en los tratamientos sin fertilizante que en los fertilizados, en SC/SF es 6.1%, 5.8 % en SC/F, haciéndose esta diferencia aun mayor en C/SF (9.1%) que en C/F (7.0%).

A nivel de la FA total se diferencian significativa mente los tratamientos con corte de los tratamientos control (Ver columna FA en la tabla 3.2), afirmando la hipótesis que la defoliación producida por el corte (o disturbio) es un factor determinante en

la distribución de la FA, mas importante aún que la fertilización. En cambio en relación con la FS total, la fertilización si genera diferencias significativas entre los cuatro tratamientos analizados, reafirmando el hecho de que una mayor oferta de nutrientes conduce a un menor desarrollo de raíces (Ver columna FS en la tabla 4.1).

Como era de esperar, los compartimientos que obedecen a- un criterio morfofuncional, como: hojas, tallos, estructuras reproductivas, raíces y necromasa en pie, presentan diferencias significativas bajo los efectos del corte y la fertilización. En cambio, el corte induce una mayor mortalidad de los rizomas y la fertilización un mayor desarrollo tanto en plantas cortadas como sin cortar.

En relación con los compartimientos de corona las diferencias significativas entre todos los tratamientos nos sugieren que la fertilización induce el brote y rápido desarrollo de nuevos vástagos (R: Cor después de 30 días).

5.2 Dinámica de la fitomasa total considerando la distribución horizontal de la fitomasa radical.

5.2.1 Tratamientos control

La FS representa alrededor del 20 % de la FT (Figura 5.3), es decir mas del doble de los porcentajes medidos con el método precedente y aproximadamente la mitad de los porcentajes obtenidos por extrapolación directa.

La FS disminuye de 24.4% al inicio al 19.2% a los 60 días, con un mínimo de 16.4% a los 30 días para SC/SF. No obstante para SC/F los porcentajes son menores, 22.2% al inicio y 18.5% a los 60 días, con un mínimo de 15.8% a los 30 días.

En el Apéndice 5.2 presentamos los porcentajes calculados con los datos de esta extrapolación de la biomasa radical. Podemos ver que los tallos siguen siendo el compartimiento aéreo de mayor biomasa, con importancias relativas

extremadamente altas al final del muestreo, similares a las reportadas con los datos de la unidad básica de muestreo subterráneo (Ver apéndice 5.1), de 41.9% para SC/SF y 43.8% para SC/F. Las hojas conservan su acentuada tendencia decreciente, disminuyendo en SC/SF de 34.9% a 16.3% a los 60 días y de 32.1 % a 14.4% en SC/F. Las estructuras reproductivas incrementan su biomasa alcanzando valores similares a los de las hojas, alrededor del 16% al final del muestreo. La corona va disminuyendo su importancia 'relativa pasando de 11.7 y 12.9% al inicio a 6.5 y 6.8% a los 60 días, para SC/SF y SC/F, respectivamente. La fitomasa de rizomas mantiene su importancia relativa casi constante en ambos tratamientos, alrededor de 2.5%, manteniéndose como el compartimiento de menor fitomasa. Las raíces presentan una disminución paulatina de su importancia porcentual de 21.5% y 19.4% al inicio a 16.7% y 16.2% a los 60 días para SC/SF y SC/F, respectivamente.

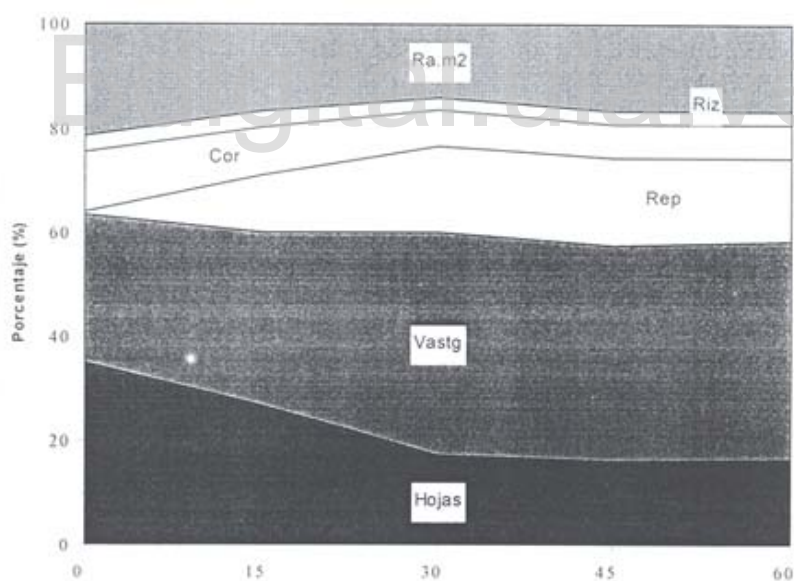


Figura 5.3. Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados de *P.maximum* en función de la fitomasa subterránea estimada por método de distribución horizontal de las raíces(m²) para el tratamiento SC/SF.

5.2.2 Dinámica de la fitomasa total en los tratamientos con corte

En los tratamientos con corte, la FS representaba inicialmente alrededor del 58% de la FT (Figura 5.4), lo que indica una disminución significativa de la importancia relativa de la biomasa aérea remanente (corona) después del corte como principal reservorio de asimilados para el nuevo crecimiento y desarrollo de la biomasa aérea. Ahora vemos que para el restablecimiento de la fitomasa cosechada los individuos de *P.maximum* tienen más de la mitad de la biomasa total como biomasa subterránea, lo que favorece los mecanismos de crecimiento compensatorio que describe Chacón-Moreno (1992).

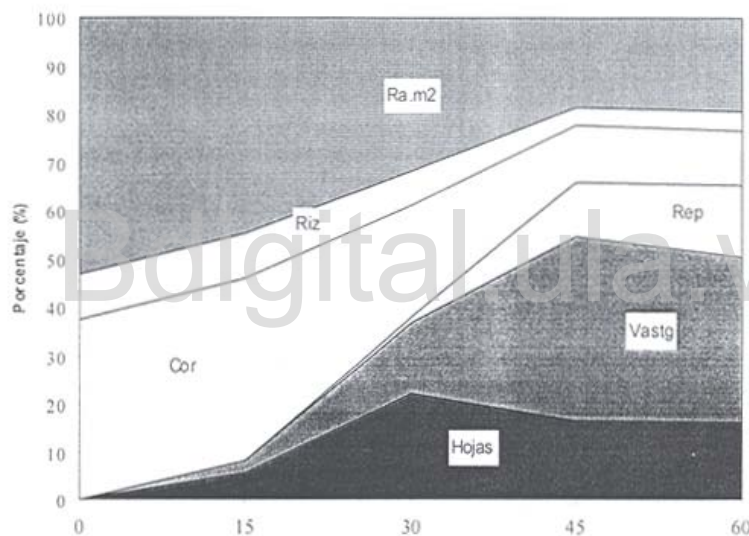


Figura 5.4: Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados de *P.maximum* en función de la fitomasa subterránea estimada por método de distribución horizontal de las raíces (m²) para el tratamiento C/SF.

La FS disminuye su importancia relativa a medida que avanza el muestreo, de 62.6% al inicio a 23.3% a los 60 días para C/SF y de 58.4% al inicio a 19.4 % a los 60 días para C/F. Los rizomas presentan porcentajes casi constantes, alrededor del 9% en ambos tratamientos hasta los 15 días después del corte, disminuyendo luego su importancia hasta alrededor de 4%. La corona es el único compartimiento aéreo que disminuye su fitomasa a medida que aumenta el tiempo de muestreo;

siendo para C/SF de 37.4% al inicio a 11.5% a los 60 días, y para C/F disminuye de 41.6% al inicio a 10.6% a los 60 días.

Los tres compartimientos que conforman la fitomasa cosechada aumentan con el tiempo de muestreo, las hojas presentan un máximo del 22% a los 30 días para luego disminuir hasta el 16% a los 60 días; en los tallos y las estructuras reproductivas el mayor incremento es a los 45 días después del corte. En todo momento los porcentajes de los compartimientos aéreos son mayores en los individuos fertilizados (Apéndice 5.2).

En resumen, a los 60 días de muestreo el orden de importancia relativa de los distintos compartimientos aéreos como subterráneos es el siguiente:

Tallos > Ra.m² ≥ Rep ≥ Hojas > Cor > Riz.

Si comparamos la importancia relativa a los 60 días de muestreo en todos los tratamientos, notamos que el compartimiento hojas es similar en los tratamientos con corte y SC/SF (16%) en cambio en SC/F es menor (14.4%). Los porcentajes de las estructuras reproductivas son similares en los tratamientos control (16%) aunque ligeramente mayor en C/F (17.5%) y menor en C/SF (14.8%); los tallos representan mas del 40% en los tratamientos control y más del 34% en los tratamientos con corte. Las raíces presentan igual importancia relativa en los tratamientos control (16%), similar porcentaje que las hojas y las estructuras reproductivas, pero en el tratamiento C/SF alcanzan su mayor porcentaje (19.5%) y en C/F su menor importancia relativa (15.4%), resultados que están en concordancia con nuestras hipótesis.

Para los dos compartimientos restantes las importancias relativas son mayores en los tratamientos sin corte que con corte, la corona representa alrededor del 11 % y del 7% respectivamente; mientras que los rizomas representan 4% en los tratamientos con corte contra el 2.5% en los tratamientos sin corte.

5.3 Relación entre la fitomasa aérea y la subterránea.

En la Tabla 5.2 presentamos la relación FA/FS calculada sobre la base de los datos reales medidos con la unidad de muestreo (UM.cm³) y también con los otros dos métodos de estimación de la FS discutidos anteriormente. Esta relación es un indicador de la validez de las estimaciones de FS, ya que para formas de vida herbáceas como las gramíneas perennes, los valores medios reportados están alrededor de 2, en condiciones de pastura estabilizada (Rao *et al.* 1996).

UM.cm ³	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	7,7	7,7	8,9	9,7	12,1	10,3	10,3	9,5
SC/F	8,6	9,3	9,8	10,5	12,8	12,3	10,8	10,6
C/SF	1,2	1,2	1,5	1,7	3,0	6,7	6,5	3,1
C/F	1,4	1,3	1,3	1,9	3,9	6,8	7,8	3,5

Ex.Dir	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	0,7	0,7	0,9	1,0	1,2	1,0	1,0	0,9
SC/F	0,9	1,0	1,0	1,1	1,3	1,3	1,1	1,1
C/SF	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,7	0,7	0,3
C/F	0,1	0,1	0,1	0,2	0,5	0,7	0,9	0,4

Ex.DHo	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	3,1	3,2	3,8	4,1	5,1	4,2	4,2	4,0
SC/F	3,5	3,9	4,1	4,4	5,3	5,1	4,4	4,4
C/SF	0,6	0,6	0,8	0,9	1,6	3,5	3,3	1,6
C/F	0,7	0,7	0,7	1,0	2,2	3,6	4,2	1,9

Tabla 5.2. Relación Fitomasa Aérea/Subterránea de acuerdo con los tres métodos de estimación de la fitomasa subterránea.

De manera general, el comportamiento de la relación FA/FS es similar en los tres métodos, va incrementando con un máximo a los 30 días en las plantas sin corte, manteniéndose mayores que en las plantas cortadas en todos los muestreos. Nótese que los valores para las plantas fertilizadas son mayores a lo largo de todo el período de muestreo que para sus valores homólogos sin fertilizante, como consecuencia de una mayor producción de FA debido a un mejor estado nutritivo así como al efecto inhibitor del fertilizante sobre el desarrollo radical. El mayor

valor se encuentra a los 30 días debido al crecimiento de los tallos y las estructuras reproductivas en relación con el pequeño incremento de la FS (Tabla. 5.1 y Figura 5.5).

La relación FA/FS en los tratamientos con corte se incrementa a medida que transcurre el experimento, con valores mayores para las plantas fertilizadas que para los individuos no fertilizados. En ambos tratamientos, se observa que a los 45 días la FA/FS se duplica debido a la mayor asignación de biomasa hacia los tallos y estructuras reproductivas, en los siguientes 15 días la relación FA/FS decrece para C/SF y sigue incrementando para C/F, lo que hace pensar en un alargamiento de la fase de crecimiento gracias al mejor estado nutricional de las plantas fertilizadas, alcanzando finalmente valores similares a los registrados inicialmente en los tratamientos control. Es importante destacar que, como es lógico esperar, el corte reduce significativamente la FA/FS (5 a 9 veces, dependiendo del método), pero a los 60 días la relación es solo 1 a 1.5 veces menor.

En síntesis, podemos indicar que la secuencia promedio de la relación FA/FS para los cuatro tratamientos en el período de muestreo es la siguiente:

$$SC/F > SC/SF > C/F > C/SF$$

Considerando los promedios puede señalarse que para dos de los tres métodos la relación FA/FS fue mayor de 1 en todos los tratamientos. Comparando los tres métodos de estimación de la fitomasa de raíces, es obvio que el uso de la menor unidad de muestreo subestima largamente la FS, ya que la FA fue medida en su totalidad. También hay que señalar que al inicio, cuando el corte reduce la FA a su mínima expresión (la corona) mientras que la FS se muestrea debajo de la macolla la FA/FS es mayor que 1. Este resultado nos sugiere que la FA/FS para *P. maximum* no pareciera ser en ningún momento menor que uno, en neto contraste con el comportamiento de las gramíneas nativas de las sabanas estacionales

neotropicales y otros ecosistemas herbáceos (Sarmiento y Vera, 1977; Sarmiento 1992).

Por extrapolación directa, en promedio a lo largo del período de muestreo, la relación FA/FS presenta valores inferiores a 1 a excepción del tratamiento SC/F. Esto nos dice que este método genera una sobrestimación de la FS, ya que es imposible creer en un patrón de distribución horizontal homogéneo de las raíces. Sin embargo queremos hacer notar que los valores encontrados concuerdan con los datos de la literatura para pasturas con *Brachiaria dictyoneura* (Rao *et al.* 1996) y *Andropogum gayanus* (Bilbao y Medina, 1990), donde se utilizan pequeños volúmenes de suelos para el lavado de raíces y luego se extrapola para estimar la biomasa de raíces por metro cuadrado. Chacón-Moreno (1992), en cambio con este mismo método y para *P. maximum* sobre el mismo suelo de nuestra experiencia, encuentra valores de FA/FS entre 4.1 y 10.9 para diferentes tratamientos de corte y fertilización.

La extrapolación por la distribución horizontal de raíces muestra que la relación FA/FS para *P. maximum* está alrededor de 4. Esta afirmación se basa en el hecho de que para todos los muestreos a los 60 días fue medido el valor real de la FS para área de 1 m² y 20 cm de profundidad (valores en negrita en la Tabla 5.2), así como el valor real de la FA también para 1 m². De los tres métodos este da en nuestra opinión los mejores estimados de la FS y por ende de la relación FA/FS a lo largo del período de muestreo.

Como conclusión hagamos notar que *P. maximum* responde muy rápidamente al disturbio inducido por la defoliación cuando no tiene limitaciones nutricionales ni de agua disponible en el suelo, pues en apenas 15 días después del corte la relación FA/FS ya es igual a uno, 15 días mas tarde llega a 2.2, en tanto que al cabo de 60 días alcanza una relación mayor a 4, similar a la de los tratamientos control.

5.4 Otras relaciones entre los compartimientos de la fitomasa.

5.4.1 Relación entre la fitomasa foliar (FF) y de raíces (FRa)

Este índice nos permite evaluar la relación existente entre los dos compartimientos morfoestructurales de mayor implicación funcional, donde se realizan los dos principales procesos para la producción de biomasa: asimilación de carbono y absorción de los nutrientes.

En las plantas control, la tendencia general para todos los métodos de calcular la biomasa de raíces, es una disminución de la relación FF/Fra con el tiempo, luego de haber alcanzado un máximo a los 10 días (Tabla 5.3). Esto es debido sin duda al rápido crecimiento de la biomasa asimilatoria en detrimento de la FS, hasta alcanzar la planta un cierto grado de desarrollo foliar. Pero además, a partir de los 15 días parece acentuarse la translocación de asimilados hacia la biomasa

UM.cm ³	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	5,1	4,8	5,4	5,0	3,8	3,0	3,0	4,3
SC/F	5,1	5,1	5,4	5,3	3,5	3,4	2,8	4,4
C/SF		0,03	0,1	0,3	1,7	2,2	2,0	1,1
C/F		0,02	0,1	0,6	2,2	2,3	2,6	1,3

Ex.Dir	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	0,36	0,34	0,38	0,35	0,27	0,21	0,21	0,3
SC/F	0,36	0,36	0,38	0,38	0,25	0,24	0,20	0,3
C/SF		0,002	0,01	0,02	0,12	0,15	0,14	0,1
C/F		0,001	0,01	0,04	0,16	0,17	0,18	0,1

Ex.DHo	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	1,62	1,56	1,75	1,60	1,22	0,96	0,98	1,4
SC/F	1,66	1,65	1,74	1,72	1,13	1,09	0,89	1,4
C/SF		0,01	0,06	0,13	0,70	0,90	0,84	0,4
C/F		0,01	0,05	0,26	0,92	0,97	1,07	0,5

Tabla 5.3. Relación entre la fitomasa foliar y la fitomasa de raíces (FF/FRa) de acuerdo con los tres métodos de estimación de la de la fitomasa subterránea.

subterránea, disminuyendo en consecuencia las tasas relativas de crecimiento de la biomasa asimilatoria. Por ende la eficiencia del sistema asimilatorio de las plantas sin corte aumenta con el tiempo de muestreo, ya que el compartimiento hojas disminuye su tasa de crecimiento pero la planta no deja de aumentar su biomasa foliar. Para ejemplificar lo dicho anteriormente tomaremos el caso del tratamiento SC/SF por el método EX.DHo: al inicio se necesitan 1.52 g de hojas para mantener el funcionamiento o producción de 1 g de raíces y al final de la experiencia apenas 0.98 g de hojas, representando un aumento de eficiencia de 1.6 veces.

En los tratamientos con corte, la relación FF/FRa aumenta ya que el corte eliminó todo el aparato asimilatorio, por lo que las plantas parecieran tender a restablecerlo lo más rápido posible a expensas de la translocación de asimilados almacenados en la FS. El disturbio que genera el corte es tan fuerte que a los 5 días la FRa es 100 veces mayor que la FF. Lo que realmente impresiona es la capacidad de respuesta al disturbio de esta gramínea que a los 30 días, bajo condiciones óptimas para su crecimiento (C/F), restablece una relación FF/FRa similar a la de los tratamientos control, mientras que a las plantas sin fertilizantes les lleva apenas 15 días más alcanzar esta relación.

5.4.2 Relación entre la biomasa foliar ($BF = B.Hoj$) y de sostén ($BSos = B.Tal + B.Cor$)

En todo momento la relación $BF/BSos$, para todos los tratamientos presenta valores inferiores a 1 y con una tendencia a disminuir a medida que transcurre el tiempo (Tabla 5.4), lo que implica que la biomasa de sostén se va haciendo cada vez más importante, incrementando su biomasa al irse lignificando sus estructuras (transformación de los tallos en verdaderas cañas). A su vez la biomasa foliar se va reduciendo debido a la senescencia y posterior mortalidad de las láminas foliares. Este razonamiento es válido para los tratamientos con corte una vez que

los individuos han restablecido la FA cosechada, es decir después de 30 días del corte.

BH/Bsos	0	5	10	15	30	45	60
SCISIF	0,8	0,81	0,74	0,59	0,30	0,27	0,26
SCIF	0,73	0,62	0,67	0,67	0,26	0,22	0,21
CISIF		0,04	0,13	0,26	0,89	0,34	0,36
CIF		0,02	0,13	0,48	0,75	0,34	0,34

Tabla 5.4 Relación Biornasa Asimilatoria/Biomasa de Sostén (BH/Bsos).

Para los tratamientos sin corte observamos que la relación parte de valores próximos a 0.89 y 0.73 para disminuir 3.4 veces a los 60 días de muestreo y llegar a valores de 0.26 para SC/SF y 0.21 para SC/F. A los 30 días se observa que la relación se estabiliza hasta el final del muestreo donde los tallos presentan casi 3 veces más biomasa que las hojas. El tratamiento fertilizado presenta en todo momento más biomasa de tallos que de hoja, lo que indica que el fertilizante en plantas no sometidas al corte es destinado mayoritariamente al desarrollo de la biomasa de sostén.

La curva de esta relación en los tratamientos con corte presenta un umbral a los 30 días (0.89 para C/SF y 0.75 para C/F), valores similares a los valores más altos en los tratamientos control (0 días). A partir de los 45 días la relación disminuye a 0.34 y se mantiene constante hasta los 60 días. Definitivamente el corte induce un cambio temporal significativo de la biomasa foliar en detrimento de la biomasa de sostén lignificada, ya que los tallos hasta los 45 días son de menor tamaño, más tiernos, aplanados y de color verde intenso, es decir entre los 30 y 45 días después del corte comienza el proceso de engrosamiento y lignificación de los tallos.

El fertilizante en estos tratamientos tiene el mismo efecto que en los tratamientos sin corte, ya que los valores de esta relación también son menores, lo que

reafirma el supuesto que al mejorar la disponibilidad de nutrientes en la planta se retrasa la senescencia foliar y la lignificación de las estructuras de sostén.

5.4.3 Relación entre la biomasa reproductiva ($BR = B.Rep$) y vástagos ($BV = B.Hoj + B.Tal + B.Cor$).

La tendencia a aumentar la relación BR/BV con el tiempo es clara en los cuatro tratamientos (Tabla 5.5). La biomasa asignada a las estructuras reproductivas va aumentando hasta llegar a representar 1/3 de la biomasa aérea a los 60 días. Los tratamientos sin corte, que al inicio del experimento están comenzando su fase reproductiva, alcanzan valores de 0.3 a partir de los 45 días, no existiendo diferencias por la aplicación de fertilizante.

BR/BV	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	0,01	0,07	0,14	0,18	0,27	0,30	0,28
SC/F	0,01	0,06	0,13	0,24	0,23	0,29	0,29
C/SF					0,02	0,19	0,29
C/F					0,09	0,20	0,33

Tabla 5.5. Relación Biomasa Reproductiva / Biomasa de Vástagos (BRIBV).

En las plantas cortadas la fase reproductiva se inicia a los 30 días después del corte siendo más vigoroso el desarrollo de las estructuras reproductivas en las plantas fertilizadas. Las plantas cortadas llegan en solo 30 días a las mismas proporciones (0.3) que sus homólogas no cortadas, que para ello necesitaron tres meses. Esto nos sugiere que el corte por si sólo acelera el proceso reproductivo de *P. maximum*, siendo que el máximo esfuerzo es equivalente a 1/3 de la biomasa aérea asignada a las estructuras vegetativas.

5.5 Efectos del corte sobre la dinámica de distribución de la fitomasa total

Para analizar los efectos del corte sobre la dinámica de acumulación de la biomasa en *P. maximum*, dividimos los datos de fitomasa de los 10

compartimientos y de todos los muestreos del tratamiento con plantas cortadas entre el tratamiento sin corte, considerando si están o no fertilizaados, es decir C/SF vs SC/SF y C/F vs SC/F. Esta relación la llamamos "Efecto Corte", y puede verse para los tratamientos no fertilizados en la Tabla 5.6, en que el Apéndice 5.3 presenta los resultados en los tratamientos fertilizados, ya que tanto las tendencias como los valores son similares.

C/A	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,01	0,02	0,1	0,4	0,5	0,6
B.Tal		0,01	0,02	0,1	0,4	0,4
N.Pie					0,2	0,3
B.Rep				0,01	0,3	0,5
B.Cor	0,9	0,8	0,8	0,6	0,6	0,6
N.Cor	1,1	1,1	1,1	1,5	1,6	1,4
R.Cor	1,2	1,1	0,9	0,8	0,8	1,0
B.Riz	0,8	0,7	0,7	0,7	0,7	0,8
N.Riz	1,0	0,9	0,8	0,6	0,5	0,6
Ra.cm3	0,9	0,8	0,8	0,7	0,6	0,7
TOTAL	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5

COS	0,003	0,01	0,03	0,1	0,4	0,4
FA	0,1	0,1	0,1	0,2	0,4	0,5
FS	0,9	0,8	0,7	0,7	0,6	0,7
FA/FS	0,2	0,2	0,2	0,3	0,7	0,6

Tabla 5.6. Efecto del corte sobre los compartimientos morfofuncionales de la FA, FS y FT, así como sobre la cosecha (COS) y la relación FA/FS en los tratamientos sin fertilización (C/SF vs SC/SF = C/A).

Lo primero que deseamos resaltar es que todos los valores de la relación Efecto Corte para tratamientos sin y con fertilizante son menores que 1 para todos los compartimientos (aéreos como subterráneos) a excepción de la N.Cor y los primeros valores de R.Cor. Esto nos indica que efectivamente el disturbio corte induce una reducción significativa de la fitomasa de los individuos, independientemente del estado nutricional de las plantas. Los valores mayores de 1 que presentan N.Cor y R.Cor se deben a que el corte acelera la senescencia y posterior mortalidad de un mayor número de fragmentos de tallos de la biomasa remanente, lo que aumenta la necromasa de ambos compartimientos en los tratamientos con corte, así como induce el brote de nuevos vástagos.

Los cuatro compartimientos que conforman la fitomasa cosechada incrementan la relación Efecto Corte a lo largo del tiempo de muestreo, pero observamos que el corte favorece comparativamente una mayor producción de hojas y estructuras reproductivas que de tallos, a pesar de que estos últimos poseen la mayor asignación de biomasa aérea (g/m^2) en todos los tratamientos. Por otra parte se nota claramente que solo a partir de los 45 días después del corte, los tallos adquieren una importancia comparativamente mayor, indicando que el disturbio que ocasiona el corte en la distribución de la FA ha sido compensado por los individuos cortados.

En cuanto a la corona, observamos que B.Cor y R.Cor presentan una tendencia a disminuir y N.Cor a incrementar la relación Efecto Corte a medida que transcurre el tiempo. La disminución de B.Cor y R.Cor puede ser explicada por ser los fragmentos de tallos de las plantas control estructuralmente diferentes a los de las plantas cortadas, en aquellos esta fitomasa está completamente lignificada (son fragmentos de verdaderas cañas) en estos son tallos tiernos.

En relación con la FS puede verse como los tres compartimientos presentan diferentes tendencias en la relación Efecto Corte. En B.Riz permanece casi constante, mientras que en N.Riz y FRa va disminuyendo.

Podemos observar que el corte afecta con mayor intensidad el patrón de asignación de la FA que de la FS, ya que para la FA varía la relación Efecto Corte de 0.1 a los 5 días a 0.5 a los 60 días, en cambio la FS va desde 0.9 a los 5 días a 0.7 a los 60 días, lo que indica una fuerte acumulación de necromasa subterránea. Por otra parte el disturbio corte tiende a bajar la relación FA/FS, evidenciando que las plantas cortadas mantienen una mayor FS con respecto a la FA que puede restablecerse en un periodo de 60 días.

5.6 Efectos de la fertilización sobre la dinámica de distribución de fitomasa total

Con el propósito de evaluar el "Efecto Fertilización" sobre la dinámica de distribución de la FA y FS utilizamos una relación similar a la del efecto corte, dividiendo los promedios de los distintos compartimientos de los tratamientos SC/F entre SC/SF y de los tratamientos cortados C/F entre C/SF. Observamos que la fertilización favorece el aumento de biomasa y de la necromasa de todos los compartimientos aéreos y subterráneos, ya que la relación Efecto Fertilización es mayor que 1 en todo momento (Tabla 5.7).

El Efecto Fertilización varía muy poco en los tratamientos control entre el inicio y los 60 días, como es el caso en los compartimientos B.Tal, B.Rep, B.Cor y B.Riz. Un caso máximo de constancia es B.Hoj que permanece constante (1.2) a lo largo de todo el período de muestreo. Los compartimientos N.Pie, N.Cor N.Riz y Ra.cm³ presentan un comportamiento oscilatorio con tendencia a aumentar al final del período de muestreos y el compartimiento R.Cor presenta una tendencia a disminuir. Podemos observar que la fertilización ejerce un efecto similar tanto sobre la FA como FS, ya que en ambas se observa una disminución hasta los 15 días para luego aumentar al final del muestreo. Sin embargo hay que resaltar que el efecto es 10% mayor en la FA que en la FS, es decir que una mejora en el estatus nutricional de las plantas se refleja en una mayor producción de biomasa aérea que subterránea. Aunque los valores de los compartimientos subterráneos no son menores que 1, como hubiera podido esperarse, son muy cercanos a uno y su tendencia es hacia la disminución hasta los 45 días, cuando el efecto del fertilizante a cesado (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995), para luego aumentar en los últimos 15 días. Por lo tanto, podemos destacar que el fertilizante inhibe el desarrollo radical, y el hecho de no obtener valores menores que 1 se debe a una mayor producción subterránea ocurrida en los últimos 15 días de la fase de establecimiento cuando ha cesado el efecto de la primera fertilización y las plantas fertilizadas poseen una mayor biomasa aérea y por ende una mayor probabilidad de transferir recursos para un mejor desarrollo del sistema radical. Los valores muy cercanos a 1 del Efecto Fertilización para la relación FA/FS indican que el

fertilizante en plantas no cortadas no desplaza la relación hacia una mayor producción y acumulación de FA.

B/A	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2
B.Tal	1,6	1,3	1,1	1,4	1,5	1,4
N.Pie	1,3	1,0	0,9	1,0	1,6	1,4
B.Rep	1,2	1,2	1,5	1,1	1,3	1,4
B.Cor	1,4	1,3	1,1	1,1	1,5	1,6
N.Cor	1,3	1,1	1,5	1,7	1,7	1,5
R.Cor	1,6	1,5	1,2	1,1	1,0	1,2
B.Riz	1,1	1,0	1,1	1,1	1,2	1,3
N.Riz	1,5	1,4	1,2	1,2	1,1	1,3
Ra.cm3	1,1	1,2	1,1	1,2	1,1	1,3
TOTAL	1,4	1,2	1,2	1,3	1,4	1,4

COS	1,4	1,2	1,2	1,3	1,4	1,4
FA	1,4	1,2	1,2	1,3	1,4	1,4
FS	1,1	1,1	1,1	1,2	1,2	1,3
FA/FS	1,2	1,1	1,1	1,1	1,2	1,0

D/C	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,7	1,1	2,0	1,2	1,1	1,4
B.Tal	1,3	2,0	1,7	1,1	1,1	1,5
N.Pie	1,3	1,3	1,3	1,1	1,1	1,5
B.Rep	1,2	1,1	0,9	1,0	1,1	1,7
B.Cor	1,2	1,1	0,9	1,0	1,1	1,3
N.Cor	1,3	1,2	1,2	1,1	1,3	1,4
R.Cor	1,2	1,1	1,1	1,2	1,2	1,3
B.Riz	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	1,6
N.Riz	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,1
Ra.cm3	1,1	1,3	1,0	0,9	1,1	1,1
TOTAL	1,2	1,2	1,1	1,3	1,1	1,5

COS	0,7	1,1	2,0	1,5	1,1	1,5
FA	1,2	1,1	1,2	1,3	1,1	1,5
FS	1,1	1,2	1,0	1,0	1,1	1,2
FA/FS	1,1	0,9	1,2	1,3	1,0	1,2

Tabla 5.7. Efecto del fertilizante sobre los distintos compartimientos morfofuncionales de la FA, FS y FT, así como sobre la cosecha (COS) y la relación FA/FS. B/A indica los tratamientos sin corte (SC/F vs. SC/SF) y D/C los tratamientos con corte (C/F vs. C/SF).

En relación con el Efecto Fertilización en los tratamientos con corte puede verse como la fertilización influye en la distribución de la biomasa y acelerara la reposición de la biomasa aérea. A los 15 días, las plantas fertilizadas tienen el doble de la biomasa de hojas y de tallos. Otro hecho que reafirma lo señalado

anteriormente es que a los 60 días después del corte y la fertilización todos los valores de dicha relación para los compartimientos de cosecha son mayores que para los tratamientos control. La B.Rep es el compartimiento aéreo mas favorecido por la fertilización, ya que en él, el Efecto Fertilización alcanza los valores mas altos.

5.7 Dinámica de las tasas de crecimiento absoluto (G) y relativo (R).

Las tasas de crecimiento relativo en los compartimientos aéreos son mayores en las plantas cortadas que en las sin cortar (Figura. 5.5), en tanto que en los compartimientos subterráneos no-se observan claras diferencias y al nivel de la FT se invierten las tendencias entre tratamientos a los 30 días. Evans (1972) sugiere el uso de esta tasa para el análisis comparativo del crecimiento de plantas con estructuras y formas diferentes, pero como en nuestro caso evaluamos el efecto de los tratamientos sobre el crecimiento de misma especie. Con las tasas relativas no se observan diferencias originadas por la fertilización, por tal razón usaremos para el análisis del crecimiento las tasas absolutas.

En la figura. 5.6 se presentan las tasas de crecimiento absoluto para algunos de los compartimientos de la biomasa aérea, fitomasa subterránea y total y en el apéndice 5.4 (A Y B) las tasas para todos los compartimientos con sus respectivos errores. En términos de aumento neto de masa por intervalo de tiempo algunos de los aspectos más resaltantes son:

1. Para el compartimiento de biomasa foliar, los valores de G para los cuatro tratamientos oscilan entre 0.1 a 3.9 g/día. Los mayores valores para los tratamientos controles (entre 2 a 4 g/día) se registran en los primeros 15 días para luego disminuir a valores menores de 1. En el caso de los tratamientos con corte sucede un comportamiento inverso alcanzando su máxima tasa de crecimiento a los 30 días con claras diferencias con

respecto a los tratamientos control. En C/F la tasa se mantiene aproximadamente constante presentando al final de la experiencia una tasa de crecimiento significativamente mayor (2.7 g/día) que los otros tres tratamientos (0.81 g/día).

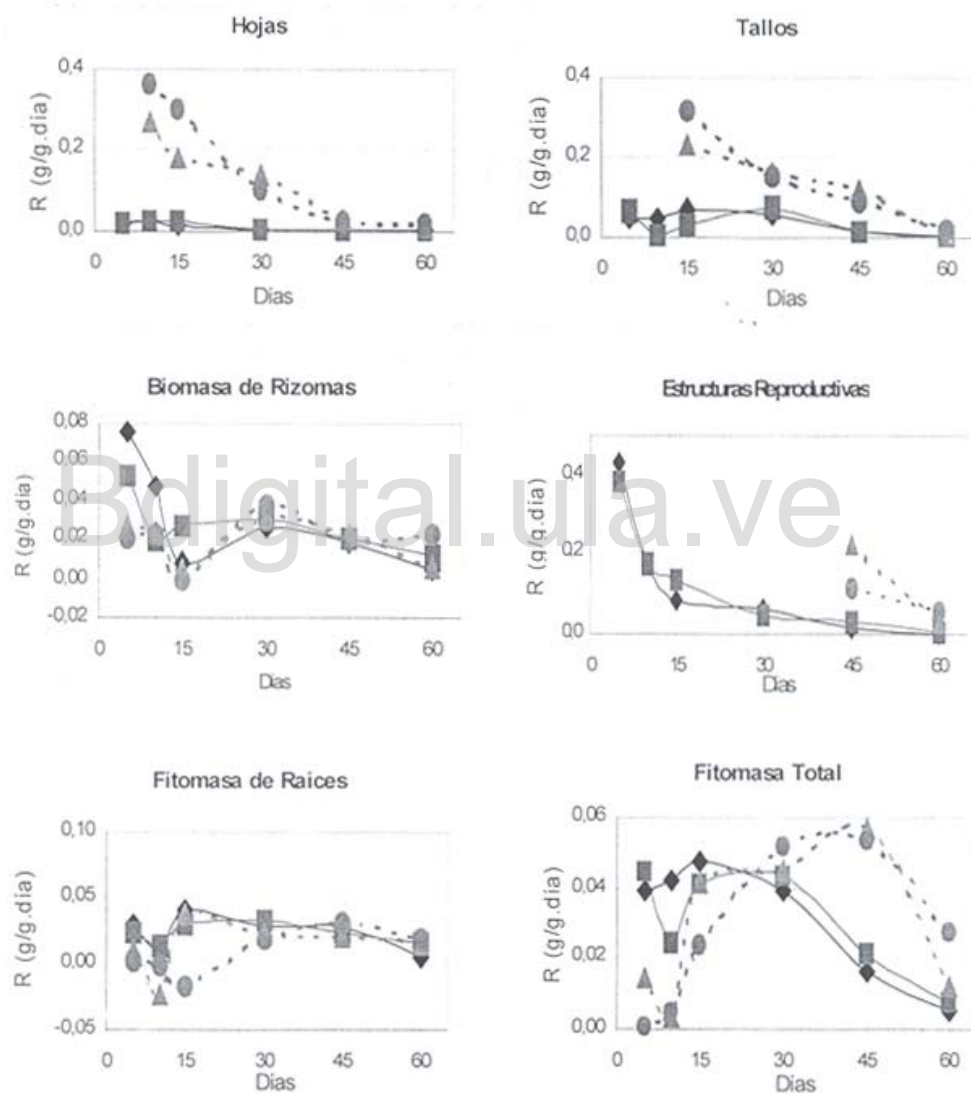


Figura 5.5. Tasa de crecimiento relativo (R, media y desviación estándar en g/día) de algunos compartimientos aéreos y subterráneos, así como para la fitomasa total en los cuatro tratamientos. En líneas continuas los tratamientos control y con líneas discontinuas los tratamientos con corte. Los diferentes signos representan: (cuadrado) SC/F, (rombos) SC/SF, (círculo) C/F y (triángulo) C/SF.

2. Los tallos presentan valores de G más altos que los demás compartimientos aéreos y subterráneos. Para los tratamientos control los valores oscilan entre 3.7 y 28 g/día con el máximo a los 30 días, y para los tratamientos con corte entre 0.1 a 13.2 g/día, con un máximo a los 45 días. Hay que resaltar que los tratamientos control solo presentan diferencias significativas a los 30 días, en tanto que los tratamientos de corte difieren entre sí solo a los 60 días. Entre los controles y los tratamientos cortados las diferencias son significativas únicamente a los 30 días.

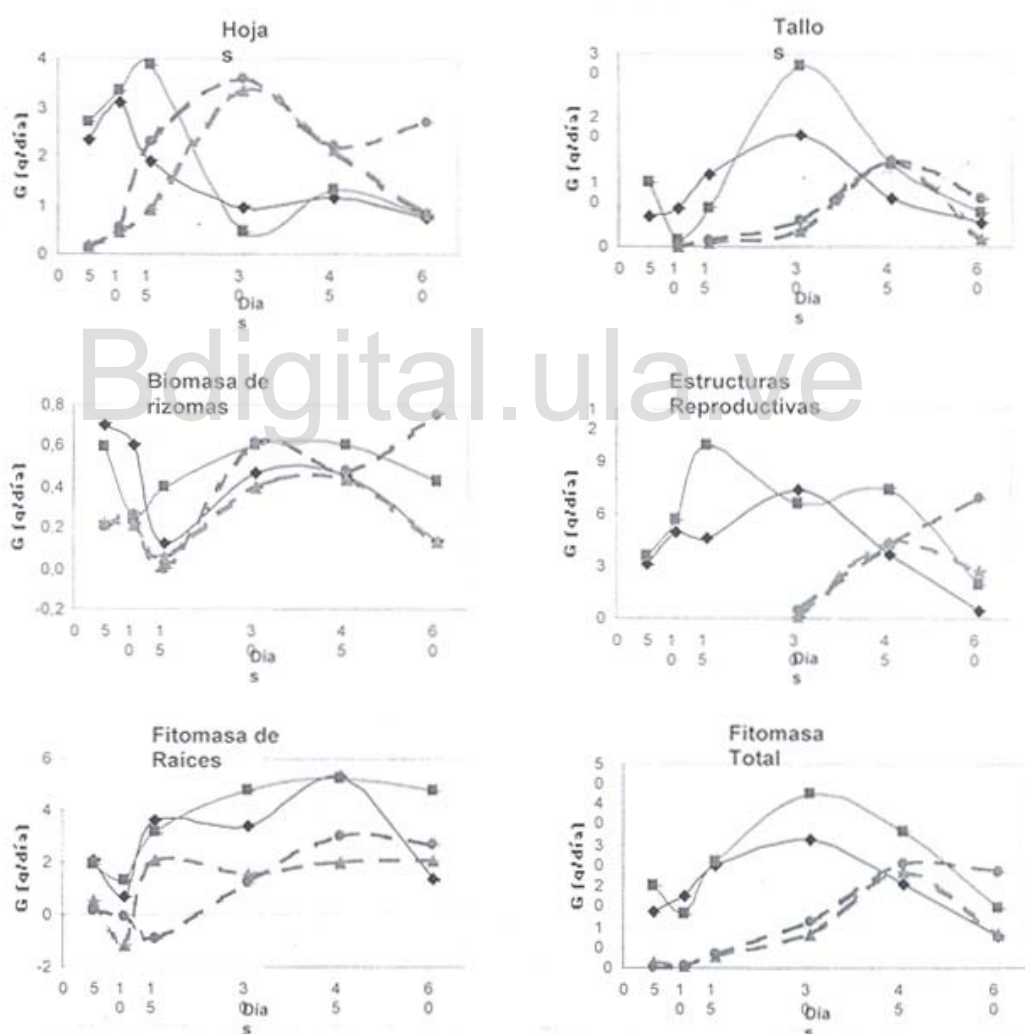


Figura 5.6. Tasa de crecimiento absoluto (G , media y desviación estándar en g/día) de algunos compartimientos aéreos y subterráneos, así como para la fitomasa total en los cuatro tratamientos. El significado de la leyenda igual al gráfico anterior.

3. En relación con las estructuras reproductivas, en los controles no hay diferencias a lo largo de todo el período de muestreo. Se observa que el proceso reproductivo de los individuos cortados comienza a los 30 días. Nótese que la pendiente de la curva de las plantas C/F se incrementa hasta Los 60 días, y presenta diferencias significativas con las plantas no fertilizadas (C/SF) que en ese muestreo tenían una tasa similar a los tratamientos control.
4. La biomasa de rizomas es el compartimiento que presenta las tasas de crecimiento absoluto más bajas a lo largo de todo el período de muestreo y para todos los tratamientos, con valores que oscilan entre -0.002 a 0.75 g/día (el valor negativo es solo para 15 días de C/F). Hasta los 45 días no hay diferencias entre las tasas para todos los tratamientos aunque los valores para los tratamientos fertilizados tienden a ser mayores, observándose diferencias solo a los 60 días entre C/F y C/SF. Entre los tratamientos control no se observan diferencias.
5. Las tasas de crecimiento de las raíces oscilan entre 1 y 5 g/día, en los controles, valores similares al compartimiento hojas, pero difieren en que las mayores tasas se encuentran hacia el fin del período de muestreo. Las tasas en las plantas cortadas son menores, incluso con valores negativos en los muestreos de 10 y 15 días; el rango de variación es de -1 a 3 g/día, con las tasas máximas a los 45 días. A pesar de presentar patrones diferentes los tratamientos control de los cortados, la fitomasa de raíces no presenta diferencias significativas para ningún tratamiento ni muestreo.
6. Al nivel de la fitomasa total podemos observar que en términos de aumento neto de masa por intervalo de tiempo los tratamientos control no presentan diferencias significativas en su crecimiento absoluto. Los tratamientos con corte presentan un incremento de G a medida que aumenta el tiempo de

muestreo, evidenciándose diferencias solo para el muestreo de 60 días, donde en C/F alcanza un plateau de alrededor de $(23.5 \pm 0.007 \text{ g/día})$, mientras que en C/SF disminuye a $8.4 \pm 0.007 \text{ g/día}$. Si comparamos los tratamientos control con los cortados podemos observar que solo se presentaron diferencias significativas a los 15 y 30 días; a los 45 días no hay diferencias entre tratamientos y a los 60 días existen diferencias de C/F con SC/SF y C/SF, pero no con SC/F.

5.8 Dinámica de la producción (P).

La producción para los distintos compartimientos aéreos y subterráneos con sus respectivos errores se presenta en la figura 5.7 y en el apéndice 5.5 (A y B). Los aspectos más importantes a resaltar son:

1. En líneas generales los tratamientos control presentaron mayor producción total que los tratamientos con corte. En los tratamientos control la fertilización aumenta la producción a partir de los 15 días, mientras en los tratamientos con corte el efecto de la fertilización se observa en el período entre 45 y 60 días.
2. El compartimiento hojas es el único donde a partir de 30 días la producción de los tratamientos con corte es mayor que los controles y a los 60 días se observa una marcada diferencia del C/F del resto de los tratamientos.
3. En la producción de tallos se observa desde el inicio claras diferencias entre los tratamientos control y con corte. Además se nota muy bien el efecto del fertilizante en las plantas no cortadas que a partir de los 15 días de su aplicación aumenta la pendiente de la curva alcanzando un plateau alrededor de $773 \pm 97 \text{ g/m}^2$ muy superior al SC/SF ($550 \pm 14 \text{ g/m}^2$). Este efecto se observa en las plantas cortadas a partir de los 45 días.

4. La producción de rizomas es similar para los cuatro tratamientos y solo se observan diferencias significativas a los 60 días donde ambos tratamientos con fertilización producen más rizomas que los no fertilizados, llamando la atención el gran aumento en la producción en C/F.
5. En relación con las estructuras reproductivas observamos que el corte afecta significativamente su producción. La fertilización en los tratamientos control genera diferencias a partir de los 45 días, para C/F el período de muestreo no fue suficiente para alcanzar su máximo esfuerzo reproductivo y su producción a los 60 días es similar a SC/SF.
6. En los tratamientos con corte la fertilización no afecta el comportamiento productivo radicular de los individuos en ningún momento de la experiencia, pero si observamos que el corte induce una disminución de la producción radicular en los primeros 15 días de muestreo. En los tratamientos control la fertilización mantiene constante la tasa de producción (observar la pendiente de la curva) para SC/F y al final de la experiencia su biomasa sigue incrementando, ya que no se estabiliza su producción como ocurre en SC/SF.
7. El comportamiento de la fitomasa total es muy similar a la descrita para el compartimiento tallos. Llama la atención, lo productiva que es esta gramínea, ya que sin limitaciones hídricas ni nutricionales durante el período favorable al crecimiento (8 meses) la producción anual es de 82,1 t/ha.año (SC/F). En el otro extremo, plantas sometidas a disturbio con limitaciones nutricionales pero no hídricas (C/SF) produce 2.8 veces menos, es decir 31,9 t/ha.año (Tabla 5.8).

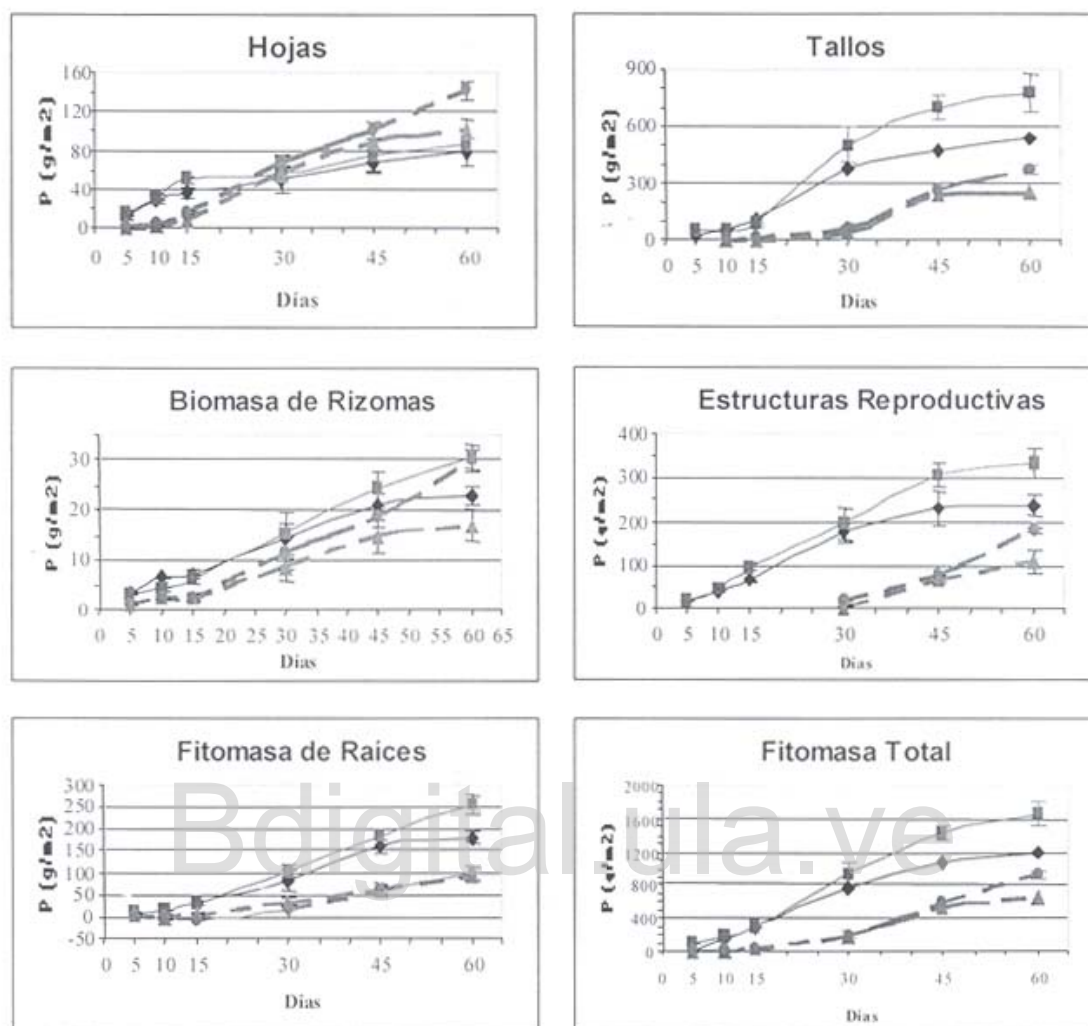


Figura 5.7. Producción (P, media y desviación estándar en g/m²) de algunos compartimentos aéreos y subterráneos, así como para la fitomasa total en los cuatro tratamientos. El significado de la leyenda igual al gráfico anterior.

	FT	FA	Cos	(% FT)	B.Hoj	(% Cos)	FS	Ra	(% FT)
SC/SF	58.9	48.4	45.3	(77.0)	4.0	(8.7)	10.5	9.1	(15.5)
SC/F	82.7	68.1	63.7	(77.1)	4.4	(6.9)	14.6	12.7	(15.4)
C/SF	31.9	26.4	24.0	(75.2)	5.1	(21.2)	5.5	4.6	(14.3)
C/F	45.9	39.4	36.5	(79.4)	7.1	(19.5)	6.5	5.0	(10.8)

Tabla 5.8. Producción de *P. maximum*, expresado en t/ha.año.

Al eliminar la competencia por los recursos (espacio, agua y nutrientes) vemos que la producción de fitomasa total ha sido incrementada significativamente, que el corte disminuye la producción a la mitad aproximadamente y el fertilizante la

incrementa en un 30%. El porcentaje del material cosechado es similar para los tratamientos control pero para los individuos cortados disminuye para C/SF y aumenta para C/F. Como era de esperar, los porcentajes de la biomasa en láminas foliares son mayores en los tratamientos sin fertilizante ya que el peso foliar es también mayor, debido a un mayor grado de escleromorfismo inducido por el estrés nutricional de los suelos oligotróficos, aunado a una inversión mayor en biomasa de tallos de los tratamientos fertilizados.

5.9 Índice de área foliar (IAF) y peso foliar específico (PFE).

Las plantas sin corte presentan mayores valores de IAF que las plantas con corte, además la fertilización induce una mayor expansión foliar (Figura 5.8).

Las tendencias de las curvas para los tratamientos control son similares y con valores que oscilan entre 1.25 y 2.5 m²/m², el efecto del fertilizante se observa en el período de 15 a 45 días después de la fertilización con diferencias significativas.

Las plantas cortadas y fertilizadas a los 45 días igualan sus valores de IAF a los tratamientos control. Observamos que la tendencia de las curvas para los tratamientos con corte son similares hasta los 45 días con diferencias significativas a partir de los 15 días. El IAF para las plantas fertilizadas sigue aumentando hasta alcanzar los mayores valores reportados (2.87 m²/m²) aunque no hay diferencias con SC/F a los 60 días. En cambio, las plantas C/SF disminuye el IAF presentando diferencias significativas con los tres tratamientos restantes.

El PFE de las plantas sin corte es significativamente mayor (alrededor de 75 g/m²) que para las plantas cortadas. El fertilizante no produce cambios significativos en el PFE de las plantas no cortadas a lo largo de todo el ciclo de muestreo. En cambio en las plantas cortadas si, se observa el efecto del manejo sobre dicho parámetro, el fertilizante disminuye significativamente el PFE en los primeros 15 días, para luego aumentar progresivamente hasta alcanzar un plateau a los 30

días entorno de 48 g/m^2 , valores similares a el tratamiento C/SF. A los 60 días el tratamiento C/SF iguala los altos valores de los tratamientos sin corte.

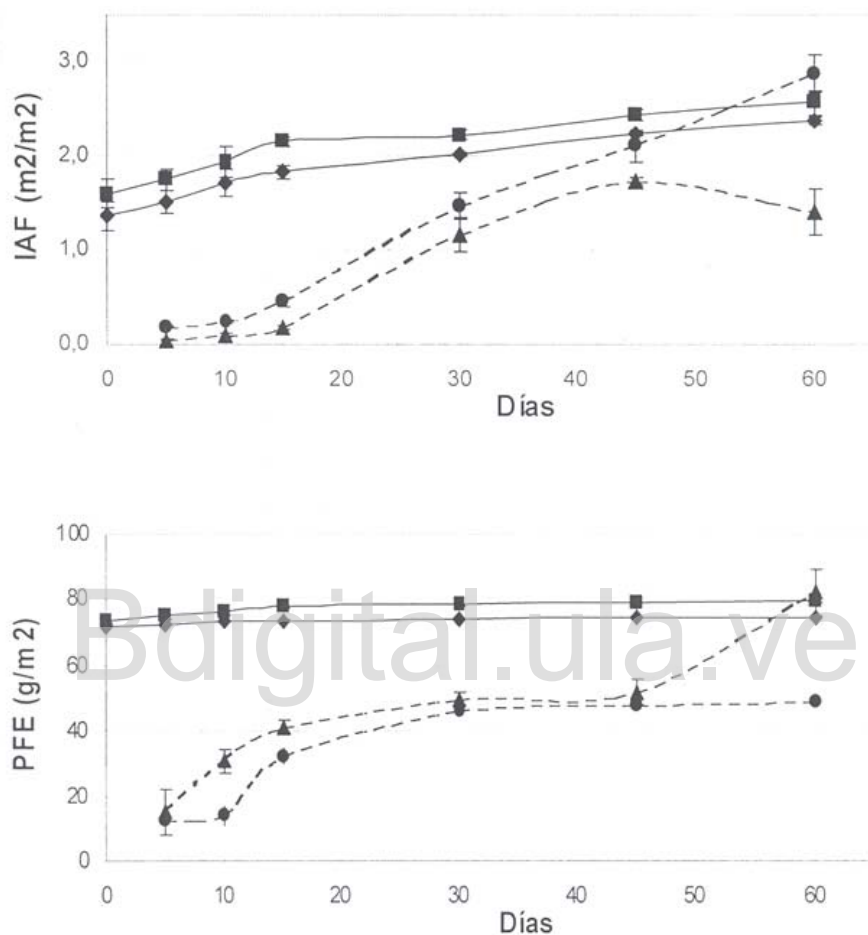


Figura 5.8. Media y desviación estándar del índice de área foliar (IAF, m^2 de hoja/ m^2 de superficie) y peso foliar específico (PFE, g de hoja/ m^2 de hoja). El significado de la leyenda igual al gráfico anterior.

5.10 Tasa de asimilación neta (TAN)

Tres diferentes parámetros fueron utilizados para el calculo de la TAN en función de la FT y la BA (Figura 5.9), con la finalidad de evaluar la influencia del área foliar, peso foliar y peso foliar específico en explicar el patrón de la asimilación

neta de *P. maximum* bajo diferentes formas de manejo, es decir las diferencias se deben al tamaño (área o peso) del aparato fotosintético o a su actividad.

La TAN fue calculada usando el peso de la BA, como se calcula normalmente en los trabajos ecofisiológicos y agronómicos, ya que no evalúan la fitomasa subterránea, lo que indiscutiblemente conduce a una subestimación de la TAN. Por tal razón, dicha tasa se calculó en función del peso total (aérea + subterránea) de los individuos, encontrando mayores valores. La diferencia entre ambas nos permite estimar la TAN subterránea, que en realidad es una medida de la tasa de translocación neta (TTN) de asimilados de la parte aérea a la subterránea.

El rango de oscilación encontrado para la TAN en función del área foliar fue entre 0.30 a 2.29 mg/cm² hoja*día para la FT y de 0.21 a 1.63 mg/cm² hoja*día para la BA. Las curvas tienen un comportamiento similar en forma de campana con un máximo a los 30 días, excepto para C/SF que fue a los 15 días. Por lo tanto no se puede apreciar diferencias entre los distintos tratamientos.

Cuando evaluamos la TAN en función del peso foliar, estamos estimando la ganancia neta de carbono de la hoja y no la ganancia potencial como lo refleja el área foliar (Lambers *et al.* 1998). Por tal razón, observamos una clara diferenciación en la dinámica de asimilación neta originada por la forma de manejo separándose las curvas (con menores valores) de los individuos sin corte de los cortados. El rango de oscilación encontrado para la TAN-FT fue entre 45.2 a 249.3 mg/ghoja*día y de 88.0 a 621.3 mg/ghoja*día para los tratamientos sin y con corte respectivamente. Y para la TAN-BA fue entre 28.7 a 209.4 mg/ghoja*día y de 50.9 a 578.4 mg/ghoja*día. No se observan diferencias originadas por el fertilizante entre tratamientos homólogos, a excepción del punto final (60 días) para C/F.

La TAN en función del peso foliar específico nos permite comprender mejor la influencia del manejo (corte y fertilización) sobre dicha tasa. Con la TAN-PFE se aprecia mejor el efecto del corte en los primeros 30 días, los altos valores de TAN-PFE obtenidos para los tratamientos con corte se debe a que en este período las

plantas presentan un IAF muy pequeño. Lo que implica que el corte estimula la movilización de las reservas subterráneas destinadas al crecimiento, confundiéndose de este modo la TAN con el uso de las reservas o proceso de translocación de la biomasa subterránea a la aérea.

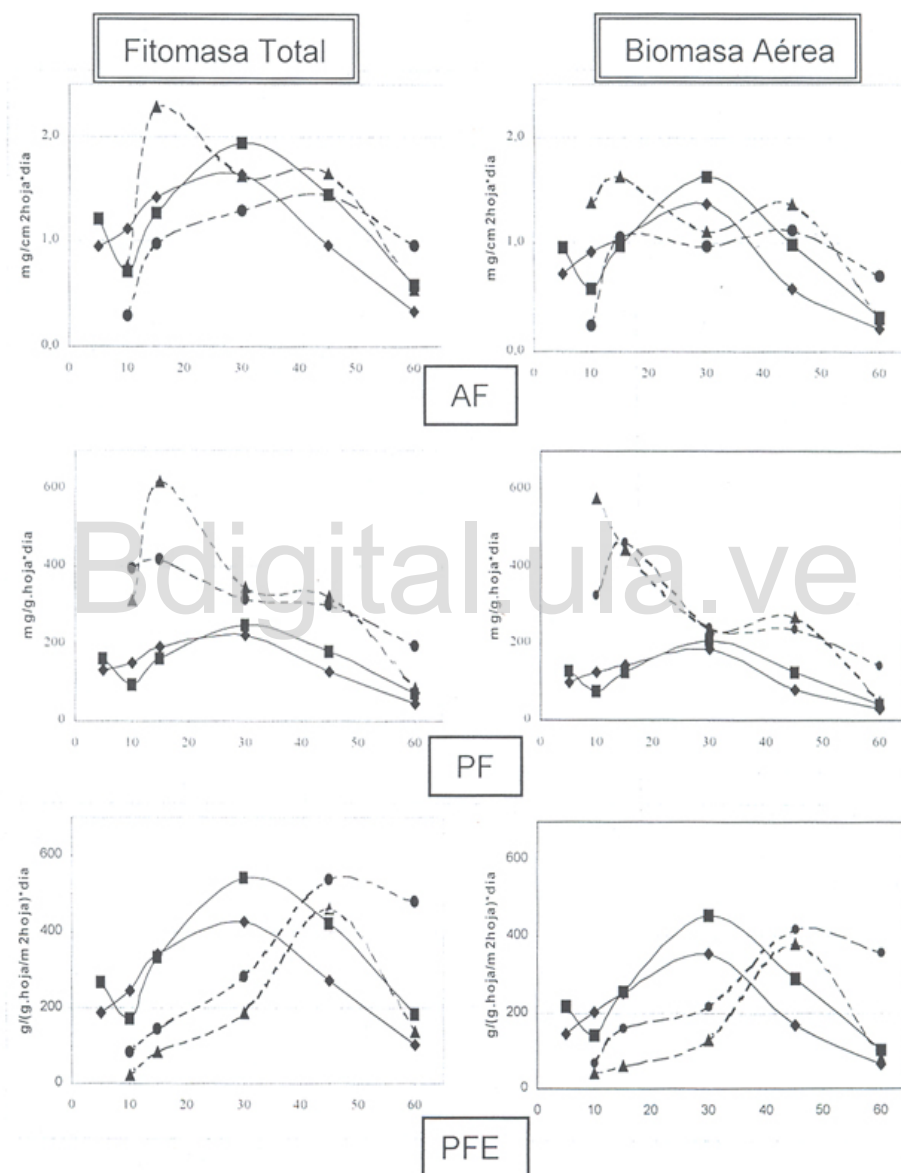


Figura 5.9. Tasa de asimilación neta de la fitomasa total y de la biomasa aérea calculadas en función del área foliar (AF), peso foliar (PF) y peso foliar específico (PFE). Las líneas y los signos tienen el mismo significado de la figura anterior.

Observamos dos patrones diferentes de la dinámica de la TAN dependiendo del corte. Los tratamientos sin corte presentan curvas en forma de campana con un máximo a los 30 días y un rango que oscila entre 103.9 a 543.6 g/(ghoja/m² hoja)*día para FT y de 65.9 a 456.6. g/(ghoja/m² hoja)*día para BA. En cambio, los tratamientos con corte presentan una curva sigmoideal con los valores más bajos inmediatamente después del corte y los máximos a los 45 días. El rango de valores esta entre 22.6 a 539.3 g/(ghoja/m² hoja)*día para FT y de 41.4 a 422.6 g/(ghoja/m² hoja)*día para BA.

La TAN-PFE resalta mejor las diferencias por el efecto del fertilizante entre los tratamientos. Los tratamientos sin corte presentan diferencias significativas en el período de 30 a 45 días y los con corte desde los 30 a 60 días después de su aplicación.

Por diferencia entre TAN-FT y TAN-BA calculamos la TTN en función del peso foliar específico, que es nuestro mejor estimador de dicha relación (Figura 5.10).

Podemos observar que en las curvas para los tratamientos controles todos los valores son positivos y la dinámica de la relación con igual tendencia; el fertilizante genera diferencias entre los tratamientos a partir de los 30 días, siendo mayores las tasas para SC/F. El rango de valores para dichos tratamientos esta entre 31.7 a 133.2 g/(g hoja/m² hoja)*día, valores que indican que del 30 a 24.5 % de TAN total es destinado al crecimiento del sistema subterráneo

En la dinámica de TTN para los tratamientos con corte encontramos valores negativos en los primeros 15 días de muestreo, lo que evidencia la significativa contribución de FS por translocación de reserva al crecimiento de la parte aérea, representando el 45.4% de la TAN-FT. A partir de los 15 días las tasas se hacen positivas y se incrementan rápidamente hasta alcanzar valores similares a los tratamientos control a los 30 días, el tratamiento C/F sigue incrementando su tasa mientras C/SF detiene su incremento. El rango de valores positivos para dichos

tratamientos esta entre 15.5 a 121.3 $\text{g}/(\text{g}\text{hoja}/\text{m}^2\text{hoja})\cdot\text{día}$, valores que representan del 37.5 a 28.7% de TAN total es destinado al crecimiento del sistema subterráneo.

Es importante señalar que los tratamientos fertilizados al final del período de muestreo invierten mayor cantidad de recursos en el desarrollo de su sistema subterráneo.

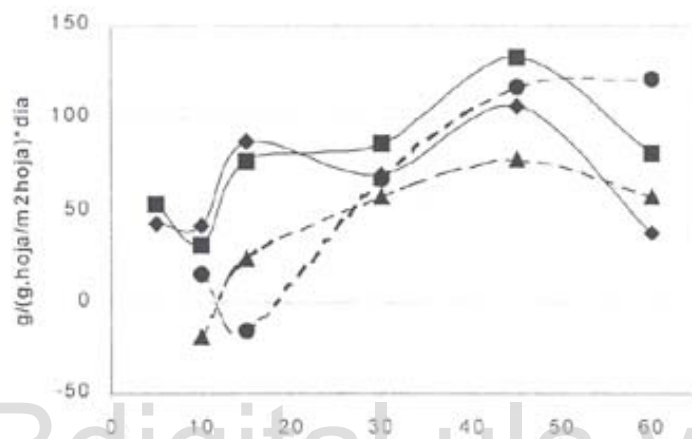


Figura 5.10. Tasa de translocación neta hacia la fitomasa subterránea en función del peso foliar específico ($TTN = TAN.FT - TAN.BA$). Significado de la leyenda igual a la figura anterior.

Capítulo VI: Dinámica de la Acumulación de Nitrógeno en el Subsistema Planta

6.1. Concentración de nitrógeno (%N).

En las Tablas 6.1 (A y B) se presentan las concentraciones de nitrógeno en todos los compartimientos morfoestructurales de las plantas en los 4 tratamientos en estudio. Se observan diferencias significativas para las concentraciones de nitrógeno en las distintas estructuras aéreas y subterráneas (Tabla 6.2), como consecuencia del corte y la fertilización, es decir marcados patrones tendencia les entre compartimientos y tratamientos.

En cuanto a la dinámica temporal de la concentración de nitrógeno en los cuatro tratamientos, queremos resaltar los siguientes aspectos:

1. En el tratamiento SC/SF las concentraciones de nitrógeno disminuyen a lo largo del tiempo (desde el inicio hasta los 60 días) en todos los compartimientos aéreos. Esta tendencia decreciente es menos marcada en los compartimientos subterráneos; en efecto, hasta los 10 días continúan aumentando las reservas de nitrógeno en rizomas y raíces, luego se mantienen o disminuyen lentamente. Es decir, considerando la disminución en la concentración de nitrógeno como parte del proceso natural de senescencia o envejecimiento, las raíces tardan mas tiempo que las hojas en envejecer, y este proceso de senescencia comienza primero en las raíces mas profundas. En todos los compartimientos en las plantas control el patrón general es entonces similar, es decir una neta disminución en las concentraciones de nitrógeno a lo largo del tiempo de muestreo, indicando un envejecimiento relativo de todas las estructuras o tejidos vegetales, así como un factor de dilución del nitrógeno por expansión de los tejidos. Por supuesto que esto no implica que hayan dejado de producirse hojas nuevas, pero si que los valores de las concentraciones de nitrógeno están determinados por la preponderancia de hojas viejas, y la misma

SC/SF	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	B.Cor	Necro	R.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	Valores Ponderados			
											BioFA	FA	FS-m ²	Total-m ²
0	2,08 0,07	1,17 0,05	2,77 0,10	1,05 0,05	0,56 0,05	0,81	1,07 0,05	0,85 0,03	0,67 0,08	0,52 0,01	1,60 0,04	1,49 0,03	0,69 0,01	1,29 0,04
5	2,12 0,03	1,12 0,06	2,76 0,12	0,79 0,01	0,73 0,02	0,76	1,06 0,03	0,85 0,03	0,84 0,01	0,56 0,02	1,62 0,02	1,53 0,02	0,83 0,01	1,37 0,02
10	2,08 0,08	1,14 0,01	2,51 0,04	0,69 0,03	0,67 0,02	0,68	1,16 0,01	0,64 0,03	0,73 0,01	0,50 0,02	1,63 0,05	1,53 0,04	0,77 0,01	1,38 0,03
15	2,01 0,02	0,85 0,01	1,95 0,01	0,69 0,03	0,68 0,03	0,68	0,98 0,001	0,81 0,04	0,80 0,03	0,48 0,03	1,37 0,02	1,30 0,02	0,79 0,002	1,20 0,02
30	2,01 0,01	0,61 0,03	1,76 0,02	0,60 0,02	0,60 0,04	0,60	0,94 0,01	0,70 0,02	0,76 0,02	0,47 0,05	1,11 0,02	1,07 0,01	0,76 0,01	1,02 0,01
45	1,90 0,03	0,63 0,03	1,65 0,04	0,56 0,02	0,58 0,01	0,57	0,99 0,004	0,74 0,04	0,75 0,02	0,47 0,02	1,07 0,02	1,02 0,02	0,75 0,01	0,97 0,02
60	1,94 0,04	0,64 0,03	1,66 0,005	0,52 0,02	0,59 0,04	0,55	0,99 0,03	0,85 0,02	0,61 0,03	0,43 0,01	1,07 0,01	1,02 0,02	0,65 0,0003	0,95 0,01

SC/F	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	B.Cor	Necro	R.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	BioFA	FA	FS-m ²	Total-m ²
0	2,08	1,17	2,77	1,05	0,56	0,81	1,07	0,85	0,67	0,52	1,55	1,46	0,70	1,29
	0,07	0,05	0,10	0,05	0,05		0,05	0,03	0,08	0,01	0,02	0,03	0,01	0,04
5	2,48	1,28	3,20	0,98	0,79	0,89	1,47	0,91	1,24	0,52	1,80	1,70	1,18	1,59
	0,06	0,03	0,20	0,001	0,08		0,02	0,04	0,02	0,01	0,03	0,03	0,02	0,03
10	2,81	1,51	2,37	1,24	0,86	1,05	1,44	0,85	1,07	0,53	2,05	1,94	1,07	1,77
	0,02	0,06	0,05	0,02	0,01		0,03	0,03	0,03	0,06	0,04	0,03	0,01	0,02
15	2,84	1,35	2,51	0,94	0,90	0,92	1,59	0,91	1,06	0,52	2,03	1,92	1,05	1,76
	0,10	0,03	0,05	0,02	0,01		0,03	0,05	0,05	0,01	0,03	0,03	0,02	0,04
30	2,74	0,96	1,96	0,74	0,74	0,74	1,69	0,90	0,94	0,83	1,43	1,39	1,02	1,33
	0,02	0,02	0,01	0,05	0,02		0,03	0,02	0,01	0,01	0,03	0,02	0,01	0,02
45	2,16	0,67	1,77	0,67	0,74	0,70	1,97	1,12	0,86	0,77	1,12	1,09	0,98	1,07
	0,01	0,01	0,06	0,02	0,03		0,03	0,05	0,01	0,03	0,02	0,02	0,002	0,02
60	2,11	0,63	1,70	0,59	0,61	0,60	1,57	0,98	0,86	0,69	1,07	1,03	0,93	1,01
	0,02	0,02	0,02	0,03	0,03		0,03	0,02	0,02	0,04	0,03	0,03	0,01	0,03

Tabla 6.1.A. Media y desviación estándar de las concentraciones de nitrógeno por compartimento morfoestructural de los tratamientos sin corte.

C/SF	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	B.Cor	Necro	R.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	Valores Ponderados			
											BioFA	FA	FS-m2	Total-m2
0				1,05 0,05	0,56 0,05	0,81 0,05	1,07 0,05	0,85 0,03	0,67 0,08	0,52 0,01	1,05 0,001	0,91 0,02	0,70 0,01	0,78 0,02
5	4,44 0,30			0,81 0,11	0,66 0,10	0,73 0,10	1,13 0,05	0,77 0,01	0,80 0,06	0,46 0,02	0,95 0,09	0,83 0,05	0,81 0,01	0,82 0,02
10	4,88 0,07	3,59 0,07		0,86 0,01	0,87 0,01	0,87 0,01	0,91 0,06	0,74 0,03	0,76 0,01	0,43 0,02	1,44 0,16	1,18 0,09	0,76 0,004	0,94 0,04
15	4,43 0,05	3,20 0,07		0,77 0,01	0,91 0,12	0,84 0,12	1,04 0,07	0,78 0,04	0,67 0,01	0,38 0,01	1,73 0,13	1,39 0,06	0,69 0,01	1,01 0,04
30	3,17 0,05	2,33 0,02	2,38 0,10	1,53 0,00	0,81 0,01	1,17 0,01	1,18 0,03	0,74 0,02	0,68 0,01	0,43 0,02	2,55 0,04	2,22 0,08	0,73 0,02	1,64 0,04
45	2,36 0,02	0,74 0,03	2,14 0,05	0,60 0,01	0,82 0,01	0,71 0,01	1,07 0,07	0,82 0,01	0,69 0,07	0,59 0,03	1,31 0,02	1,25 0,02	0,74 0,01	1,13 0,02
60	2,17 0,01	0,56 0,02	2,13 0,10	0,52 0,002	0,71 0,01	0,62 0,01	0,92 0,02	0,95 0,02	0,60 0,04	0,57 0,04	1,24 0,05	1,16 0,04	0,65 0,001	1,04 0,03

C/F	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	B.Cor	Necro	R.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	BioFA	FA	FS-m2	Total-m2
0				1,05 0,05	0,56 0,05	0,81 0,05	1,07 0,05	0,85 0,03	0,67 0,08	0,52 0,01	1,05 0,001	0,92 0,01	0,71 0,01	0,80 0,01
5	4,66 0,12			1,11 0,01	0,82 0,01	0,96 0,01	1,20 0,06	0,95 0,01	1,04 0,01	0,49 0,03	1,18 0,06	1,05 0,04	0,98 0,04	1,01 0,02
10	5,11 0,09	3,90 0,08		1,10 0,09	0,92 0,06	1,01 0,06	0,97 0,005	0,98 0,03	0,93 0,01	0,43 0,03	1,73 0,20	1,37 0,10	0,89 0,03	1,09 0,05
15	4,41 0,06	3,46 0,05		1,20 0,02	1,01 0,07	1,11 0,07	0,91 0,016	0,74 0,03	0,81 0,01	0,51 0,03	2,57 0,07	2,01 0,12	0,79 0,02	1,41 0,07
30	3,37 0,06	1,85 0,08	2,61 0,07	1,78 0,01	0,91 0,03	1,34 0,03	1,26 0,02	0,86 0,04	0,76 0,05	0,61 0,05	2,50 0,06	2,26 0,05	0,86 0,01	1,82 0,05
45	2,42 0,04	0,98 0,02	2,51 0,01	0,78 0,02	0,93 0,03	0,86 0,03	1,44 0,06	0,85 0,02	0,78 0,03	0,82 0,01	1,53 0,03	1,45 0,03	0,91 0,01	1,33 0,03
60	2,30 0,003	0,77 0,04	2,30 0,04	0,63 0,05	0,70 0,01	0,67 0,01	1,44 0,05	0,87 0,04	0,82 0,01	0,83 0,02	1,44 0,01	1,34 0,01	0,94 0,004	1,27 0,01

Tabla 6.1.B. Media y desviación estándar de las concentraciones de nitrógeno por compartimiento morfoestructural de los tratamientos con corte.

observación es válida para las demás estructuras vegetales, incluyendo las reproductivas.

Días	Trat	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20
0	SC/SF	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	b	b	b	a	a	a	a	a	a
	C/F	b	b	b	a	a	a	a	a	a
5	SC/SF	c	b	b	b	b	d	a	c	a
	SC/F	b	a	a	a	a	a	b	a	ab
	C/SF	a	c	c	c	b	c	c	c	c
	C/F	a	c	c	a	a	b	d	b	bc
10	SC/SF	d	d	a	b	d	b	d	c	a
	SC/F	c	c	b	a	a	a	b	a	ab
	C/SF	b	b	c	a	c	c	c	c	b
	C/F	a	a	c	a	b	c	a	b	b
15	SC/SF	c	d	b	c	d	b	b	b	a
	SC/F	b	c	a	b	b	d	a	a	a
	C/SF	a	b	c	ba	c	c	b	c	b
	C/F	a	a	c	a	a	a	b	b	a
30	SC/SF	d	d	d	d	d	d	b	b	c
	SC/F	c	c	c	c	c	a	a	a	a
	C/SF	b	a	b	b	b	c	b	c	c
	C/F	a	b	a	a	a	b	a	b	b
45	SC/SF	d	c	d	d	c	c	c	b	c
	SC/F	c	c	c	c	b	a	a	a	a
	C/SF	b	b	b	b	c	c	b	b	b
	C/F	a	a	a	a	a	b	b	ba	a
60	SC/SF	d	b	c	b	b	c	b	b	d
	SC/F	c	b	c	b	ba	a	a	a	b
	C/SF	b	c	b	a	b	c	a	b	c
	C/F	a	a	a	a	a	b	b	a	a

Tabla 6.2. Análisis de Varianza de dos factores (corte y fertilización) de la concentración de nitrógeno (%N) para cada compartimiento aéreo por muestreo y para todos los tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncans. Con un nivel de confianza del 95%. El modelo es significativo con un R^2 mínimo de 0,915 de todas las corridas.

- En plantas no cortadas y fertilizadas (SC/F), el fertilizante nitrogenado conduce a un incremento inicial en las concentraciones de nitrógeno en todos los compartimientos, para luego disminuir notoriamente en las estructuras aéreas (llegando a los 60 días a concentraciones iguales o menores que los valores iniciales). En los rizomas en cambio el incremento

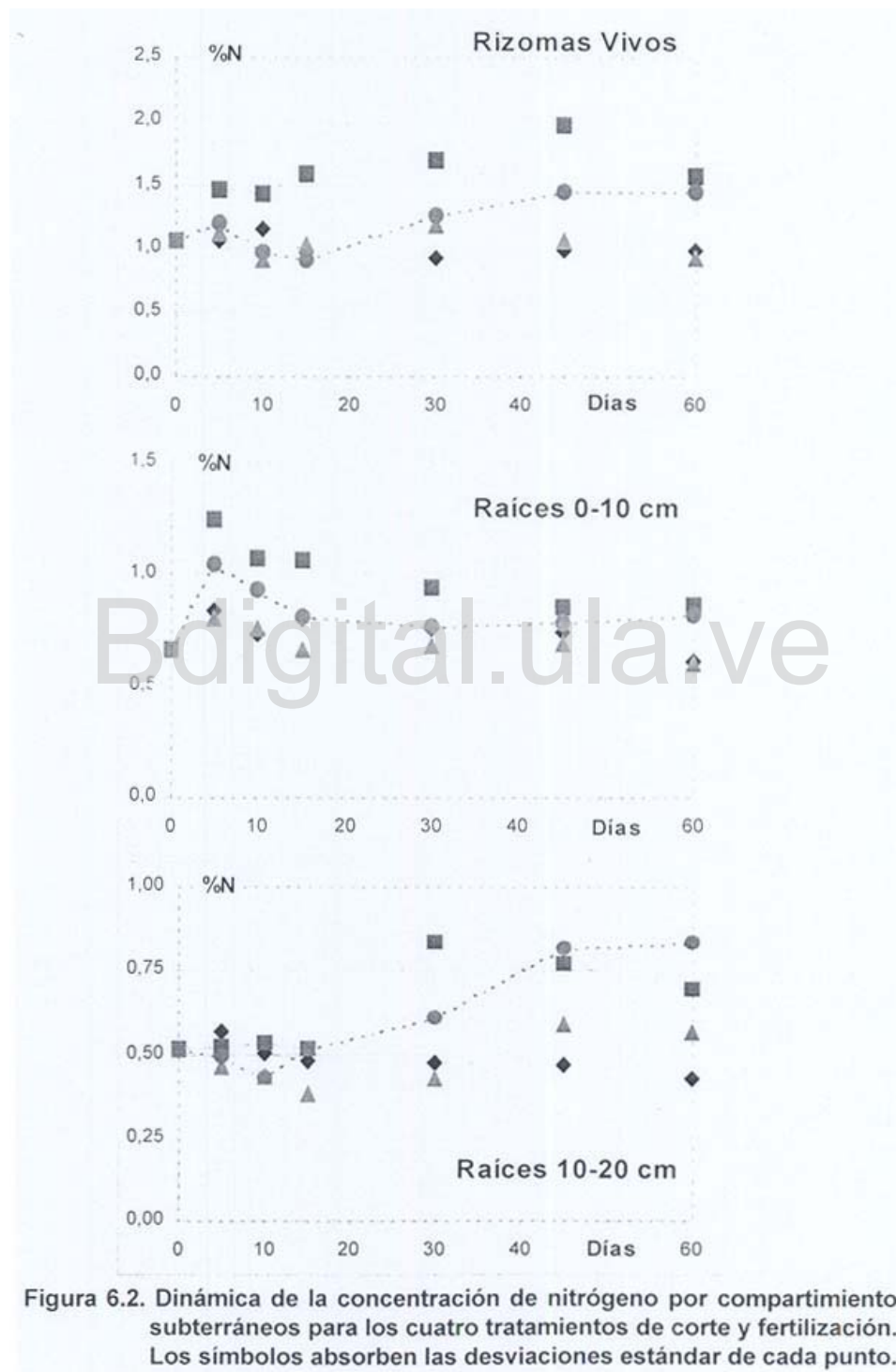
se mantiene, aunque a los 45 días comienza también a disminuir la concentración de nitrógeno. En las raíces, luego de un fuerte incremento inicial la disminución es más lenta, de modo que las concentraciones finales resultan mayores que las iniciales. Como vemos, el patrón general es un incremento inicial significativo de las concentraciones de nitrógeno en las plantas, las que se mantienen hasta 15 días después de la aplicación del fertilizante, para luego disminuir a niveles similares a las plantas SC/SF. Lo que nos indica que el efecto del fertilizante de aumentar las concentraciones de nitrógeno solamente es detectable hasta 30 ó 45 días después de su aplicación en el suelo.

3. Los tratamientos con corte, al eliminar casi la totalidad de la fitomasa aérea dejando únicamente la corona, inducen un nuevo crecimiento que rejuvenece los órganos aéreos, lo que implica una mayor concentración de nitrógeno en los mismos. El incremento en hojas y tallos es altamente significativo, con concentraciones de nitrógeno dos a tres veces superiores a sus homólogos no cortados (Figura 6.1). El patrón es por supuesto diferente en los órganos subterráneos, afectados sólo indirectamente por el corte de las partes aéreas (Figura 6.2). Así en los rizomas, las concentraciones permanecen relativamente constantes y similares a los tratamientos anteriores. Las raíces superficiales en cambio mantienen concentraciones de nitrógeno menores, con una tendencia inicial a aumentar hasta los 15 días y luego disminuir hasta el último muestreo; comportamiento completamente opuesto a las raíces de 10 a 20 cm de profundidad. Esta diferencia de comportamiento en función de la profundidad de las raíces nos sugiere una transferencia vertical del recurso. Como tendencia general, en estos tratamientos se produce un incremento sostenido de las concentraciones de nitrógeno hasta los 30 días, duplicándose los valores iniciales, para luego comenzar la declinación natural de las concentraciones de nitrógeno por senescencia, hasta los 60 días, aunque los valores finales resultaron ligeramente mayores en las plantas fertilizadas.



4. El efecto del corte es más duradero en las hojas (Figura. 6,1), donde se mantienen altas concentraciones de nitrógeno todo el tiempo, independientemente del factor fertilización, aunque al igual que en las

estructuras de sostén se produce una rápida declinación de las concentraciones de nitrógeno aun en las plantas fertilizadas.



5. Los menores valores y pequeños cambios observados en las concentraciones de nitrógeno en las raíces superficiales del tratamiento C/SF pueden ser interpretados como resultado de un equilibrio dinámico entre el aumento de la proporción de raíces muertas, que retranslocan su nitrógeno durante la senescencia disminuyendo así la concentración de nitrógeno, y el crecimiento de nuevas raíces inducido por la defoliación. En el tratamiento C/F esta situación se ve enmascarada por acción del fertilizante, ya que debido a la mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo se incrementa la eficiencia de la absorción (Figura 6.2).
6. El comportamiento de la concentración de nitrógeno en las raíces más profundas en los dos tratamientos con corte nos confirma la secuencia acelerada de retranslocación-senescencia-mortalidad en los primeros 15 días después del corte, con un significativo crecimiento de nuevas raíces a partir de los 30 días en el tratamiento C/SF y de los 15 días en C/F. Evidencias que confirman la hipótesis de un proceso de autopoda del sistema radical después del corte, cuando está ocurriendo un explosivo crecimiento aéreo.
7. Algunos de los efectos más notorios del fertilizante son que las concentraciones de nitrógeno de los individuos fertilizados son mayores, durante todo el tiempo y en todos los compartimientos, que en las plantas sin fertilizar y este aumento de las concentraciones de nitrógeno permanece durante más tiempo.
8. Para todos los tratamientos, tanto la necromasa aérea como la de rizomas muestran concentraciones de nitrógeno muy inferiores a las estructuras homólogas vivas, sugiriendo una importante retranslocación durante el proceso de senescencia. La fertilización origina una materia vegetal viva, senescente y muerta, de mejor calidad nutricional. Además es interesante observar que la retranslocación es proporcionalmente mayor en las plantas fertilizadas que en las sin fertilización, de este modo se aprovecha y

almacena el nitrógeno del fertilizante para el crecimiento futuro. Es decir las plantas fertilizadas, reutilizan eficientemente el nitrógeno adicional provisto por el fertilizante. Por otra parte, el corte interrumpe la retranslocación desde los órganos aéreos al eliminar súbitamente la biomasa, sin dar tiempo a la removilización gradual del nitrógeno (puede verse que las concentraciones de nitrógeno son mayores en los tratamientos con corte que sin corte).

Con la finalidad de resaltar la dinámica del comportamiento del nitrógeno estructural (poco movilizable), y del metabólico (más móvil), dentro de los distintos tejidos vegetales, presentamos en la Tabla 6.3 las variaciones máximas de las concentraciones de nitrógeno durante el periodo de muestreo para los distintos compartimientos morfoestructurales en los cuatro tratamientos. Esta variación fue calculada como la diferencia entre el valor mas alto (valor resaltado en la Tabla 6.1) y el valor al final del muestreo (60 días). Un valor cero indica que el compartimiento en dicho período no está acumulando nitrógeno. Las variaciones o disminuciones de las concentraciones de nitrógeno son mayores en los compartimientos aéreos que en los subterráneos (FA vs FS), variaciones acrecentadas en primer lugar por el corte y reforzadas por la fertilización. Dentro de los compartimientos aéreos observamos que las mayores disminuciones se presentan en tallos, coronas y estructuras reproductivas auxiliares (es decir, todo lo reproductivo que no sean los granos) y en un orden menor en hojas. En los compartimientos subterráneos las variaciones son mayores en las raíces profundas (10 a 20 cm) que en las raíces superficiales (0 a 10 cm) y en los rizomas. Estas variaciones reflejan que el nitrógeno tiene un uso mas prolongado en las estructuras que no son de sostén, como hojas, rizomas y raíces, es decir en las estructuras metabólicamente más activas.

Estas disminuciones de concentración de nitrógeno en los compartimientos aéreos vivos pueden asimilarse al proceso de envejecimiento o senescencia de los tejidos. Además, tanto en los tallos como en las estructuras auxiliares

reproductivas se suma el hecho que sus tejidos están dominados por células con gruesas paredes celulares y pobres en nitrógeno, característica propia de los tejidos y estructuras de sostén. En las láminas foliares la disminución de la concentración de nitrógeno ligada a la senescencia foliar debe implicar un mayor escleromorfismo (medido por el peso foliar específico), así como menores tasas de asimilación (ver Figura 5.9).

	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	R.Cor	B.Riz	Ra.10	Ra.20	Valores Ponderados		
									FA	FS	To-m2
SC/SF	0,19	0,53	1,11	0,14	0,25	0,22	0,23	0,14	0,51	0,16	0,42
%	8,9	45,3	39,9	19,0	31,5	19,3	26,9	24,1	33,3	18,7	30,4
SC/F	0,73	0,87	1,49	0,29	0,45	0,40	0,38	0,14	0,92	0,26	0,76
%	25,7	57,9	46,7	32,4	42,9	20,1	30,5	16,4	47,1	21,6	43,0
C/SF	2,71	3,03	0,25	0,20	0,55	0,26	0,20	0,19	1,05	0,16	0,60
%	55,6	84,3	10,6	21,6	47,2	21,9	24,7	33,0	47,5	18,3	36,4
C/F	2,81	3,12	0,31	0,31	0,68	0,54	0,22	0,40	1,33	0,28	1,02
%	55,0	80,1	12,0	30,6	50,4	37,1	21,1	48,2	59,1	26,5	56,1

Tabla 6.3. Disminución neta de la concentración de nitrógeno en algunos compartimientos morfoestructurales aéreos y subterráneos en los diferentes tratamientos. Los porcentajes señalan la magnitud relativa de las variaciones de concentración. FA, FS y To-m2 son valores ponderados en función de la biomasa.

Por último, queremos destacar que los flujos internos de retranslocación del nitrógeno al nivel de toda la biomasa aérea son mayores y más rápidos en los tratamientos con corte, y la fertilización acrecienta las cantidades de nitrógeno que pueden ser posteriormente reutilizadas por la planta (Tabla 6.4).

	0	5	10	15	30	45	60	Media
SC/SF	1,04	0,90	0,96	0,69	0,51	0,48	0,48	0,72
SC/F		1,01	1,19	1,13	0,69	0,38	0,47	0,81
C/SF					1,59	0,49	0,53	0,87
C/F					1,74	0,60	0,74	1,02

Tabla 6.4. Retraslocación del nitrógeno en la biomasa aérea de tratamientos. Fué calculada como la diferencia de la sumatoria ponderada de hojas, tallos y estructuras concentración en la necromasa

6.2. Acumulación de nitrógeno en la fitomasa (gN/m²).

En las Tablas 6.5, aparecen los resultados de acumulación de nitrógeno en todos los tratamientos, expresados en gN/planta, lo que de acuerdo al diseño experimental utilizado equivale a gN/m². Y en las Tablas 6.6 y 6.7-A Y B, se presentan las diferencias estadísticas por Anovas de dos y tres factores para los distintos compartimientos aéreos y subterráneos, tratamientos y muestreos. Las plantas acumulan nitrógeno a lo largo de los 60 días en todos los compartimientos vivos aéreos (excepto la corona), en los subterráneos, e inclusive en la necromasa. Sin embargo la acumulación (gN/m²) es mayor en las estructuras aéreas (FA) que en la fitomasa subterránea (FS-m²).

Las plantas que no fueron cortadas acumularon una mayor cantidad de nitrógeno que sus homólogas con corte, y estas cantidades fueron aun mayores en los tratamientos con fertilización, las diferencias son significativas en todos los muestreos (Tabla 6.6). Así vemos que en SC/SF las plantas alcanzaron los 14.2 ± 0.2 gN/m² vs 7.7 ± 0.6 gN/m² en C/SF en tanto que en SC/F acumularon 20.7 ± 0.8 gN/m² vs 13.2 ± 0.4 gN/m² en C/F. Ahora bien, estas cantidades corresponden a un incremento relativo casi cuatro veces mayor en las plantas cortadas que en sus homólogas sin corte (Tabla 6.5.b).

Como era de esperar, el nitrógeno se distribuye diferencialmente entre los compartimientos morfoestructurales, presentando el siguiente orden de importancia para los tratamientos sin fertilización al final del periodo muestral:

Sin Corte: **B.Rep=B.Tal > B.Hoj > Ra > B.Riz > B.Gor = R.Gor > Necro > N.Riz**
Con Corte: **B.Rep > B.Hoj > B.Tal > Ra > B.Riz = B.Gor = R.Gor > Necro > N.Riz**

Los tratamientos con fertilizante tienen el mismo orden señalado con la excepción que las cantidades de nitrógeno, en la necromasa son mayores que en la corona.

SC/IF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	2,04 0,24	2,33 0,22	2,60 0,22	2,70 0,11	2,99 0,05	3,15 0,03	3,43 0,06
B.Tal	1,04 0,12	1,25 0,24	1,61 0,29	1,69 0,08	2,82 0,06	3,57 0,04	4,00 0,03
B.Rep	0,06 0,07	0,48 0,15	1,06 0,14	1,27 0,16	3,11 0,32	3,83 0,58	3,97 0,35
B.Cor	0,22 0,02	0,22 0,03	0,21 0,02	0,21 0,01	0,21 0,02	0,21 0,02	0,20 0,03
Necro	0,10 0,02	0,10 0,01	0,10 0,01	0,11 0,02	0,11 0,05	0,11 0,06	0,12 0,10
RCo	0,08 0,01	0,08 0,01	0,08 0,01	0,11 0,01	0,14 0,01	0,18 0,01	0,21 0,02
B.Riz	0,08 0,01	0,12 0,01	0,16 0,01	0,14 0,01	0,20 0,02	0,28 0,01	0,30 0,005
N.Riz	0,01 0,002	0,01 0,002	0,01 0,001	0,02 0,0004	0,03 0,005	0,04 0,003	0,05 0,003
Ra-cm3	0,14 0,01	0,20 0,01	0,18 0,005	0,24 0,01	0,35 0,04	0,53 0,02	0,48 0,01
FA	3,52 0,22	4,45 0,61	5,71 0,39	6,21 0,18	5,56 0,25	11,37 0,43	12,31 0,05
Ra-m2	0,43 0,04	0,62 0,02	0,57 0,01	0,76 0,04	1,10 0,12	1,65 0,05	1,49 0,04
FS-m2	0,52 0,05	0,75 0,02	0,75 0,01	0,92 0,04	1,33 0,13	1,97 0,05	1,85 0,04
Total-m2	4,05 0,22	5,20 0,60	6,46 0,33	7,13 0,25	10,89 0,44	13,34 0,56	14,16 0,20

SC/IF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	2,44 0,24	3,24 0,27	4,14 0,41	4,75 0,11	4,75 0,13	4,18 0,13	4,34 0,25
B.Tal	1,51 0,12	2,29 0,23	2,77 0,40	2,88 0,14	6,07 0,76	5,53 0,36	5,72 0,55
B.Rep	0,08 0,07	0,66 0,11	1,16 0,36	2,46 0,56	3,87 0,68	5,46 0,46	5,76 0,55
B.Cor	0,33 0,02	0,31 0,01	0,43 0,01	0,33 0,02	0,32 0,03	0,45 0,02	0,42 0,06
Necro	0,11 0,02	0,18 0,02	0,22 0,01	0,31 0,03	0,36 0,02	0,81 0,06	0,69 0,23
RCo	0,11 0,01	0,15 0,01	0,19 0,01	0,18 0,01	0,19 0,02	0,23 0,01	0,28 0,01
B.Riz	0,10 0,01	0,19 0,02	0,20 0,01	0,25 0,02	0,42 0,05	0,67 0,04	0,64 0,02
N.Riz	0,01 0,003	0,02 0,007	0,02 0,002	0,03 0,004	0,04 0,01	0,07 0,01	0,08 0,01
Ra-cm ³	0,16 0,02	0,33 0,01	0,31 0,02	0,35 0,02	0,54 0,02	0,71 0,04	0,91 0,05
FA	4,58 0,73	6,83 0,45	8,92 0,80	10,90 0,45	15,59 1,60	16,67 0,77	17,23 1,27
Ra-m ²	0,51 0,07	1,01 0,02	0,96 0,06	1,08 0,05	1,69 0,07	2,20 0,14	2,81 0,14
FS-m ²	0,62 0,07	1,22 0,03	1,18 0,07	1,36 0,07	2,15 0,10	2,95 0,18	3,53 0,17
Total-m ²	5,21 0,80	8,04 0,50	10,10 0,83	12,26 0,57	17,72 1,48	19,61 0,77	20,74 0,78

Tabla 6.5.A. Media y desviación estándar de la acumulación de nitrógeno por compartimentos aéreo y subterráneo para los tratamientos sin corte o testigos. Los datos son expresados en gN/planta que equivale a gN/m², a excepción de raíces (Ra.cm³) que el valor corresponde a gN/14137 cm³ suelo muestreado.

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,03 0,02	0,15 0,05	0,33 0,05	1,82 0,19	2,11 0,12	2,20 0,13
B.Tal			0,04 0,02	0,11 0,03	0,90 0,08	1,73 0,05	1,41 0,01
B.Rep					0,06 0,02	1,46 0,20	2,32 0,61
B.Cor	0,22 0,02	0,22 0,01	0,21 0,02	0,21 0,01	0,20 0,03	0,20 0,01	0,20 0,003
Necro	0,03 0,01	0,03 0,00	0,04 0,01	0,04 0,03	0,04 0,03	0,04 0,01	0,05 0,04
RCo	0,08 0,01	0,09 0,01	0,11 0,02	0,12 0,01	0,22 0,01	0,18 0,02	0,22 0,01
B.Riz	0,08 0,01	0,10 0,01	0,09 0,01	0,10 0,01	0,19 0,02	0,22 0,02	0,22 0,02
N.Riz	0,01 0,004	0,01 0,002	0,01 0,004	0,01 0,003	0,02 0,001	0,02 0,01	0,03 0,004
Ra-cm3	0,14 0,01	0,17 0,02	0,15 0,02	0,15 0,01	0,22 0,02	0,31 0,01	0,35 0,01
FA	0,33 0,02	0,33 0,01	0,55 0,05	0,84 0,08	3,52 0,09	5,87 0,22	6,57 0,36
Ra-m2	0,34 0,03	0,42 0,06	0,36 0,05	0,37 0,02	0,53 0,04	0,75 0,02	0,86 0,02
FS-m2	0,43 0,04	0,53 0,07	0,46 0,05	0,49 0,03	0,74 0,04	1,00 0,05	1,11 0,03
Total-m2	0,76 0,04	0,86 0,06	1,02 0,13	1,34 0,14	4,26 0,25	6,87 0,29	7,70 0,62

C/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,03 0,02	0,17 0,05	0,65 0,12	2,31 0,22	2,46 0,21	3,27 0,24
B.Tal			0,06 0,01	0,24 0,07	1,21 0,26	2,59 0,19	2,92 0,19
B.Rep					0,36 0,02	1,95 0,49	4,18 0,09
B.Cor	0,33 0,02	0,27 0,02	0,25 0,05	0,29 0,03	0,45 0,03	0,24 0,02	0,23 0,02
Necro	0,04 0,01	0,08 0,02	0,09 0,01	0,11 0,02	0,15 0,03	0,35 0,05	0,40 0,03
RCo	0,11 0,01	0,14 0,01	0,14 0,01	0,18 0,02	0,30 0,02	0,25 0,01	0,30 0,01
B.Riz	0,10 0,01	0,13 0,02	0,12 0,02	0,11 0,01	0,27 0,03	0,38 0,01	0,55 0,02
N.Riz	0,01 0,003	0,02 0,001	0,02 0,004	0,01 0,004	0,02 0,002	0,02 0,002	0,04 0,002
Ra-cm3	0,16 0,02	0,24 0,02	0,22 0,03	0,18 0,01	0,23 0,02	0,39 0,03	0,55 0,03
FA	0,48 0,05	0,51 0,03	0,71 0,07	1,46 0,10	4,80 0,52	7,83 0,48	11,30 0,49
Ra-m2	0,39 0,05	0,58 0,04	0,53 0,07	0,44 0,03	0,56 0,04	0,95 0,08	1,32 0,07
FS-m2	0,51 0,06	0,73 0,05	0,67 0,09	0,56 0,03	0,85 0,07	1,35 0,09	1,90 0,08
Total-m2	0,99 0,10	1,24 0,03	1,38 0,12	2,02 0,20	5,64 0,44	9,19 0,64	13,20 0,38

Tabla 6.5.B. Media y desviación estándar de la acumulación de nitrógeno por compartimentos aéreo y subterráneo para los tratamientos con corte. Los datos son expresados en gN/planta que equivale a gN/m², a excepción de raíces (Ra.cm³) que el valor corresponde a gN/14137 cm³ suelo muestreado.

Días	Trat	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Cor	R.Cor	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	FA	FS-cm ³	FT	Cos	FS-m ²	FT-m ²
0	SC/SF	b	b	a	b	b	b	b	a	b	a	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	c	b	c	b	b	b	a	b	a	c	b	c	c	c	d
	C/F	c	c	b	c	a	a	a	a	a	a	c	a	c	c	d	c
5	SC/SF	b	b	b	b	c	a	bc	b	c	a	b	c	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	c	c	d	c	b	c	b	c	a	c	d	c	c	c	d
	C/F	c	c	c	c	b	a	b	ab	b	a	c	b	c	c	b	c
10	SC/SF	b	b	a	b	c	d	b	b	bc	a	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	c	c	b	c	c	c	d	b	c	b	c	c	c	c	d	d
	C/F	c	c	b	c	b	b	e	b	b	ab	c	b	c	c	c	c
15	SC/SF	b	b	b	b	c	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	c	c	c	c	b	c	bc	c	b	c	c	d	c	c	d
	C/F	c	c	c	c	b	a	c	c	c	b	c	c	c	c	c	c
30	SC/SF	b	b	b	b	d	d	c	b	b	b	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	c	c	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	c	c	c	b	b	c	c	c	b	d	c	d	d	c	c
	C/F	c	c	c	c	a	a	b	c	c	b	c	bc	c	c	c	c
45	SC/SF	b	b	b	b	b	c	c	b	b	c	b	b	b	b	b	b
	SC/F	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	d	c	c	c	b	d	c	d	bc	d	c	d	d	c	d
	C/F	c	c	c	b	b	a	c	c	c	ab	c	b	c	c	b	c
60	SC/SF	b	b	b	ab	b	c	c	b	b	b	b	c	b	b	bc	b
	SC/F	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
	C/SF	d	d	c	b	c	c	d	c	c	a	d	d	c	d	c	c
	C/F	c	c	b	b	b	a	b	c	b	a	c	b	c	c	b	b

Tabla 6.6: Análisis de Varianza de dos factores (corte y fertilización) de la acumulación de nitrógeno (gN/m²) para cada compartimiento por muestreo y para todos los tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncan. Con un nivel de confianza del 95%. El modelo es significativo con un R² mínimo de 0,915 de todas las corridas.

B.Hoj	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	i,h	h,g,f	f,e	e	d	d,c	c
SC/F	g,f,e	d,c	b	a	a	b	b
C/SF	k	k	k	k	i	i,h	h,g
C/F	k	k	k	j	h,g,f	g,f,e	d,c
B.Tal	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	j,i	i,h	g	g	e	d	c
SC/F	h,g	f	e	e	a	b	b
C/SF	k	k	k	k	j	g	h,g
C/F	k	k	k	k	j,i,h	f,e	e
N.Pie	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	o,n,m,l,k	m,l,k,j	k,j,i	i,h,g	g,f	d	c
SC/F	n,m,l,k	j,i,h	i,h,g	f,e	e,d	a	b
C/SF	o	o,n	o,n,m	o,n,m,l	m,l,k,j	h,g	g,f
C/F	o	o,n,m	o,n,m,l	n,m,l,k	l,k,j	e,d	d
B.Rep	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	h	g	f	f	c	b	b
SC/F	h	g	f	d	b	a	a
C/SF	h	h	h	h	h	f	d
C/F	h	h	h	h	h,g	e	b
B.Cor	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	j,i,h,g	l,k,j	l,k,j	j,i,h,g	g,f	g,f,e	h,g,f
SC/F	c	d,c	b,a	c	c	a	b,a
C/SF	j,i,h,g	l,k	l,k,j,i	k,j,i,h	b	l,k	l
C/F	c	f,e,d	g,f,e	e,d,c	a	h,g,f	i,h,g
R.Cor	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	k	k	k	i	h,g	f	e,d
SC/F	j,i	g	f,e	f	f,e	d	b
C/SF	k	k,j	j,i	i,h	d	f	d
C/F	j,i	h,g	g	f	a	c	a

Tabla 6.7.A. Análisis de Varianza de tres factores (corte, fertilización y tiempo) de la acumulación de nitrógeno (gN/m²) para cada compartimiento aéreo por muestreo y por tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncans. Las letras distintas indican diferencias con un nivel de confianza del 95%.

Las plantas testigos (SC/SF) presentaron un incremento relativo aproximadamente igual en las plantas aéreas y subterráneas, multiplicándose por 3.5 el contenido inicial (Tabla 6.8). Dentro de la biomasa aérea, el mayor incremento relativo ocurre en tallos y estructuras reproductivas (3.9 y 71 veces respectivamente), en tanto las

hojas incrementan 1.7 veces su nitrógeno total. Los rizomas por su parte acumulan 3.7 veces su contenido inicial y las raíces 3.4 veces (Figuras 6.3 y 6.4)

B.Riz	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	p	o,n,m	l,k	m,l	j,i	g,f	f
SC/F	p,o,n	k,j	j,i	h	d	a	b
C/SF	p	p,o,n	p,o	p,o,n	k,j	i	i
C/F	p,o,n	n,m	o,n,m	p,o,n	h,g	e	c
N.Riz	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	m	m,l	m	l,k,j,i	g	d	c
SC/F	m,l,k,j	j,i,h	j,i,h	h,g	e,d	b	a
C/SF	m,l,k	m,l	m	m,l,k,j	m,l,k,j	i,h,g	f
C/F	m,l,k,j	m,l,k,j	m,l,k,j	m,l,k	k,j,i	i,h,g	f,e
Ra.10	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	m	k,j	l,k	i	e	c	d
SC/F	m,l	g,f	h,g,f	f,e	c	b	a
C/SF	m	l,k	m,l	m,l	j,i	h	h,g
C/F	m,l	i	i	l,k	i	f,e	d
Ra.20	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	h,g,f	h,g,f	h,g,f	h,g,f	h,g,f	f,e	g,f,e
SC/F	h,g,f	h,g,f	h,g,f	h,g,f,e	d,c	b,a	b,a
C/SF	h,g,f	h,g	h	h	h,g,f	e,d	c,b
C/F	h,g,f	h,g,f	h,g	h,g,f	h,g,f	c,b	a
Ra.m2	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	n,m	k	l,k	j	f	c	d
SC/F	m,l	h,g	h	g,f	c	b	a
C/SF	o	o,n	o,n	o,n	l,k	j	i
C/F	o,n	l,k	l,k	n,m	l,k	h	e
To-m2	0	5	10	15	30	45	60
SC/SF	n	m	l	l,k	g	e	d
SC/F	m	j	h	f	c	b	a
C/SF	p	p	p	p,o	n	l	k,j
C/F	p	p	p,o	o	m	i	e

Tabla 6.7.B. Análisis de Varianza de tres factores (corte, fertilización y tiempo) de la acumulación de nitrógeno (gN/m²) para cada compartimiento subterráneo por muestreo y por tratamientos. La separación por grupos dentro de cada compartimiento es dado por el test de rangos múltiples de Duncans. Las letras distintas indican diferencias con un nivel de confianza del 95%.

La acumulación de nitrógeno en las estructuras de sostén (tallos y estructuras reproductivas auxiliares) es debida al gran incremento en biomasa, ya que las concentraciones de nitrógeno en las mismas disminuyen significativamente.

Aunque el Incremento en la biomasa foliar es menor, basta para sobrecompensar la disminución en concentración de nitrógeno, de manera que la cantidad total aumenta, pero como ya vimos en menor grado que en las estructuras de sostén. En los rizomas se produce un notable incremento en biomasa y una ligera baja en la concentración de nitrógeno de manera que la cantidad de nitrógeno acumulada registra un aumento mayor que en cualquier otro órgano vegetativo de la planta.

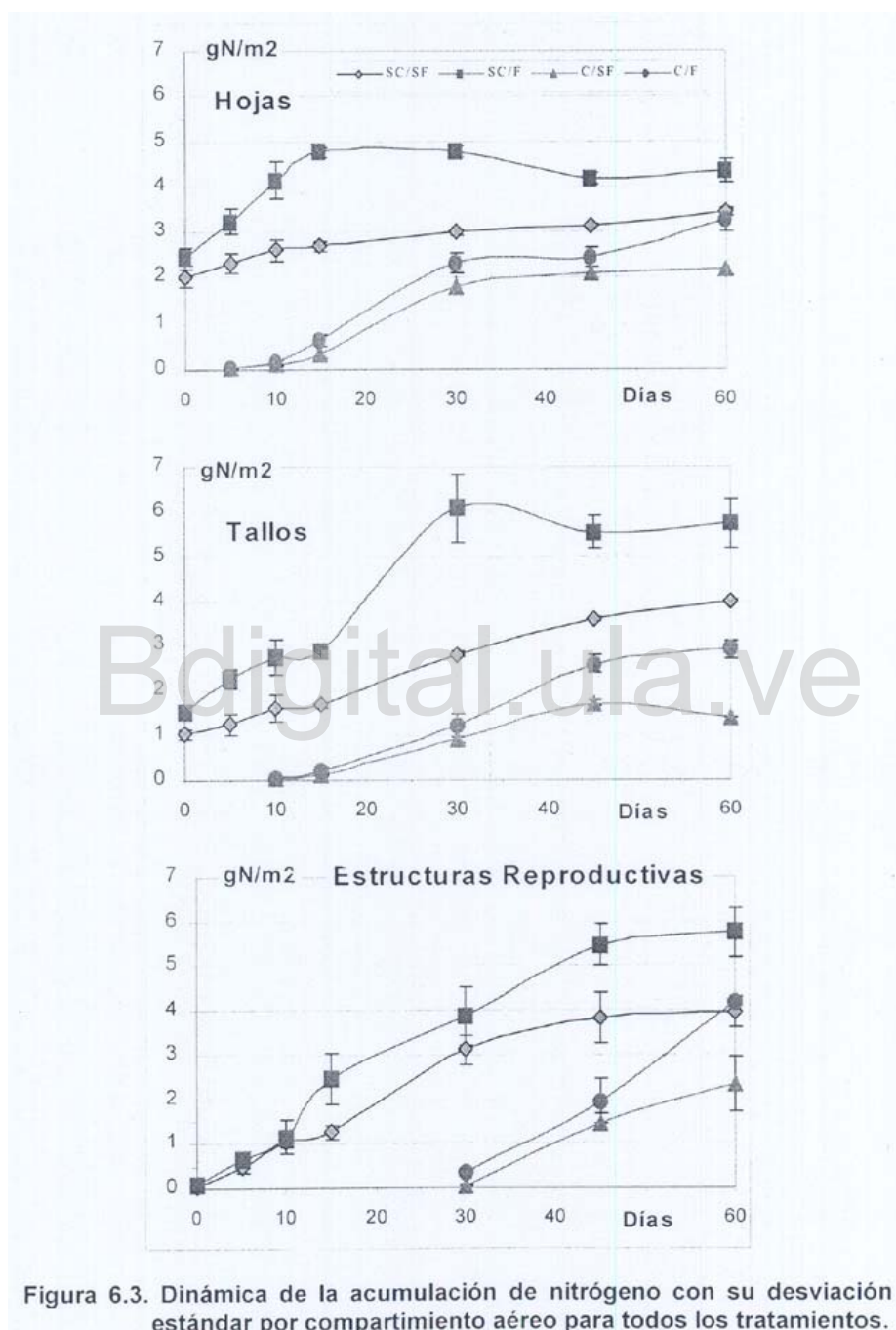
	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	B.Cor	Necro	RCo
SC/SF	1,7	3,9	71,3	0,9	1,3	2,7
SC/F	1,8	3,8	69,0	1,3	6,2	2,6
C/SF	63,5	36,0	39,5	0,9	1,4	2,9
C/F	130,0	52,6	11,6	0,7	10,8	2,8
	B.Riz	N.Riz	Ra-m2	FA	FS-m2	Total-m2
SC/SF	3,7	4,4	3,4	3,5	3,5	3,5
SC/F	6,2	5,8	5,6	3,8	5,7	4,0
C/SF	2,8	2,7	2,5	19,7	2,6	10,1
C/F	5,3	2,5	3,3	23,8	3,7	13,4

Tabla 6.8. Incremento relativo (veces) de la acumulación de nitrógeno por compartimientos de la fitomasa al final del muestreo (60 días) para todos los tratamientos.

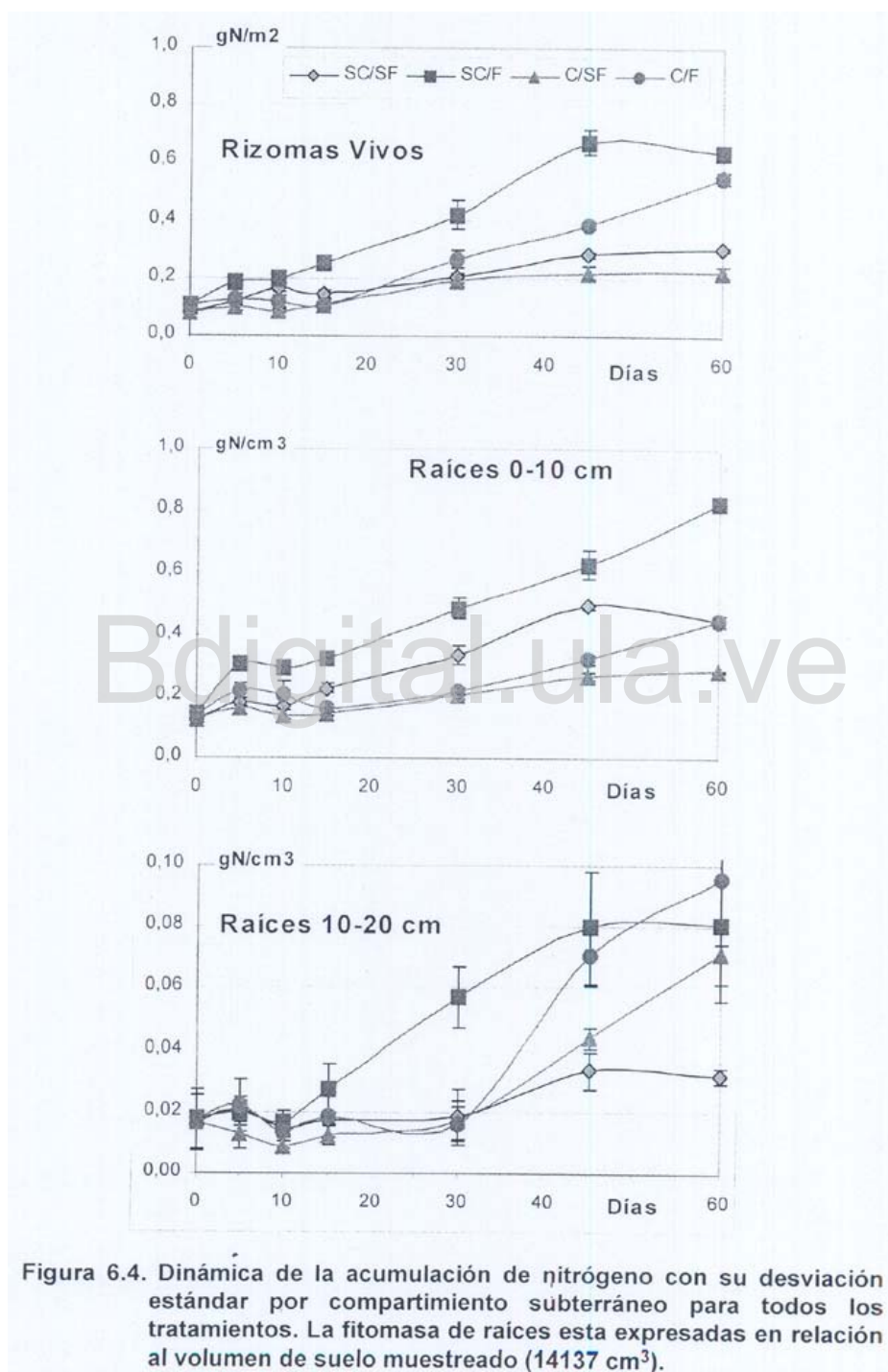
El tratamiento SC/F muestra tendencias similares al testigo SC/SF pero con cantidades acumuladas significativamente mayores, particularmente en la necromasa y en menor grado en la biomasa de la corona. Un aporte extra de nitrógeno al suelo de 15 gN/m^2 condujo en 60 días a una acumulación de nitrógeno en la planta de 20.7 gN/m^2 , o sea 6.6 gN/m^2 mas que en el testigo no fertilizado (14.1 gN/m^2), lo que implica un aprovechamiento del nitrógeno del fertilizante del 44%, suponiendo que todo el nitrógeno extra acumulado proviniese de la urea añadida.

El nitrógeno extra incrementó la acumulación en la FA algo mas que en el testigo sin fertilizar (3.8 veces), pero sí tuvo un gran efecto sobre la FS, la que incrementó su nitrógeno en 5 veces. Es decir, la FS mostró una acumulación relativa de nitrógeno mucho mayor que en el tratamiento testigo, lo que indica que sin

limitaciones en la oferta de nitrógeno en el suelo, el sistema subterráneo lo acumula en mayor proporción que las partes aéreas.



Entre los compartimientos aéreos, las hojas incrementaron su nitrógeno en 1.8 veces en SC/F, lo que nos difiere significativamente del testigo sin fertilizante. Lo



mismo puede decirse de los tallos que se comportan en forma similar en los dos tratamientos sin corte. Los rizomas en cambio acumulan mucho mas nitrógeno (6.2 veces el inicial) que en el no fertilizado, lo mismo sucede con las raíces (5.6 veces), lo que se traduce en el mayor incremento del nitrógeno en la biomasa subterránea, ya señalado anteriormente.

Vemos así como el corte induce un significativo incremento relativo de la acumulación de nitrógeno en la FA en relación a la FS (del orden de 6 a 8 veces mayor). Este gran incremento en parte proviene de la removilización del nitrógeno de la FS, ya que su incremento relativo es menor que sus homólogos no cortados (2.6 vs 3.5 sin fertilización y 3.7 vs 5.7 con fertilización).

Dentro de la biomasa aérea de las plantas no fertilizadas (C/SF), el mayor incremento ocurre en hojas (63.5 veces), seguidas por los tallos y estructuras reproductivas (36 y 39.5 veces respectivamente), en tanto que el resto de los compartimientos aéreos (vivos y muertos) presentaron incrementos menores, ligeramente por encima de los mostrados en el tratamiento SC/SF. Para los tres compartimientos subterráneos los incrementos relativos son similares y menores que para SC/SF y C/F. La acumulación de nitrógeno en las estructuras aéreas se debe principalmente al aumento súbito y sostenido en la concentración de nitrógeno, lo que le permite a la planta defoliadas mantener altas tasas de asimilación y de este modo reponer rápidamente la superficie asimilatoria sustraída por el corte.

El tratamiento C/F presentó en todos sus compartimientos un patrón de acumulación de nitrógeno similar al del C/SF, pero con cantidades mayores y con un menor aprovechamiento del nitrógeno del fertilizante (37%). Es impresionante el incremento de nitrógeno en las hojas (130 veces) en relación con cualquier otro compartimiento aéreo o subterráneo, no obstante, también los tallos y las estructuras reproductivas incrementaron muy significativamente su nitrógeno, 52,6 y 11,6 veces respectivamente; mientras que la corona se mantuvo dentro de los

valores obtenidos en los demás tratamientos y el nitrógeno de la necromasa se incrementó significativamente (10.8 veces). La fertilización favoreció asimismo el incremento de nitrógeno en los rizomas vivos y en las raíces.

6.2.1. Porcentajes de la acumulación de nitrógeno.

En la Figura 6.5 podemos evaluar la dinámica de acumulación de nitrógeno para los diferentes compartimientos morfoestructurales de la planta a lo largo del ciclo muestral en términos de su importancia relativa. Observamos que el fertilizante independientemente del corte, se distribuye proporcionalmente en todas las estructuras, ya que existe una gran similitud en los porcentajes obtenidos entre ambos pares de tratamientos (SC/SC vs SC/F y C/SF vs C/F) a lo largo de todo el periodo de estudio, es decir en líneas generales, no se evidencia una estructura que funcione como reservorio de nitrógeno cuando este nutriente está en exceso en el suelo.

Para los tratamientos sin corte podemos señalar el siguiente orden de importancia de sus estructuras morfoestructurales frente a la acumulación del nitrógeno:

Al Inicio: Hojas > Tallos » Raíces > Corona > Necro > Rizoma > Rep

15 días: Hojas > Tallos > Rep > Raíces > Corona > Necro = Rizoma

60 días: Rep = Tallos > Hojas > Raíces > Corona = Necro > Rizoma

Las láminas foliares son el compartimiento que más decrece, de 50 a 24% en solo 60 días, en función del incremento del nitrógeno en las estructuras reproductivas, de 1.4 a 28%; es decir un incremento del 26.6%. Mientras que en los demás compartimientos, tanto aéreos como subterráneos, los porcentajes permanecen relativamente constantes a lo largo de todo el periodo. Resalta el hecho que al final del muestreo en el tratamiento fertilizado, el nitrógeno tiende a ser acumulado

en la biomasa subterránea, ya que un incremento del 1 % en rizomas y del 4% en raíces es significativo para dichas estructuras.

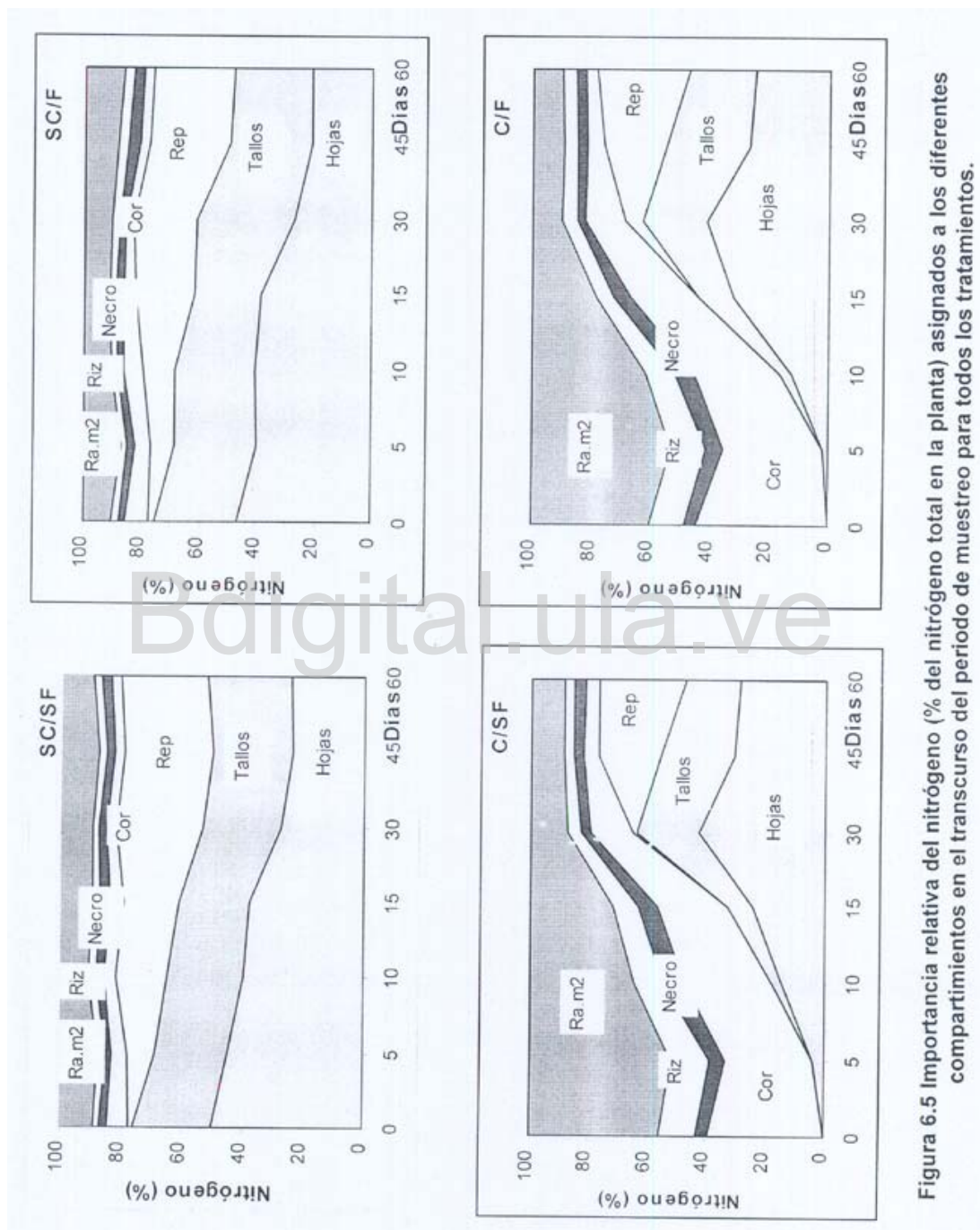


Figura 6.5 Importancia relativa del nitrógeno (%) del nitrógeno total en la planta) asignados a los diferentes compartimientos en el transcurso del periodo de muestreo para todos los tratamientos.

El corte cambia bruscamente las importancias relativas dentro de la planta, haciendo de las raíces y del remanente de tejido aéreo (corona) sus principales reservorios, como observamos en el siguiente orden relativo:

Al inicio: Raíces > Corona » Rizomas > Necro

15 días: Raíces > Hojas > Corona > Rizomas > Necro

60 días: Hojas = Rep > Tallos > Raíces > Corona > Rizomas = Necro

Las raíces y la corona decrecen su importancia relativa (de 44 a 12.5% y 39 a 15% respectivamente) a medida que las estructuras aéreas se restablecen, ya que en solo 30 días tanto las hojas como los tallos tienen porcentajes similares a las plantas no cortadas al inicio (42 y 21%, respectivamente) y al cabo de 60 días los porcentajes prácticamente se restablecen (Ver Apéndice 6.1)

6.3 Dinámica de las tasas de acumulación del nitrógeno (mgN/día).

Con la finalidad de evaluar los cambios temporales en las cantidades de nitrógeno acumuladas en los diferentes compartimientos morfofuncionales (de asimilación, de sostén, de almacenamiento, de absorción y de reproducción) a lo largo de los 60 días de muestreo, presentamos las tasas de acumulación expresadas en mgN/día (Figura. 6.6). La tasa de acumulación (T_{Acu}) fue calculada de la siguiente manera:

$$T_{Acu} = [(N_{(t_n)} - N_{(t_{n-1})}) / (t_n - t_{(n-1)})] * 1000$$

Donde, **N** es la cantidad de nitrógeno en gN/m² y **t** es el tiempo en días. Los valores negativos nos indican que durante ese periodo de tiempo el compartimiento estuvo exportando nitrógeno hacia otros órganos (también es

posible que haya pérdidas por pluvio lavado desde las partes aéreas, como discutiremos mas adelante) (Ver Apéndice 6.2)

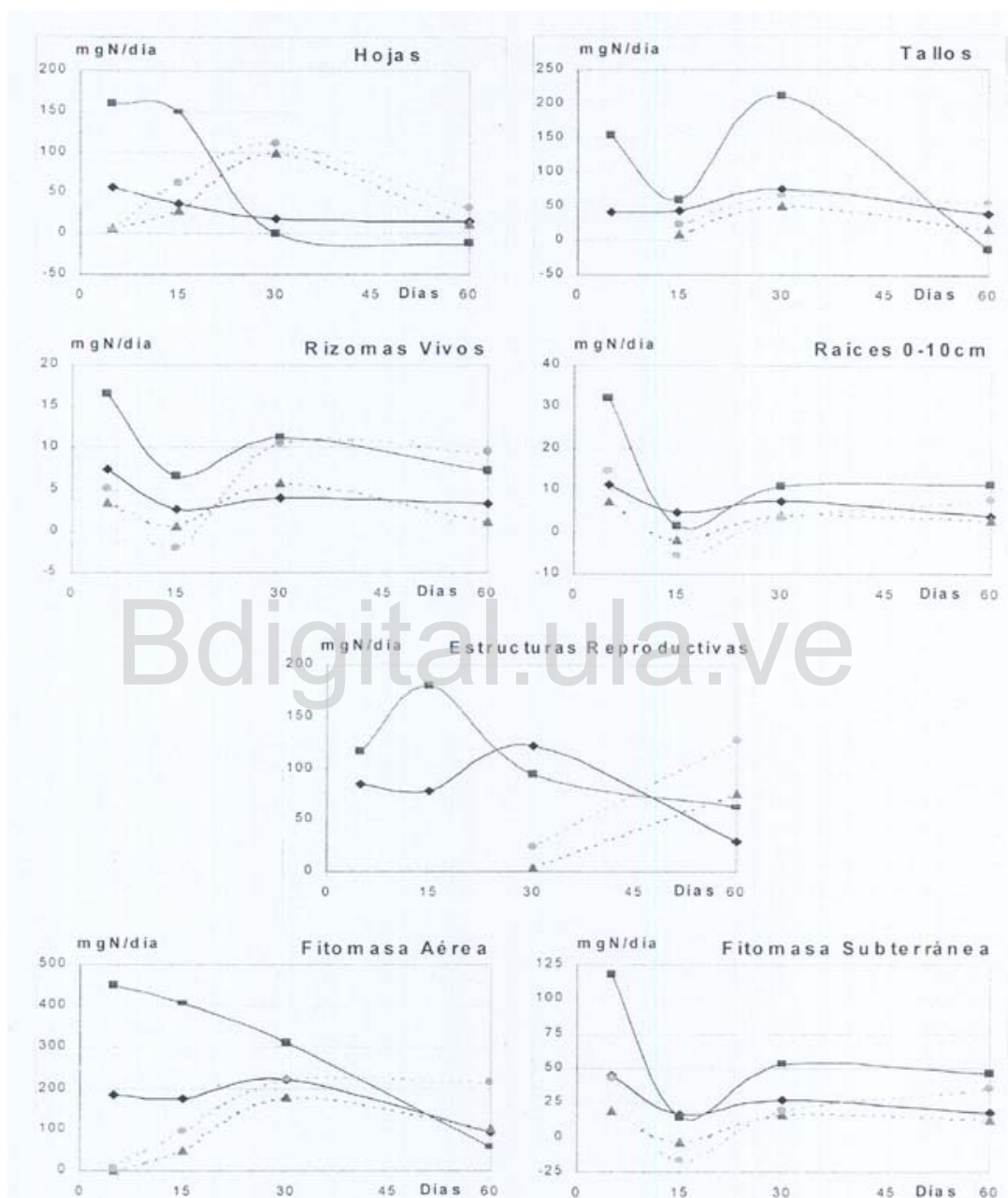


Figura 6.6. Dinámica de la tasa de acumulación de nitrógeno para algunos de los compartimientos aéreos y subterráneos, así como para FA y FS. En líneas continuas los tratamientos sin corte (SC/F -cuadrados- y SC/SF -rombos) y en líneas discontinuas los tratamientos con corte (C/F -círculos- y C/SF -triángulos-).

En las hojas, de los dos tratamientos sin corte (SF \ F), las tasas absolutas de acumulación pasaron de un máximo inicial de 58 \ 160 mg/día en los primeros 5 días, a 19 \ 0.5 mg/día, entre los 15 y 30 días, ya 15 \ -14 mg/día en los últimos 15 días del período de muestreo. En los tallos la acumulación es más irregular manteniendo tasas iniciales no muy diferentes que las de las hojas de 42 \ 155 mg/día en los primeros 5 días a 39 \ -12 mg/día en los últimos 15 días, pero con un máximo de 76 \ 212 mg/día entre 15 y 30 días, con un fuerte descenso a 59 mg/día entre 5 y 15 días, en las plantas fertilizadas. En la biomasa reproductiva se dan las tasas más altas de acumulación. En contraposición, los rizomas y las presentaron tasas son bastante inferiores y sin mayores cambios temporales, aunque fueron mayores en el tratamiento fertilizado. Hay que resaltar que el descenso de la Tasa de acumulación en los compartimiento Tallos, Hojas, Rizomas y Raíces en el período de 5 a 15 días, se relaciona con un significativo incremento en la biomasa reproductiva para SC/F en el mismo periodo y 15 días después para SC/SF.

Por su parte en ambos tratamientos con corte (SF \ F), las hojas incrementaron drásticamente sus tasas de acumulación pasando de 7 \ 5 mg/día en los primeros cinco días (este lento arranque seguramente a expensas del N subterráneo), a valores máximos de 100 \ 111 mg/día entre los 15 y 30 días, para luego disminuir sostenidamente en los 30 días restantes a 13 \ 32 mg/día. Los tallos presentan curvas similares pero con menores valores máximos (53 \ 65 mg/día) alcanzados en el periodo de 15 a 30 días. En la biomasa reproductiva las mayores tasas se presentan al final del periodo de muestreo (76 \ 127 mg/día), comenzando con fuerza el proceso a los 30 días después del corte en el tratamiento fertilizado (24 mg/día) en relación con el tratamiento no fertilizado (4 mg/día).

Es muy interesante resaltar con mayor detalle el comportamiento similar de las estructuras subterráneas (rizomas y raíces) en estos tratamientos con corte, el que ejemplificaremos con las raíces. En los primeros cinco días las raíces acumularon nitrógeno (7 \ 15 mg/día) con tasas mayores que los compartimientos aéreos; en

los siguientes 10 días decrecen significativamente sus tasas a valores negativos ($2 \text{ \ } -6$) y se disparan las tasas aéreas (es decir hay removilización de las reservas de nitrógeno desde las raíces a las hojas), seguido de un leve incremento de las tasas en los 45 días restantes hasta alcanzar valores de $3 \text{ \ } 8 \text{ mg/día}$, incremento que no se corresponde con los fuertes descensos de las respectivas tasas en los compartimientos aéreos. Para explicar este patrón se pueden adelantar diferentes hipótesis, o bien que sale nitrógeno del sistema planta vía dispersión de semillas o por pluviolavado o por descomposición, o que hay removilización hacia las raíces, o que el nitrógeno absorbido permanece preferentemente en los órganos subterráneos. Discutiremos estas hipótesis en el capítulo 7 (Funcionamiento del sistema planta-suelo).

A nivel de la FA, observamos que la fertilización incrementa significativamente las tasas de acumulación de nitrógeno, con un mayor efecto en las plantas no cortadas. El corte incrementa las tasas en los primeros 30 días, después se alcanzan valores similares a las plantas no cortadas, tasas que se mantienen constantes por los últimos 30 días en el tratamiento C/F, gracias a las mayores concentraciones de nitrógeno (fertilizante) almacenado en unas estructuras renovadas por el corte, donde estas mayores concentraciones retrasan el proceso de senescencia. En los otros tres tratamientos restantes las tasas finales son inferiores y muestran un brusco declive.

En la FS, el corte reduce las tasas de acumulación de nitrógeno en los primeros 15 días, alcanzando los valores más negativos, lo que sugiere una movilización de las reservas subterráneas de nitrógeno para compensar las demandas de la producción aérea; en los siguientes 15 días las tasas se recuperan para seguir aumentando hasta el final del muestreo para el tratamiento fertilizado y declinar a los valores iniciales en el tratamiento sin fertilizante. En los tratamientos sin corte, es notoria la influencia del fertilizante en incrementar mucho las tasas en los primeros 5 días, para luego hacerlas decrecer abruptamente en los siguientes 10

días, en el periodo de 15 a 30 días aumenta y en los últimos 30 días se mantiene prácticamente constante.

6.4 Efecto corte

6.4.1 Efecto sobre las concentraciones de nitrógeno

Las concentraciones de nitrógeno de todos los compartimientos aéreos de las plantas cortadas fueron superiores a las de las plantas sin corte (testigos), tanto en los tratamientos con como sin fertilizante (Tabla 6.9.A.). No obstante, las concentraciones de nitrógeno para los compartimientos subterráneos disminuyeron del 10 al 30%, con mayor disminución en los tratamientos fertilizados, en algunas fechas de muestreo la relación se mantuvo en igualdad (1) o fue incrementada un 10%.

Se observa que las raíces disminuyen sus concentraciones de nitrógeno después del corte, las mas profundas aún mas, lo que evidencia un bombeo constante de nitrógeno hacia la FA, así como el proceso de senescencia independiente de la presencia externa de nitrógeno del fertilizante.

El corte induce un incremento inmediato y de gran magnitud de la concentración de nitrógeno en las hojas, que a los 10 días después del corte es de 235% para plantas sin fertilizante y 182% para plantas fertilizadas. Los incrementos en los tallos son aun mayores, de 374 Y 257% respectivamente, a los 15 días. Sin embargo, a nivel de la FA y FT, el corte induce una disminución drástica del 40% a los 5 días y del 20% a los 15 días, para luego restablecerse las concentraciones e inclusive ser superiores en el orden del 30%.

6.4.2 Efecto sobre las cantidades acumuladas de nitrógeno.

Las cantidades de nitrógeno en las plantas cortadas fueron menores que en las plantas testigos (sin corte), tanto en el tratamiento no fertilizado como en el fertilizado (Tabla 6.9.8). Esto es válido para todos los compartimientos y todas las

A. Concentración

C/A	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		2,1	2,3	2,2	1,6	1,2	1,1
B.Tal			3,2	3,7	3,8	1,2	0,9
B.Rep					1,4	1,3	1,3
Necro	1,0	0,9	1,3	1,3	1,4	1,4	1,2
B.Cor	1,0	1,0	1,3	1,1	2,5	1,1	1,0
RCo	1,0	1,0	1,3	1,2	2,0	1,2	1,1
B.Riz	1,0	1,1	0,8	1,1	1,3	1,1	0,9
N.Riz	1,0	0,9	1,2	1,0	1,1	1,1	1,1
Ra.10	1,0	1,0	1,0	0,8	0,9	0,9	1,0
Ra.20	1,0	0,8	0,9	0,8	0,9	1,3	1,3
Ra.cm³	1,0	1,0	1,0	0,8	0,9	0,9	1,0

Cos	0,4	0,6	1,3	1,9	2,3	1,2	1,2
FA	0,6	0,5	0,8	1,1	2,1	1,2	1,1
FS-m²	1,0	1,0	1,0	0,9	1,0	1,0	1,0
FT-m²	0,6	0,6	0,7	0,8	1,6	1,2	1,1

D/B	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		1,9	1,8	1,6	1,2	1,1	1,1
B.Tal			2,6	2,6	1,9	1,5	1,2
B.Rep					1,3	1,4	1,3
Necro	1,0	1,0	1,1	1,1	1,2	1,3	1,2
B.Cor	1,0	1,1	0,9	1,3	2,4	1,2	1,1
RCo	1,0	1,1	1,0	1,2	1,8	1,2	1,1
B.Riz	1,0	0,8	0,7	0,6	0,7	0,7	0,9
N.Riz	1,0	1,0	1,2	0,8	1,0	0,8	0,9
Ra.10	1,0	0,8	0,9	0,8	0,8	0,9	1,0
Ra.20	1,0	0,9	0,8	1,0	0,7	1,1	1,2
Ra.cm³	1,0	0,8	0,9	0,8	0,8	0,9	1,0

Cos	0,4	0,6	1,1	1,5	1,7	1,4	1,3
FA	0,6	0,6	0,7	1,0	1,6	1,3	1,3
FS-m²	1,0	0,8	0,8	0,7	0,8	0,9	1,0
FT-m²	0,6	0,6	0,6	0,8	1,4	1,2	1,3

B. Acumulación

C/A	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,0	0,1	0,1	0,6	0,7	0,6
B.Tal			0,0	0,1	0,3	0,5	0,4
B.Rep					0,0	0,4	0,6
Necro	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4
B.Cor	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
RCo	1,0	1,1	1,3	1,1	1,6	1,0	1,1
B.Riz	1,0	0,8	0,5	0,7	0,9	0,8	0,7
N.Riz	1,1	1,0	1,1	0,8	0,6	0,6	0,6
Ra.10	1,0	0,9	0,8	0,6	0,6	0,5	0,6
Ra.20	1,0	0,6	0,6	0,7	1,0	1,3	2,3
Ra.cm³	1,0	0,9	0,8	0,6	0,6	0,6	0,7

Cos	0,0	0,02	0,04	0,1	0,3	0,5	0,5
FA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	0,5	0,5
FS-m²	0,8	0,7	0,6	0,5	0,6	0,5	0,6
FT-m²	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5	0,5

D/B	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,01	0,04	0,1	0,4	0,5	0,5
B.Tal			0,01	0,04	0,1	0,3	0,2
B.Rep					0,02	0,3	0,4
Necro	0,3	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1
B.Cor	0,7	0,7	0,5	0,6	0,6	0,4	0,5
RCo	0,7	0,6	0,6	0,7	1,2	0,8	0,8
B.Riz	0,8	0,5	0,4	0,4	0,5	0,3	0,4
N.Riz	0,9	0,6	0,6	0,6	0,4	0,3	0,4
Ra.10	0,8	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	0,3
Ra.20	0,9	0,7	0,5	0,5	0,3	0,5	0,9
Ra.cm³	0,9	0,5	0,5	0,4	0,4	0,4	0,4

Cos		0,01	0,03	0,05	0,2	0,3	0,4
FA	0,1	0,05	0,1	0,1	0,2	0,4	0,4
FS-m²	0,7	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3
FT-m²	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,4	0,4

Tabla 6.9. Relación del Efecto Corte sobre los distintos compartimentos aéreos y subterráneos. A. Relación calculada con las concentraciones de nitrógeno y B. con los datos de acumulación de nitrógeno en la fitomasa (gN/planta). Las letras indican los tratamientos: A (SC/SF), B (SC/F), C (C/SF) y D (C/F).

fechas de muestreo, excepto naturalmente para la corona y también para la biomasa y necromasa de rizomas.

En las hojas el corte provoca por supuesto una disminución inmediata y drástica en el N acumulado, de modo que inmediatamente después del corte las plantas cortadas tienen el 1 % del nitrógeno de las plantas testigo. La recuperación es rápida a partir de los 30 días, de manera que al final del muestreo las nuevas hojas de las plantas cortadas ya tienen el 40 o el 70 % del nitrógeno acumulado de las plantas sin corte. En los tallos, en la biomasa reproductiva y en las raíces la recuperación es menor (Tabla 6.8.8). En los rizomas en cambio el corte induce inicialmente una disminución relativa en las cantidades de N con respecto al testigo pero hay luego una recuperación hasta casi alcanzar valores similares en los tratamientos fertilizados.

A nivel de la FA, FS y FT, no se restablecen las cantidades de nitrógeno en el subsistema planta, con o sin fertilizante. Es decir, las plantas cortadas llegan a tener alrededor de la mitad (50%) del nitrógeno de las plantas no cortadas, con concentraciones de nitrógeno iguales o superiores (del 10 al 30%).

6.5 Efecto fertilización

6.5.1 Efecto sobre las concentraciones de nitrógeno

Al relacionar las concentraciones de nitrógeno de las distintas estructuras vegetales para visualizar el efecto de la aplicación de fertilizante (Tabla 6.10.A.), podemos observar que este nitrógeno externo incrementa de inmediato las concentraciones internas en todas las morfoestructuras aéreas como subterráneas de las plantas no cortadas, así como de las plantas cortadas.

En las plantas no cortadas, las partes aéreas alcanzan los máximos entre los 15 y 30 días, llegando a presentar entre un 40 y 60% de incremento en hojas y tallos respectivamente. No hay en cambio un efecto bien marcado en las estructuras

A. Concentración

B/A	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	1,0	1,2	1,4	1,4	1,4	1,1	1,1
B.Tal	1,0	1,1	1,3	1,6	1,6	1,1	1,0
B.Rep	1,0	1,2	0,9	1,3	1,11	1,1	1,0
Necro	1,0	1,1	1,3	1,3	1,2	1,3	1,0
B.Cor	1,0	1,2	1,8	1,4	1,2	1,2	1,1
RCo	1,0	1,2	1,5	1,3	1,2	1,2	1,1
B.Riz	1,0	1,4	1,2	1,6	1,8	2,0	1,6
NRiz	1,0	1,1	1,3	1,1	1,3	1,5	1,2
Ra.10	1,0	1,5	1,5	1,3	1,2	1,1	1,4
Ra.20	1,0	0,9	1,1	1,1	1,7	1,7	1,6
Ra.cm³	1,0	1,4	1,4	1,3	1,3	1,2	1,4

Cos	1,0	1,1	1,3	1,5	1,3	1,1	1,0
FA	1,0	1,1	1,3	1,5	1,3	1,1	1,0
FS-m²	1,0	1,4	1,4	1,3	1,3	1,3	1,4
FT-m²	1,0	1,2	1,3	1,5	1,3	1,1	1,1

D/C	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		1,0	1,0	1,0	1,1	1,0	1,1
B.Tal			1,1	1,1	0,8	1,3	1,4
B.Rep					1,1	1,2	1,1
Necro	1,0	1,3	1,1	1,1	1,1	1,1	1,0
B.Cor	1,0	1,4	1,3	1,6	1,2	1,3	1,2
RCo	1,0	1,3	1,2	1,3	1,2	1,2	1,1
B.Riz	1,0	1,1	1,1	0,9	1,1	1,4	1,6
NRiz	1,0	1,2	1,3	0,9	1,2	1,0	0,9
Ra.10	1,0	1,3	1,2	1,2	1,1	1,1	1,4
Ra.20	1,0	1,1	1,0	1,3	1,4	1,4	1,5
Ra.cm³	1,0	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,4

Cos	1,0	1,0	1,1	1,2	1,0	1,2	1,1
FA	1,0	1,3	1,2	1,4	1,0	1,2	1,2
FS-m²	1,0	1,2	1,2	1,1	1,2	1,2	1,4
FT-m²	1,0	1,2	1,1	1,4	1,1	1,2	1,2

B. Acumulación

B/A	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	1,2	1,4	1,6	1,8	1,6	1,3	1,3
B.Tal	1,5	1,8	1,7	1,7	2,2	1,5	1,4
B.Rep	1,5	1,4	1,1	1,9	1,2	1,4	1,5
Necro	1,2	1,8	2,2	2,9	3,4	7,1	5,7
B.Cor	1,5	1,4	2,0	1,5	1,5	2,1	2,1
RCo	1,4	1,9	2,4	1,6	1,4	1,2	1,4
B.Riz	1,3	1,6	1,2	1,7	2,1	2,4	2,1
NRiz	1,2	1,6	1,8	1,4	1,5	1,7	1,6
Ra.10	1,2	1,7	1,7	1,4	1,4	1,3	1,8
Ra.20	1,1	0,9	1,1	1,6	3,1	2,4	2,6
Ra.cm³	1,2	1,6	1,7	1,4	1,5	1,3	1,9

Cos	1,3	1,5	1,5	1,8	1,7	1,5	1,4
FA	1,3	1,5	1,6	1,8	1,6	1,5	1,4
FS-m²	1,2	1,6	1,6	1,5	1,6	1,5	1,9
FT-m²	1,3	1,5	1,6	1,7	1,6	1,5	1,5

D/C	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,7	1,1	2,0	1,3	1,2	1,5
B.Tal			1,4	2,2	1,4	1,5	2,1
B.Rep					6,1	1,3	1,8
Necro	1,1	2,3	2,5	3,0	3,8	8,0	8,6
B.Cor	1,5	1,3	1,2	1,4	2,2	1,2	1,2
RCo	1,4	1,5	1,3	1,5	1,4	1,4	1,4
B.Riz	1,3	1,3	1,3	1,0	1,4	1,7	2,4
NRiz	1,1	1,2	1,3	0,9	1,1	1,0	1,0
Ra.10	1,2	1,4	1,5	1,1	1,1	1,2	1,6
Ra.20	1,1	1,7	1,6	1,5	0,9	1,6	1,3
Ra.cm³	1,2	1,4	1,5	1,2	1,1	1,3	1,5

Cos		1,5	1,4	2,1	1,4	1,4	1,8
FA	1,4	1,5	1,3	1,7	1,4	1,3	1,7
FS-m²	1,2	1,4	1,4	1,1	1,1	1,4	1,7
FT-m²	1,3	1,4	1,4	1,5	1,3	1,3	1,7

Tabla 6.10. Relación del Efecto Fertilizante sobre los distintos compartimientos aéreos y subterráneos. A. Relación calculada con las concentraciones de nitrógeno y B. con los datos de acumulación de nitrógeno en la fitomasa (gN/planta). Las letras indican los tratamientos: A (SC/IF), B (SC/F), C (C/IF) y D (C/F).

reproductivas y en la necromasa. La corona viva sorprende con un significativo aumento a los 10 días de 1.8 veces, es decir se acumulan nitrógeno en la base de los vástagos. La tendencia en las estructuras subterráneas, tanto de reserva como de absorción, es inversa, ya que presentan los mayores incrementos después de los 30 días; como en la biomasa de rizomas que llega a tener el doble de la concentración de nitrógeno y en las raíces de 10 a 20 cm, donde alcanza 1.7 veces mas a los 45 días, manteniéndose estos altos valores hasta el final del muestreo.

En las plantas cortadas el "efecto fertilizante" no es tan marcado con respecto a su homologo no cortado, incluso si lo comparamos con el "efecto corte" sobre las concentraciones de nitrógeno de los distintos compartimientos de la planta. Sobre las hojas, las estructuras reproductivas y necromasa en pie se observa un ligero aumento de alrededor del 10%. En tallos solamente después de 45 días se ve un incremento significativo del 30%, para las raíces (0-20 cm) un incremento del 20% se mantiene hasta los 45 días cuando comienza a incrementar nuevamente un 20% más. Es decir, cortar y fertilizar no tiene mayores efectos al nivel de las concentraciones pero si al nivel de las cantidades de nitrógeno. En otras palabras, el hecho de fertilizar plantas cortadas aumenta la cantidad de biomasa en hoja, pero el corte tiende a igualar las concentraciones de nitrógeno de las estructuras aéreas.

6.5.2 Efecto sobre las cantidades acumuladas de nitrógeno.

Comparando el comportamiento del nitrógeno en plantas fertilizadas y sin fertilizar (Tabla 6.10.8) se observa, como era de esperar, que las primeras acumulen mas nitrógeno en todos sus órganos durante todo el tiempo del experimento.

En efecto, en las plantas sin corte, las fertilizadas muestran valores bastante mayores que las testigos. Así las hojas y el aparato reproductivo llegan a tener a

los 15 días alrededor del doble del nitrógeno de los correspondientes compartimientos en las testigos sin fertilizar, aunque esta relación decrece posteriormente. El efecto fertilizante es aún más notable en tallos, ya que llegan a acumular 2.2 veces el nitrógeno acumulado en los tallos de las plantas testigo. En las raíces el comportamiento es más irregular, seguramente por el cambiante balance entre raíces jóvenes, senescentes y muertas, pero a los 60 días mantienen en los tratamientos sin corte casi el doble del nitrógeno que en las plantas testigo.

Es notable el comportamiento de la necromasa aérea, donde el fertilizante induce una acumulación de nitrógeno hasta 8.6 veces mas alta que en las plantas no fertilizadas. Esto naturalmente tiene que ser debido a la falta de translocación del nitrógeno desde los órganos senescentes hacia las estructuras en crecimiento activo, de manera que la necromasa conserva un alto porcentaje del nitrógeno de la biomasa de la cual proviene.

6.6 Movilización del nitrógeno entre los compartimientos de la planta: Dinámica de la absorción del nitrógeno.

Para obtener una aproximación funcional a la absorción neta del nitrógeno ajustamos las variaciones temporales de la acumulación de nitrógeno (G o R) en la fitomasa total, aérea o subterránea, a funciones matemáticas. En la Tabla 6.11 y en el Apéndice 6.3 observamos que los compartimientos se ajustaron a funciones polinómicas de segundo y tercer grado con altos R^2 y significación al 0.05 de sus betas por la prueba t-student ($b_i = 0$).

La absorción total de nitrógeno fue mayor en los tratamientos fertilizados que en sus homólogos no fertilizados (16.25 vs 10.09 gN/m² para los tratamientos sin corte y 11.70 vs. 7.42 gN/m² para los tratamientos con corte). Entre el 83 y 91% es asignado a la fitomasa aérea, y los tratamientos sin corte invierten mas nitrógeno en el mantenimiento y desarrollo del sistema radical. No obstante, más del 31 %

del nitrógeno absorbido fue invertido en la actividad reproductiva llegando a un valor máximo del 40% en SC/SF (Tabla 6.12).

Función	Tratamiento	a	b ₁	b ₂	b ₃	R ²
Total	SC/F	5,172	0,551	-0,0049	*	0,998
	SC/SF	4,115	0,199	0,0022	*	0,999
	C/F	0,989	-0,014	0,0071	*	0,999
	C/SF	0,839	-0,060	0,0087	*	0,999
Aérea	SC/F	4,530	0,499	-0,0048	*	0,997
	SC/SF	3,316	0,188	0,0012	*	0,995
	C/F	0,388	-0,019	0,0069	*	0,998
	C/SF	0,372	-0,060	0,0081	*	0,963

Función	Tratamiento	a	b ₁	b ₂	b ₃	R ²
Total	SC/F	2,310	0,049	-0,0005	*	0,982
	SC/SF	1,954	0,042	-0,0004	*	0,999
	C/F	1,358	0,024	-0,0001	*	0,975
	C/SF	0,958	0,039	-0,0002	*	0,977
Aérea	SC/F	1,620	0,057	-0,0006	*	0,979
	SC/SF	1,282	0,044	-0,0004	*	0,996
	C/F	-1,000	0,101	-0,0007	*	0,981
	C/SF	-1,413	0,107	-0,0008	*	0,976

Tabla 6.11. Coeficientes de las funciones utilizados para describir la absorción de nitrógeno en los distintos tratamientos. GANn(t ó a) y RANn (t ó a) indican la tasas de absorción absoluta neta y relativa respectivamente, para todo el subsistema planta (t) o para la fitomasa aérea (a). Los coeficientes de regresión (b) con asterisco son significativos al 0.05 en la prueba t-student ($b_1 = 0$).

El corte indujo una evidente redistribución del nitrógeno absorbido destinando a la fabricación de hojas, entre el 33% para C/SF y 27% para C/F, valores que duplican a los tratamientos sin corte. Sin embargo, las diferencias para los tallos no son grandes, ya que prácticamente todos los tratamientos invierten un gran porcentaje del nitrógeno absorbido, alrededor del 25%.

A(gN/m²)				
	SC/F	SC/SF	C/F	C/SF
Hojas	2,56	1,24	3,19	2,46
Tallos	4,42	2,93	3,03	1,81
Rep	5,67	4,01	3,93	2,32
Necro	0,60	0,37		
Corona	0,17	0,13	0,19	0,14
B.Riz	0,54	0,22	0,45	0,15
N.Riz	0,07	0,04	0,02	0,02
Raices	2,22	1,14	0,89	0,52
TOTAL	16,25	10,09	11,70	7,42
FA	13,42	8,69	10,34	6,73
FS	2,83	1,40	1,35	0,70
B(%)				
	SC/F	SC/SF	C/F	C/SF
Hojas	15,8	12,3	27,3	33,1
Tallos	27,2	29,1	25,9	24,4
Rep	34,9	39,8	33,6	31,2
Necro	3,7	3,7		
Corona	1,1	1,3	1,6	1,9
B.Riz	3,3	2,2	3,8	2,1
N.Riz	0,5	0,4	0,2	0,3
Raices	13,6	11,3	7,6	7,0
FA	82,6	86,1	88,4	90,6
FS	17,4	13,9	11,6	9,4

Tabla 6.12. Distribución del nitrógeno absorbido asignado a los distintos compartimientos morfofuncionales, expresado en gN/m² (A) y sus respectivos porcentaje del total absorbido (B).

Para evaluar las transferencias internas y los procesos de pérdida del nitrógeno absorbido para el subsistema planta, nos basamos en el modelo explicado en el punto 2.5.3. En la Figura 6.7 analizamos los diferentes casos (Ver Figura 2.4),

indicando la magnitud y dirección de la translocación del nitrógeno, así como de las pérdidas por pluviolavado y/o descomposición del compartimiento aéreo y por exudación radical y/o descomposición del compartimiento subterráneo. Estas pérdidas señaladas aunque no son las únicas pueden ser consideradas como las salidas más importantes en ambos compartimiento.

Los balances del nitrógeno en el subsistema planta se presentan en la Figura 6.8. La absorción fue calculada como la suma de todos los incrementos positivos de la GANnt; la translocación desde la parte subterránea a la aérea (Tr S-A) como la suma de los incrementos positivos de la diferencia entre RANna menos RANnt; la translocación desde la fitomasa aérea a la subterránea (Tr A-S) como la suma de los incrementos positivos de la diferencia entre RANns y RANnt; las pérdidas por pluviolavado más descomposición de la fitomasa aérea como la suma de los incrementos negativos de GANna y las pérdidas por exudación más descomposición como la diferencia entre la Tr A-S y la acumulación de nitrógeno en el compartimiento subterráneo (S).

En estos 4 balances se resaltan los siguientes aspectos:

1. La acumulación del nitrógeno es preferencialmente aérea, compartimiento que retiene mas del 70% del nitrógeno absorbido a excepción de C/SF que acumula un porcentaje alto pero menor que los otros 3 tratamientos (58%). El corte induce un notable aumento de la acumulación de nitrógeno en las estructuras aéreas, si consideramos la relación AIS observamos que para C/SF es de 9.2, que es mas del doble que para SC/F (4.3) y 1.4 veces mayor que para SC/SF (6.6). La fertilización favorece la subterranización del nitrógeno, por ejemplo: 7.8 de C/F versus 9.2 de C/SF ó 4.3 de SC/F versus 6.6 de SC/SF.
2. La translocación de nitrógeno desde las estructuras subterráneas a las aéreas se incrementan, como era de esperar, por el corte y por el déficit de

nitrógeno externo. Las mayores tasas de translocación las presentan los tratamientos con corte, aunque con valores muy similares (55 para C/SF y 58 $\text{mgN/m}^2\cdot\text{día}$ para C/F) pero representan el 31 y 23% del nitrógeno que llega a las hojas ($\text{Ab} + \text{Tr S-A}$), lo que significa que el proceso de translocación es de mayor intensidad en el tratamiento C/SF. Aunque este proceso es visible en los tratamientos sin corte, es menor su magnitud e importancia, presentando el 13.5% para SC/SF y apenas el 5.3% para SC/F

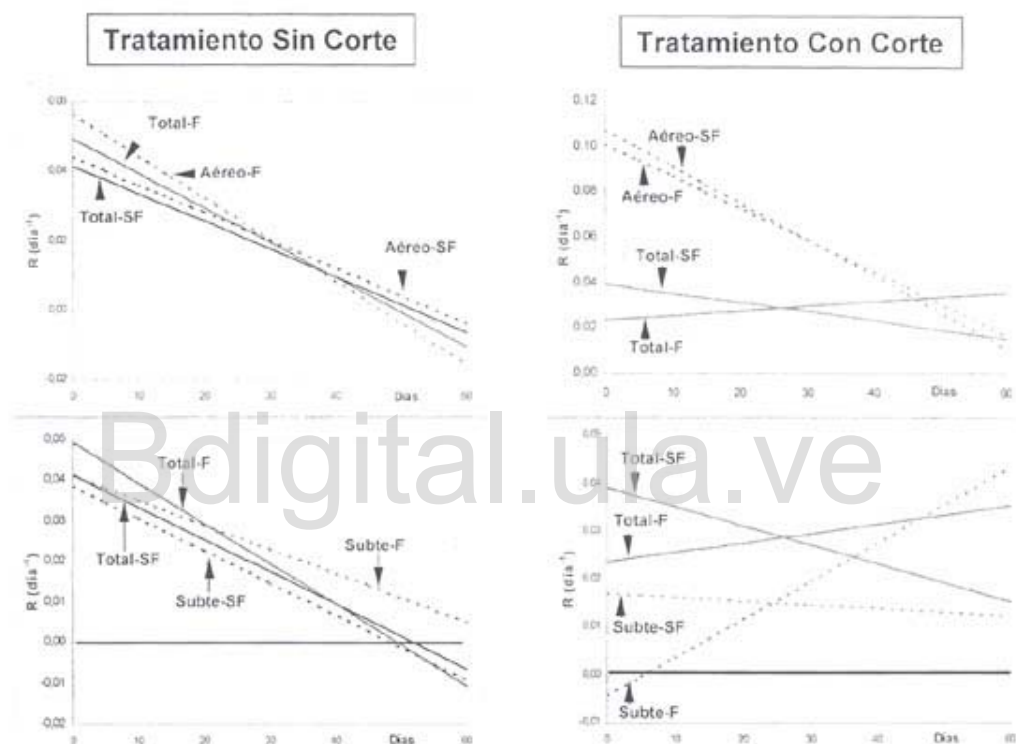


Figura 6.7. Variaciones temporal de las tasas relativas de absorción neta del nitrógeno según modelo de la Figura 2.4. para la fitomasa total, aérea y subterránea de todos los tratamientos.

- Por otra parte, los intercambios aéroe-subterráneos son significativamente mayores en las plantas no cortadas, por ejemplo en el tratamiento C/SF se absorbe (en gN/m^2) 7.42 y circulan 7.04 mientras que en las no cortadas (SC/SF) se absorben 10.09 Y circulan 4.17. Es decir el corte induce mayores translocaciones, lo que se traduce en un mejor aprovechamiento del nitrógeno. Para los tratamientos fertilizados el fenómeno es similar.

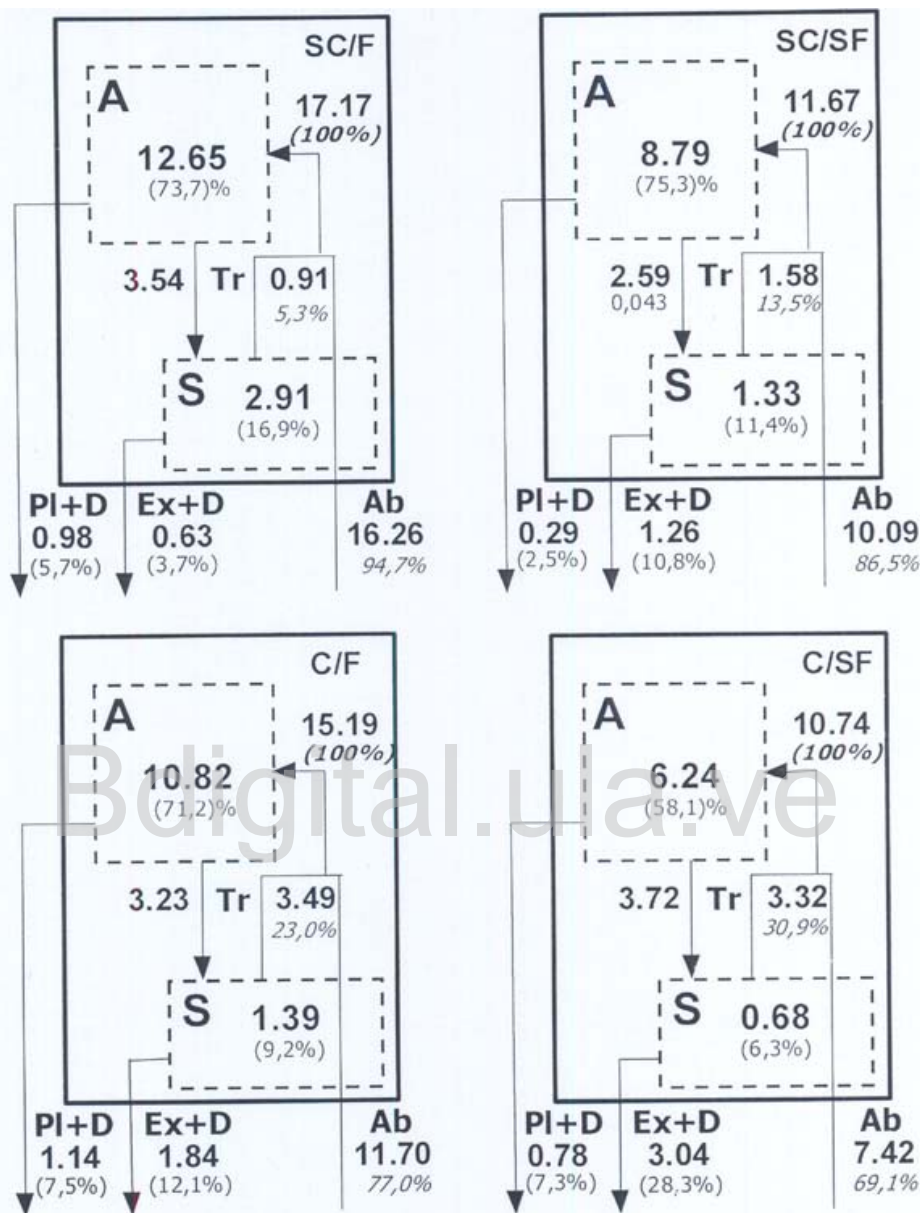


Figura 6.8. Balance del nitrógeno en el subsistema planta a los 60 días. El modelo tiene dos compartimientos: aéreo (A) y subterráneo (S), una entrada por absorción (Ab) y dos salidas: por pluviolavado más descomposición desde la parte aérea (PI+D) y por exudación más descomposición desde la parte subterránea (Ex+D). Los flujos internos son la translocación (Tr) en ambos sentidos entre A y S. Los compartimientos en gN/m² y los procesos son expresados en cantidades totales (gN/m², en negrita). Los porcentajes en *itálica* representa las entradas de nitrógeno a la biomasa aérea.

4. Las pérdidas totales (pluviolavado, descomposición y otras) se incrementan por el corte y por la fertilización, ya que ambos factores favorecen la presencia de vástagos y láminas foliares más jóvenes, tiernas y con mayores concentraciones de nitrógeno. Esta salida de nitrógeno en los tratamientos con corte alcanza los valores máximos de 7.3 y 7.5% del susceptible al lavado para C/SF y C/F respectivamente, lo que señala que la edad de los vástagos controla esta salida (menor grado de escleromorfismo foliar y lignificación de las cañas). En los tratamientos sin corte esta salida es obviamente menor, representando el 5.7% para SC/F y el valor mínimo de 2.5% para SC/SF, dejando claro que una mayor disponibilidad externa de nitrógeno induce una mayor pérdida vía pluviolavado, al aumentar la concentración de nitrógeno y el crecimiento foliar.
5. La movilización de asimilados nitrogenados desde las estructuras aéreas hacia las subterráneas representa una transferencia interna cuantitativamente muy similar en todos los tratamientos. Aunque su importancia relativa se ve acentuada por la interacción positiva del corte sin fertilización, alcanzando el 34.6% del nitrógeno que llega a las estructuras aéreas para C/SF. Para los tres tratamientos la Tr A-S representa alrededor del 21 %.
6. Se evidencia un uso diferencial del nitrógeno que llega a las estructuras subterráneas entre los distintos tratamientos. Existe una tendencia marcada al aumento en la acumulación del nitrógeno con la fertilización y a aumentar las pérdidas por exudación mas descomposición con el corte. La mayor acumulación de nitrógeno en la fitomasa representa el 16.9% del nitrógeno que llega a las estructuras aéreas para SC/F y la menor es de 6.3% para C/SF. En cambio las pérdidas por exudación son del 28.3% en C/SF y de 3.7% en SC/F. Reflejando que la exudación es una estrategia que permite

superar el déficit nutricional externo, ya que es 2.9 veces mayor en SC/SF que en SC/F y 2.3 veces mayor en C/SF que en C/F.

7. La relación entre las salidas y las entradas del nitrógeno es significativamente mayor en los tratamientos con corte y sin fertilizante (51% en C/SF, 25% en C/F versus 15% en SC/SF y 10% en SC/F).

En conclusión podemos decir que la tasa de reciclado del nitrógeno al nivel de la pastura aumenta con el corte y es moderada por la fertilización.

6.7. Productividad (PN), tiempo medio de permanencia (TMP) y Eficiencia de uso del nitrógeno (EUN) en la planta.

La demanda nutricional de la planta está determinada por la tasa de crecimiento y por la concentración de nitrógeno en los tejidos o estructuras vegetales (Lambers *et al.* 1998). Por tal razón, las plantas pueden seguir tres posibles vías para aumentar su adquisición de nutrientes del suelo y así conservar un buen estado nutricional, estas son: incrementar el tamaño del sistema radical, producir una mayor cantidad de pelos radicales y asociarse con micorrizas. Pero no siempre el suelo o el manejo proveen suficientes recursos nutricionales a las plantas, por ello las plantas pueden adaptarse a estos ambientes que presentan limitaciones para el crecimiento vegetal por dos vías: maximizar la asimilación de nutrientes o reducir las pérdidas.

Estas dos estrategias adaptativas de las plantas perennes con respecto a la disponibilidad de nutrientes pueden ser resumidas en el índice de EUN propuesto por Berendse y Aerts (1987 citado por de Aldana y Berendse 1997 y Lamber *et al.* 1998). La EUN nos permite analizar si existen diferencias en la capacidad para adquirir y conservar el nitrógeno, así como evaluar la cantidad de nitrógeno que necesitan las plantas por unidad de crecimiento (ganancia de carbono) bajo la influencia del corte y la fertilización.

En la tabla 6.13 se resumen los datos de PN, TMP Y EUN para todos los tratamientos durante el ciclo muestral (60 días ó 8 semanas), calculados para la

biomasa de hojas (lamina foliar), fitomasa aérea y fitomasa total donde se incluye la fitomasa subterránea estimada para un metro cuadrado. Estos tres cálculos se deben a que en la literatura mayoritariamente se encuentran valores de los parámetros en estudio basados en la biomasa de hojas o fitomasa aérea, sin considerar la parte tan importante de la producción destinada a la fitomasa subterránea. Podemos señalar los siguientes aspectos:

1. El corte tuvo una influencia positiva sobre la PN, no así la fertilización. Los tratamientos con corte presentaron una alta PN (en hoja: 92 para C/SF) en comparación con sus homólogos no cortados (en hoja: 29 para SC/SF). Resultado esperado, ya que una alta PN está asociada con un rápido crecimiento (como lo presentan las plantas cortadas, ver figura 5.5), que implica una inversión relativamente grande de nitrógeno en el tejido fotosintético (ver figura 6.1), lo que refleja un uso eficiente del nitrógeno invertido en hojas para el proceso de fotosíntesis y un uso relativamente pequeño de carbono en respiración. Por otra parte, cuando consideramos los valores de PN para la FA, las diferencias entre las PN se hacen menores, lo que refleja que en las plantas cortadas, durante las 8 semanas las tasas fotosintéticas decrecen por unidad de nitrógeno foliar, lo que aumenta el escleromorfismo foliar (aumento del PFE, ver figura 5.8) lo que induce un incremento en la asignación del nitrógeno a compuestos de reserva y su translocación al sistema radical. Hechos que explica porque el tratamiento C/F presenta menor NP que C/SF cuando se considera la FT (129.5 vs 150.9). También se observa la tendencia que suministros menores de nitrógeno o menor disponibilidad de nitrógeno externo aumenta la PN, ya que existe una mayor inversión del nitrógeno en tejido no fotosintetizador. El gran aumento que experimenta la PN en los tratamientos con corte, al pasar de PN-hojas a PN-FA, se debe al aumento significativo en la producción de materia seca de alta relación C/N.
2. Al igual que con la PN, el corte tuvo mayor influencia que la fertilización en el TMP. Las plantas cortadas presentaron un TMP casi 4 veces menor que

las plantas control (en hoja: 4.0 vs 15.7 para C/SF y SC/SF, respectivamente), lo que indica un ciclado del nitrógeno mucho más rápido en los tratamientos con corte (30 días vs 105 días). Los altos valores de TMP para las plantas no cortadas sugieren un tiempo mas prolongado de retención del nitrógeno como consecuencia de que estas plantas reducen las pérdidas de este elemento (ver figura 6.8). En las plantas no cortadas, el conservar por mucho mas tiempo el nitrógeno dentro de sus estructuras e ir disminuyendo con el tiempo la disponibilidad del nitrógeno en el suelo, se traduce en una menor incorporación a la planta lo que explica que el TMP disminuya a la mitad cuando se considera la FA o FT. Esto indica asimismo que aumentan las pérdidas de nitrógeno principalmente por dispersión de semillas o por exudación radical.

	PN (g/gN.8semanas)		
	Hoja	FA	FT
SC/SF	29,0	122,1	129,3
SC/F	25,9	124,9	127,4
C/SF	92,2	153,0	150,9
C/F	86,8	134,0	129,5

	TMP (8 semanas)		
	Hoja	FA	FT
SC/SF	15,7	7,2	7,2
SC/F	14,3	6,9	6,7
C/SF	4,0	4,4	4,9
C/F	4,0	4,4	4,6

	EUN (g/gN)		
	Hoja	FA	FT
SC/SF	455,3	880,6	932,0
SC/F	370,5	861,7	851,9
C/SF	368,9	677,3	736,7
C/F	347,4	582,9	601,6

Tabla 6.13: Productividad de nitrógeno (PN), tiempo medio de permanencia del nitrógeno (TMP) y eficiencia del uso de nitrógeno (EUN) de *Panicum maximum* bajo diferentes tratamientos de corte y fertilización en un periodo de 8 semanas.

- Con respecto a la EUN, observamos que es mayor en los tratamientos sin corte, que son los más productivos (ver tabla 3.1 y 3.4 y figura 5.7), ya que

producen entre 23.1 y 86.4 g más de biomasa de hojas que sus homólogos cortados. La tendencia de que una menor disponibilidad de nitrógeno induce una mayor EUN (Aerts 1990, De Aldana y Berendse 1997, Chapin III 1980) se ve claramente en los tratamientos sin corte (sin disturbio).

6.8. La relación Carbono-Nitrógeno (C/N) en el subsistema planta.

Para poder explicar y entender la relación C/N es necesario abrir un paréntesis para discernir sobre la dinámica de los contenidos de carbono en las distintas estructuras vegetales, y así poder evaluar (en su primera aproximación) la resultante estructural y/o neta del balance de dos elementos que originan estructuras vegetales de diferentes calidad y cantidad dentro del agroecosistema.

6.8.1. El contenido de carbono (%) en los diferentes compartimientos del subsistema planta.

El contenido de carbono de las estructuras aéreas (hojas, tallos y aparato reproductivo auxiliar), en diferentes especies herbáceas, oscila dentro del rango del 40 al 45%, mientras que en los órganos subterráneos por lo general se sitúa alrededor del 40%, en tanto que en las semillas o granos los porcentajes son mas altos, entre el 49 y el 52% (Koizumi 2001).

En la tabla 6.14 se presentan los datos de contenido de carbono para las diferentes estructuras aéreas como subterráneas de las plantas cortadas y sin cortar. Observamos que los valores promedios de todos los compartimientos de ambos tratamientos en todo el ciclo muestral se encuentran alrededor del 40% (porcentaje teórico esperado), a excepción de la necromasa aérea (35%). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre compartimientos de un mismo tratamiento ni entre los compartimientos homólogos de los tratamientos con y sin corte. Solamente la necromasa aérea presentó diferencias significativas ($P < 0.01$) con el resto de los compartimientos de su mismo tratamiento (test t-student), pero no hay diferencias significativas intratratamiento para dicho

compartimiento. Al nivel de la fitomasa aérea y subterránea total, tampoco se encontraron diferencias significativas, aunque la tendencia es que la FS tenga valores de carbono relativamente mayores y mas homogéneos y que en las plantas cortadas los contenidos de carbono en las partes aéreas sean menores.

SC/	0	5	10	15	30	45	60	Media	SD
B.Hoj	39,2	40,0	39,9	39,8	40,0	39,7	39,4	39,7	0,3
B.Tal	37,0	39,0	40,0	41,0	41,8	41,4	41,0	40,2	1,7
B.Rep	39,5	41,0	41,8	42,6	42,7	42,7	42,7	41,9	1,2
Necro	33,9	34,7	35,1	35,5	35,8	36,8	37,8	35,7 *	1,3
B.Cor	38,4	40,5	41,5	42,6	43,5	43,6	43,7	42,0	2,0
B.Riz	40,8	41,4	41,8	42,2	42,3	41,9	41,6	41,7	0,5
N.Riz	41,1	40,6	40,4	40,2	37,5	38,9	40,2	39,9	1,2
Ra.10	40,3	40,4	40,7	41,0	41,8	41,3	40,7	40,9	0,5
Ra.20	40,1	40,7	41,0	41,3	40,3	39,1	37,8	40,0	1,2
								FA	39,9
								FS	40,6

C/	0	5	10	15	30	45	60	Media	SD
B.Hoj	37,2	37,3	37,4	39,5	39,6	39,7	38,4	38,4	1,2
B.Tal	31,9	36,8	39,0	41,2	41,2	41,2	37,2	37,2	4,0
B.Rep				41,8	41,8	41,9	41,8	41,8	0,05
Necro	33,9	34,1	34,2	34,3	37,6	37,0	36,5	35,4 *	1,6
B.Cor	38,4	39,5	40,0	40,6	37,9	40,1	42,3	39,8	1,5
B.Riz	40,8	41,6	41,9	42,1	40,6	41,4	42,2	41,5	0,6
N.Riz	41,1	40,7	40,5	40,3	41,0	41,3	41,6	40,9	0,4
Ra.10	40,3	41,0	40,5	40,1	41,0	39,6	38,3	40,1	0,9
Ra.20	40,1	42,5	43,7	45,0	43,8	40,1	36,4	41,7	3,0
								FA	38,2
								FS	41,0

Tabla 6.14: Carbono (%C) en los distintos compartimientos morfoestructurales. Determinado por el método de combustión seca. (*)Diferencias al $P < 0.001$ por el test t-student.

Ahora bien, si promediamos solamente los valores de la biomasa aérea (B.Hoj+B.Tal+B.Rep) para ambos tratamientos, observamos que el corte induce diferencias significativas ($P < 0.001$) en el contenido de carbono de ambas BA (40.6 ± 0.3 para SC vs 38.8 ± 0.8 para C). Efecto que se observa mas claramente si promediamos los % de C de los tallos y de las hojas antes de que comience el proceso de lignificación de los vástagos, es decir en el intervalo de tiempo de 0 a

30 días. Queremos resaltar que para las plantas no cortadas no existen diferencias entre tallos (39.8 ± 0.8) y hojas (39.8 ± 0.1), pero para las plantas cortadas los contenidos de carbono son más bajos y estadísticamente diferentes ($P < 0.01$) en tallos (34.3 ± 2.5) y hojas (37.9 ± 0.5).

6.8.2. La relación C/N en el subsistema planta.

En la tabla 6.15 se presentan los resultados para la relación C/N (dinámica y promedios), para todos los compartimientos del subsistema planta de los 4 tratamientos. Se destacan los siguientes aspectos:

1. La tendencia general es a un aumento de la relación C/N con el tiempo, lo que refleja el engrosamiento de las paredes celulares por acumulación de celulosa y hemicelulosa, además de lignina en las estructuras aéreas y suberina en las raíces. Por otra parte, los contenidos de nitrógeno van disminuyendo, debido a su translocación y pérdida durante la senescencia y la mortalidad de dichas estructuras. Es decir, a medida que las estructuras de la planta envejecen la proporción de celulosa aumenta, el porcentaje de nitrógeno disminuye y por ende se eleva la relación C/N.
2. El proceso de lignificación o engrosamiento de las paredes celulares no ocurre de la misma manera para todas las estructuras, siendo característico de los tejidos de sostén (C/N mayor de 60 en tallos y hasta 80 en la corona), en contraste las láminas foliares mantienen valores inferiores a 20 en todos los tratamientos y hay muy poca variación en el tratamiento control (SC/SF). Por otra parte, se observa que la corona (parte inicial de los tallos) funciona como estructura de almacenamiento, a pesar de sus fluctuaciones, ya que cuando existe disponibilidad de nitrógeno la relación C/N disminuye significativamente (por ejemplo: 50.6 para SC/F vs 63.6 para SC/SF).

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60	Media	Error
B.Hoj	18,8	18,8	19,2	19,9	20,0	20,9	20,4	19,7	0,3
B.Tal	31,6	34,9	35,1	48,0	68,0	65,9	64,1	49,7	6,1
B.Rep	14,3	14,9	16,6	21,9	24,3	25,9	25,7	20,5	1,9
Necro	60,3	47,8	52,5	52,5	59,9	63,1	64,3	57,2	2,4
B.Cor	36,6	51,1	60,2	61,5	72,8	78,3	84,6	63,6	6,3
B.Riz	38,3	39,1	36,0	43,2	45,2	42,5	41,9	40,9	1,2
N.Riz	48,6	47,8	62,9	49,6	53,6	52,7	47,4	51,8	2,1
Ra(0-10)	60,5	48,1	55,4	51,3	55,2	55,3	66,3	56,0	2,2
Ra(10-20)	77,6	72,2	81,2	86,2	84,9	83,8	88,4	82,0	2,1

SC/F	0	5	10	15	30	45	60	Media	Error
B.Hoj	18,8	16,1	14,2	14,0	14,6	18,4	18,6	16,4	0,8
B.Tal	31,6	30,5	26,5	30,5	43,7	61,7	64,6	41,3	6,0
B.Rep	14,3	12,8	17,6	17,0	21,8	24,2	25,1	19,0	1,8
Necro	60,3	44,0	40,8	39,6	48,2	49,9	62,4	49,3	3,4
B.Cor	36,6	41,2	33,5	45,3	58,9	65,1	73,7	50,6	5,8
B.Riz	38,3	28,2	29,1	26,5	25,1	21,2	26,4	27,8	2,0
N.Riz	48,6	44,6	47,8	44,3	41,6	34,6	41,1	43,2	1,8
Ra(0-10)	60,5	32,5	37,9	38,5	44,4	48,2	47,1	44,2	3,4
Ra(10-20)	77,6	78,0	77,0	79,8	48,6	50,8	54,5	66,6	5,5

C/SF	0	5	10	15	30	45	60	Media	Error
B.Hoj		8,4	7,6	8,5	12,5	16,8	18,3	12,0	1,8
B.Tal				10,0	15,8	52,3	73,3	37,8	11,4
B.Rep					17,5	19,5	19,7	18,9	0,4
Necro	60,3	52,0	39,5	37,9	46,4	45,3	51,3	47,5	2,9
B.Cor	36,6	48,7	46,3	53,0	24,8	66,9	80,9	51,0	7,0
B.Riz	38,3	36,8	46,0	40,6	34,4	38,8	45,7	40,1	1,7
N.Riz	48,6	52,5	54,6	51,4	55,4	50,3	43,6	50,9	1,5
Ra(0-10)	60,5	51,1	53,1	60,1	60,6	57,6	63,5	58,1	1,7
Ra(10-20)	77,6	92,2	101,0	118,3	102,4	68,1	64,0	89,1	7,5

C/F	0	5	10	15	30	45	60	Media	Error
B.Hoj		8,0	7,3	8,5	11,7	16,3	17,2	11,5	1,6
B.Tal				9,2	19,9	39,7	53,2	30,5	7,5
B.Rep					16,0	16,7	18,2	17,0	0,4
Necro	60,3	41,6	37,2	34,0	41,3	39,7	52,0	43,7	3,5
B.Cor	36,6	35,7	36,5	33,8	21,3	51,4	66,8	40,3	5,5
B.Riz	38,3	34,6	43,1	46,4	32,2	28,7	29,2	36,1	2,6
N.Riz	48,6	43,0	41,4	54,8	47,5	48,3	47,8	47,3	1,6
Ra(0-10)	60,5	39,3	43,4	49,2	53,6	50,8	46,6	49,1	2,6
Ra(10-20)	77,6	87,0	101,7	87,6	72,3	49,1	43,8	74,2	8,0

Tabla 6.15: Relación C/N en el subsistema planta.

- La necromasa aérea y subterránea presenta valores altos (entorno de 50) y mayores que las estructuras vivas, sugiriendo retranslocación del nitrógeno antes de la senescencia o mortalidad.

4. Las raíces presentan valores muy altos todo el tiempo y dicha relación tiende aumentar con la profundidad (Por ejemplo: en SC/SF el promedio entre 0 y 10 cm de profundidad del suelo es de 56 y de 82 entre 10 y 20 cm de profundidad).
5. Como era de esperar, en promedio la FA presenta menores valores que la FS tendencia que se observa en todos los tratamientos, reafirmando la hipótesis de que es en la biomasa aérea donde se acumula la mayor cantidad de compuestos nitrogenados de reserva o metabólicamente activos como enzimas, vitaminas, purinas, alcaloides, sustancias proteicas de síntesis, entre muchas mas, además de formas solubles de nitrógeno como: aminoácidos libres y amidados (asparagina y glutamina).

	FA	error	FS	error
SC/SF	42,1	8,1	57,7	6,1
SC/F	35,3	6,9	45,4	6,3
C/SF	35,9	8,2	59,5	8,0
C/F	30,7	6,5	51,7	6,8

6. El fertilizante tiene un efecto positivo sobre la relación C/N al aumentar el contenido de nitrógeno dentro de la planta. Los valores para todos los compartimientos son menores en los tratamientos fertilizados que en sus homólogos no fertilizados. Este efecto se observa muy bien en el compartimiento hojas de los tratamientos sin corte, en SC/F la relación C/N desciende 4 unidades en los primeros 30 días mientras que en SC/SF la relación se mantiene casi constante (alrededor de 20), esto explica la mayor productividad del tratamiento SC/F. Por otra parte, la fertilización induce una mejor calidad de la necromasa aérea y subterránea, factor que influye directamente sobre el proceso de descomposición de la MO y el ciclado de nutrientes.

7. El corte baja notablemente la relación de los compartimientos Hojas y Tallos en los primeros 30 días, ya que son estructuras jóvenes que la planta está reponiendo. Aunque el efecto más notable es al nivel de las raíces, donde se mantienen los valores mayores de la relación G/N de las plantas cortadas comparándolas con los respectivos tratamientos sin corte, superando los 100 en las raíces mas profundas, en algunos muestreos. Es importante analizar con detalle la dinámica de esta relación para las raíces de las dos profundidades de suelo en el G/SF, ya que en las raíces entre 10-20 cm G/N supera los 100 en los primeros 30 días para en el transcurso del siguiente mes volver a valores más bajos (64) que el valor inicial (78), en las raíces mas superficiales la relación G/N disminuye en los primeros 10 días para rápidamente para estabilizarse hasta el final del muestreo alrededor del valor inicial (61). Esta dinámica evidencia que hay una gran mortalidad de raíces después del corte (efecto autopoda) y una gran movilización y concentración del nitrógeno de las raíces mas profundas hacia las raíces superficiales y rizomas donde se encuentran las yemas que darán origen a los nuevos vástagos. De este modo, la mayor proporción de raíces muertas en la fitomasa radical profunda, hace que aumente la relación G/N en profundidad y que disminuya en superficie.

Capítulo VII. El Subsistema Suelo: Dinámica del Nitrógeno Mineral y la Biomasa Microbiana.

7.1. Dinámica del nitrógeno mineral.

En este capítulo analizaremos la dinámica del nitrógeno mineral del suelo en los diferentes tratamientos experimentales, considerando la disponibilidad de nitrógeno para el desarrollo y crecimiento vegetal, de manera de complementar y profundizar los resultados obtenidos al nivel de la producción, así como de conocer el destino y utilización del fertilizante.

El nitrógeno es uno de los nutrientes limitantes de la producción vegetal en pasturas tropicales (Alves *et al.* 1993) y más aún cuando estas se implantan en suelos oligotróficos de sabanas (Lascano y Spain 1991, Sánchez y Tergas 1979, Hétier *et al.* 1989). Por ello, la necesidad de utilizar fertilizantes nitrogenados (como urea o sulfato de amonio), los que por el proceso de nitrificación pueden ser parcialmente transformados en nitratos que luego son absorbidos y utilizados en el crecimiento vegetal. Otra parte del amonio puede ser inmovilizada por los microorganismos del suelo. En cualquier caso el nitrógeno mineral puede perderse fácilmente por lixiviación, volatilización, o en condiciones particulares, por denitrificación. También se produce nitrógeno mineral a través de la mineralización de la MOS, gracias a la actividad de los microorganismos bajo condiciones favorables de humedad y temperatura.

Es importante separar el nitrógeno mineral del suelo en sus dos especies iónicas, reducida y oxidadas: amonio (NH_4) y nitratos más nitritos ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$), ya que presentan propiedades químicas diferentes que influyen notablemente sobre su comportamiento edáfico. Los nitratos y nitritos no son fijados en el complejo de intercambio catiónico (CIC), por tanto permanecen en la solución del suelo siendo más susceptibles de ser lixiviados o por el contrario de ser absorbidos por las plantas favorecidos por su movilización a través del flujo transpiratorio. Por otra parte, el amonio que sí se fija en el CIC, no se pierde con tanta facilidad por lixiviación, pero los microorganismos tienen preferencia y ventaja competitiva por

esta forma iónica con relación a las plantas, ya que para ellos la transformación de amonio a nitritos y luego a nitratos representa una fuente de energía química. Por último, al nivel de la planta, existen diferencias entre estas dos especies iónicas, ya que el costo energético para la síntesis de aminoácidos y proteínas es mucho más elevado a partir de nitratos que de amonio, pues hay que sumarle el costo metabólico de su reducción química (penning de Vries 1972 citado por Sarmiento-Monasterio 1995, Lambert *et al.* 1998) teniendo en cuenta que para las células vegetales el amonio es tóxico (Lambert *et al.* 1998).

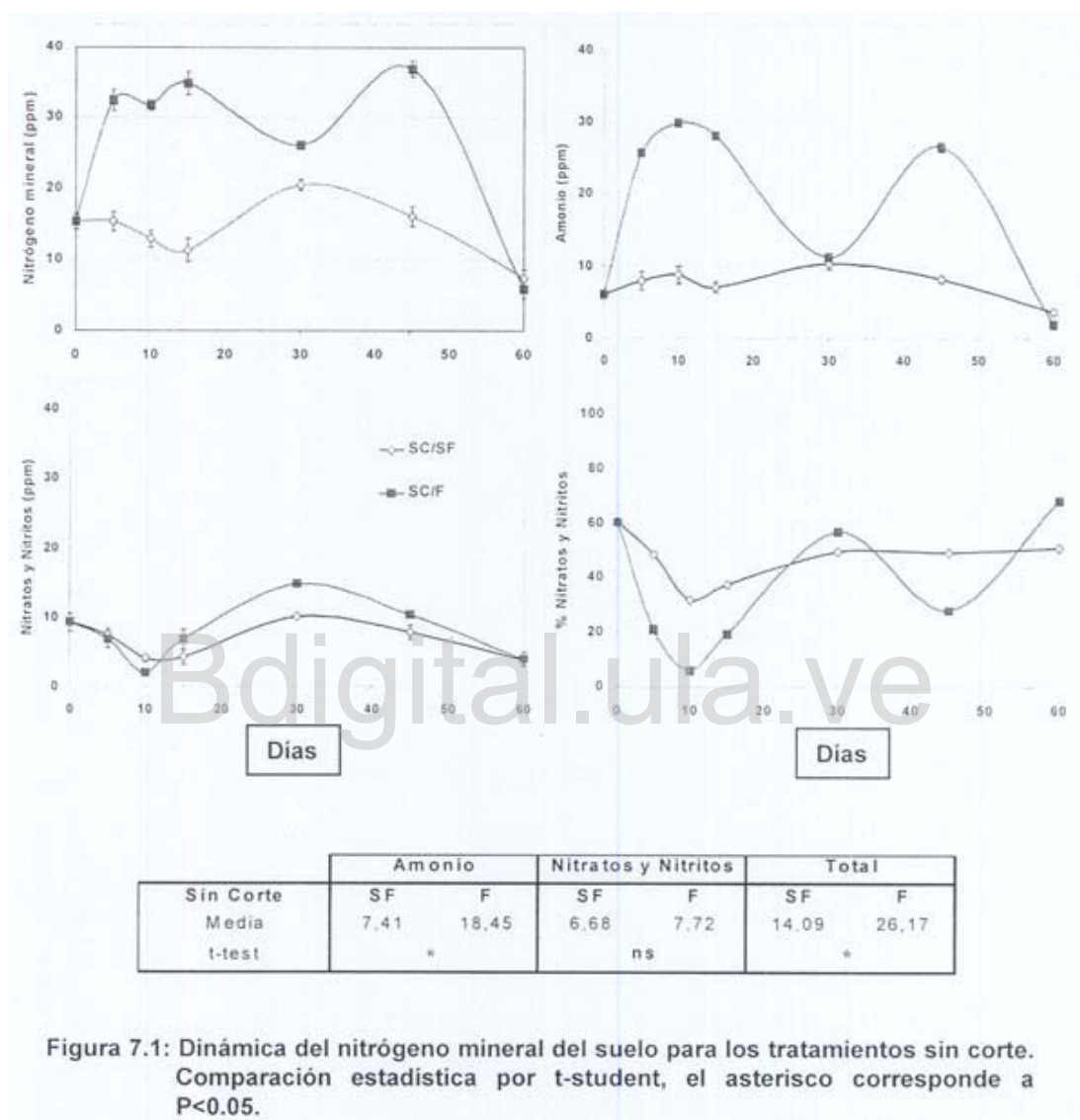
7.1.1. El nitrógeno mineral en los tratamientos control (sin corte) con y sin Fertilizante.

Para el tratamiento SC/SF los contenidos de nitrógeno mineral son inferiores a 20 ppm durante los 60 días, con un promedio de 14.1 ppm. Al aplicar urea como fertilizante (el equivalente a 58.6 ppm) se duplican o triplican los contenidos de nitrógeno mineral, incrementando entre 26 y 35 ppm durante los primeros 45 días para descender a 7.4 ppm al final del muestreo, con un promedio de 26.17 ppm (1.9 veces mayor), existiendo diferencias significativas para el promedio entre los tratamientos durante los 60 días (Figura 7.1 y Apéndice 7.1). Cinco días después de la aplicación del fertilizante sólo queda como nitrógeno mineral el 29.2%, es decir el 70.8% de la urea o se ha perdido rápidamente vía volatilización y lixiviación, o una parte importante del amonio proveniente del fertilizante seguramente ha sido inmovilizado en la biomasa microbiana.

En SC/SF, las dinámicas de las distintas formas iónicas del nitrógeno mineral son muy similares con contenidos por debajo de 10 ppm y con pequeñas oscilaciones alrededor de la media (7.41 para el amonio y 6.68 para los nitratos más nitritos). La poca variación en el porcentaje de $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$, con una media de 46.8 %, nos indica un buen equilibrio en la permanencia de las distintas formas iónicas en el agroecosistema.

El tratamiento SC/F presenta un contenido de amonio significativamente mayor, mientras que el contenido de $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ es muy similar en tendencia y con

diferencias no significativas con respecto a su homólogo no fertilizado. En relación con el nitrógeno mineral total, el $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ solo representa el 37.2%.



La dinámica bimodal del amonio durante el ciclo muestral presenta un primer pico a los 10 días producto de la fertilización y un segundo pico a los 45 días producto de la mineralización, lo que sugiere que los microorganismos debido a las escasas fuentes energéticas de carbono existentes están usando el amonio como fuente energética alterna, aumentando su inmovilización y posterior mineralización.

7.1.2. El nitrógeno mineral en los tratamientos con corte sin y con fertilizante (C/SF vs C/F).

El corte de una parte importante de la fitomasa aérea conduce a un aumento significativo del nitrógeno mineral total y del amonio en relación con las plantas control, en un factor de 1.3 y 1.5 veces respectivamente (Tabla 7.1), debido muy probablemente al incremento de la amonificación del nitrógeno orgánico durante la descomposición de la nueva necromasa subterránea producto de la autopoda del sistema radical. El nitrógeno mineral aumenta progresivamente en los siguientes 45 días, desde 15 a 28 ppm, para luego disminuir rápidamente hasta valores similares a los de las plantas no cortadas (6 ppm) (Figura 7.2 y Apéndice 7.1). Se observa una rápida nitrificación del amonio producido y un alto consumo de nitratos en los primeros 10 días después del corte, situación que refuerza la hipótesis de la autopoda, así como de una activa e intensa absorción por parte de la planta que le permite reponer rápidamente la superficie asimilatoria eliminada

	Amonio		Nitratos y Nitritos		Total	
Sin Fertilizante	SC	C	SC	C	SC	C
Media	7,41	11,05	6,68	7,7	14,09	18,75
t-test	*		ns		*	
Con Fertilizante	SC	C	SC	C	SC	C
Media	18,45	15,88	7,72	14,24	26,17	30,13
t-test	ns		*		ns	
Con Fertilizante	Suelo	SC	Suelo	SC	Suelo	SC
Media	7,76	18,45	8,25	7,72	16	26,17
t-test (&)	*		ns		*	
Con Fertilizante	Suelo	C	Suelo	C	Suelo	C
Media	7,76	15,88	8,25	14,24	16	30,13
t-test	*		*		*	
Sin Fertilizante	Suelo	SC	Suelo	SC	Suelo	SC
Media	3,45	8,01	1,93	7,02	5,37	15,03
t-test (&)	*		*		*	
Sin Fertilizante	Suelo	C	Suelo	C	Suelo	C
Media	3,45	12,66	1,93	7,94	5,37	20,61
t-test (&)	*		*		*	

Tabla 7.1: Comparación estadística por t-student del amonio, nitratos + nitritos y nitrógeno mineral total por pares de tratamientos, incluyendo a los tratamientos de suelo desnudo con y sin fertilizante. El asterisco corresponde a $P < 0.05$. El símbolo (&) indica que la comparación se hizo solo para los primeros 30 días de muestreo.

por el corte (relación FA/FS igual a 1.2 a los 10 días). Por otra parte se observa un incremento significativo del amonio, efecto muy similar al reportado cuando se aplican abonos verdes en campos de cultivo (Sarmiento-Monasterio 1995). La nitrificación aunada a la inmovilización del amonio hacen que los contenidos de amonio no sigan incrementando y que a los 45 días después del corte aparezca el pico mas alto, posiblemente por agotamiento de la fuente de carbono lábil en el sistema y por ende una fuerte mineralización de nitrógeno, que en los siguientes 15 días se absorbe o se pierde por lixiviación.

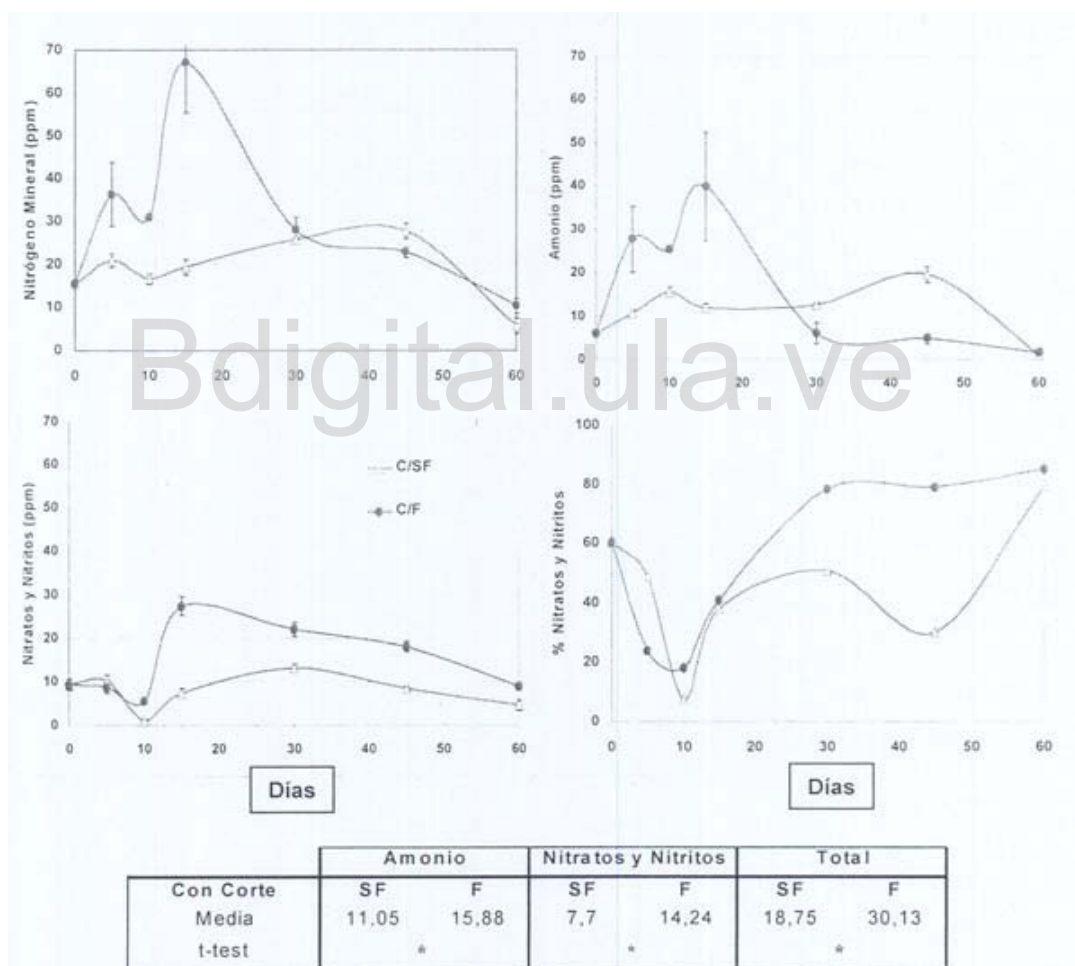


Figura 7.2: Dinámica del nitrógeno mineral del suelo para los tratamientos con corte. Comparación estadística por t-student, el asterisco corresponde a $P < 0.05$.

La fertilización mineral aunada al corte induce un aumento significativo de ambas formas iónicas del nitrógeno mineral e intensifica los procesos de amonificación y nitrificación, así como la descomposición, en los primeros 15 días. El pico máximo de nitrógeno mineral (67.1 ppm) se alcanza a los 15 días, con un valor mayor al alcanzado por fertilización (58.6 ppm), este incremento del nitrógeno mineral posiblemente provenga de la mineralización del nitrógeno orgánico del suelo o de la descomposición y mineralización de la nueva necromasa subterránea. El suelo desnudo (sin plantas) retiene a los 15 días 36 ppm del fertilizante aplicado, lo que sugiere que 31.1 ppm, o sea el 46.3% del nitrógeno mineral total en el tratamiento C/F proviene del suelo vía descomposición de la MOS, sin considerar el nitrógeno mineral que ha sido absorbido por la planta o pudiera haberse perdido vía lixiviación o por salidas gaseosas (principalmente por volatilización mas que por denitrificación).

El fuerte descenso del nitrógeno mineral total debido al gran descenso del amonio en los siguientes 15 días (a los 30 días) para luego mantenerse en valores constantemente bajos durante el siguiente mes, puede ser explicado por una mayor tasa de nitrificación unida a una mayor inmovilización en la biomasa microbiana, así como a la mayor tasa de absorción reflejada en el gran aumento del nitrógeno acumulado en la biomasa aérea (ver tabla 6.8). En promedio, el nitrato es la forma iónica dominante a lo largo del ciclo de muestreo, YéJ qllé representa el 55.2% del nitrógeno mineral, principalmente en los últimos 30 días donde los microorganismos parecen utilizar amonio como fuerte energética alternativa.

En los tratamientos sin fertilizante, el corte aumenta significativamente (tstudent, $P < 0.05$), en promedio para todo el período de muestreo, el amonio y el nitrógeno mineral total, pero no así los nitratos mas nitritos. Sin embargo, en los tratamientos con fertilización ocurre todó lo contrario, el fertilizante solo generó un aumento significativo de las formas oxidadas de nitrógeno en el suelo (Tabla 7.1).

7.1.3. El comportamiento del nitrógeno mineral en el suelo desnudo (sin planta) sin y con aplicación de fertilizante (Suelo/SF vs. Suelo/F).

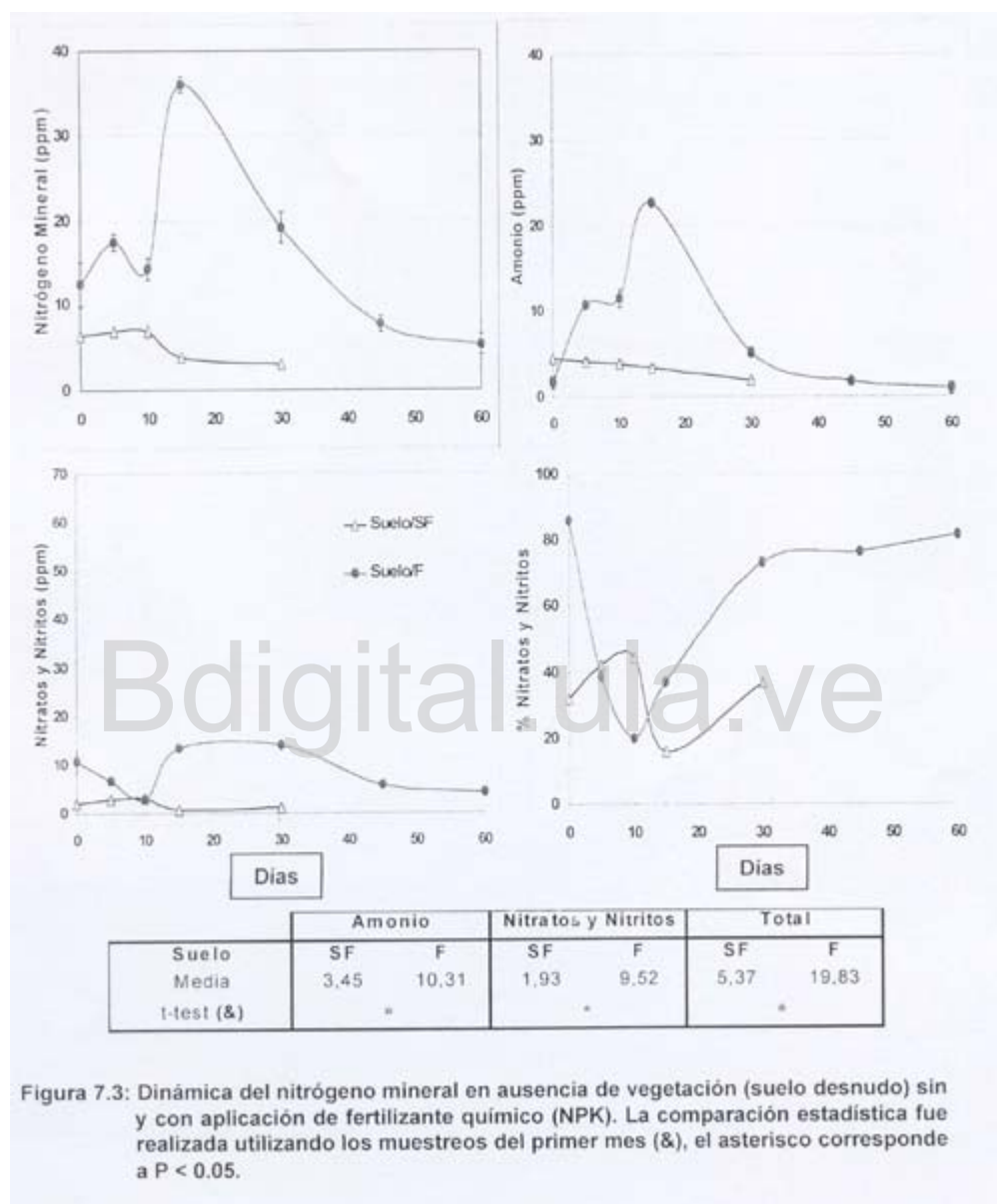
Los contenidos de nitrógeno mineral en el suelo desnudo son muy bajos, valores entre 3 y 7 ppm, dominando la forma reducida (amonio, promedio 3.45 ppm), los nitratos mas nitritos (promedio 1.93 ppm) apenas representan el 34 % del nitrógeno mineral. Este rango de valores de nitrógeno mineral era de esperar en los alfisoles desaturados, pobres en MaS y ácidos de las sabanas estacionales de los Llanos Occidentales (Gallardo de Maldonado 1991). El aplicar fertilizante aumenta cuatro veces el nitrógeno mineral, aumentando obviamente mucho más el amonio que los nitratos mas nitritos (Figura 7.3 y Apéndice 7.1).

El efecto del fertilizante dura alrededor de 35 días, al cabo de 15 días (pico de máxima retención del fertilizante, 32.2 ppm) se ha perdido por volatilización mas que por lixiviación, el 55% del fertilizante y a los 30 días solo queda en el suelo el 27%, prácticamente en sus formas oxidadas susceptibles de ser lixiviado en los siguientes 30 días. En la tabla 7.1 podemos observar el efecto positivo y significativo de las plantas, independientemente del manejo, en el mantenimiento de mayores contenidos de nitrógeno mineral en el suelo, comprobando así el efecto de las plantas al aumentar la mineralización a través de la exudación y de la mortalidad de raíces.

7.1.4. Comparación del nitrógeno mineral en todos los tratamientos con *P. maximum* y con suelo desnudo.

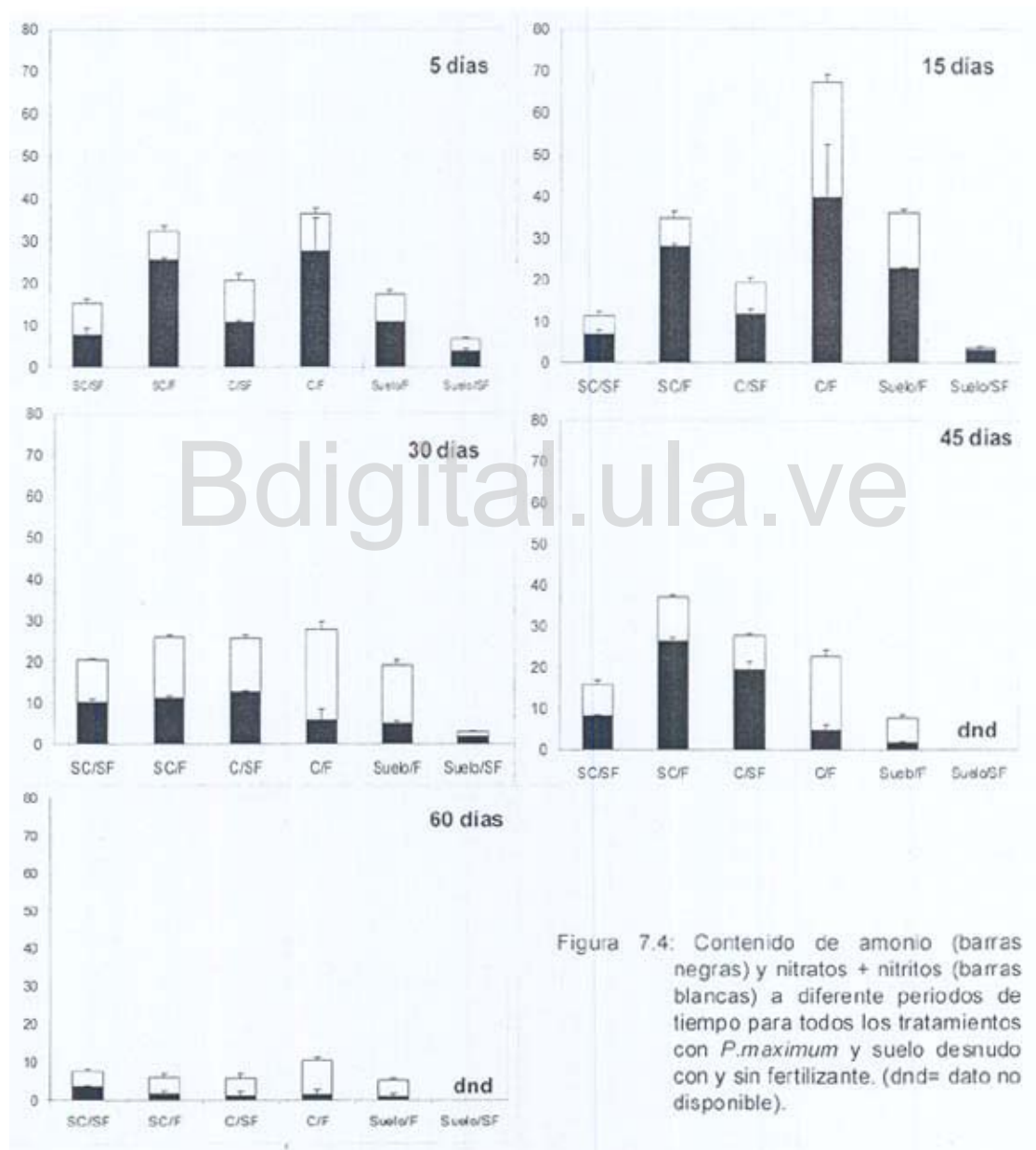
Las principales diferencias entre los tratamientos se observan en los primeros 15 días después de la aplicación del fertilizante y de efectuado el corte (Figura 7.4). Encontramos diferencias significativas al $P < 0.05$ entre todos los tratamientos a través de un Anova de tres factores (Corte-Fertilización-Tiempo, Tabla 7.2). La fertilización tiene un efecto positivo mayor sobre los contenidos de nitrógeno mineral que el corte, ya que a los 15 días no existen diferencia significativas para el amonio entre los tratamientos fertilizados, sino únicamente al nivel de las formas

oxidadas, lo que sugiere una mayor absorción en SC/F y mayor pérdida por volatilización y lixiviación en Suelo/F que en el tratamiento de C/F.



Al cabo de 30 días, el fertilizante aplicado se ha perdido por vía gaseosas y por lixiviación, ha sido absorbido por las plantas, o inmovilizado en la biomasa microbiana, lo que hace desaparecer las diferencias entre los tratamientos SC/F, C/F y C/SF, indicándonos una mayor influencia favorable del corte en el mantenimiento de los contenidos de nitrógeno mineral del suelo. También

observamos, mayores contenidos de nitratos mas nitritos, lo que sugiere una fuerte nitrificación, que sin duda favorece la lixiviación y además aumenta los costos de síntesis de proteínas por la planta. Una explicación posible de esta intensa nitrificación es la limitación de las fuentes de carbono disponibles para los microorganismos.



A los 45 días, vemos una gran influencia de los microorganismos sobre el contenido de nitrógeno mineral, en SC/F y C/SF se mineraliza principalmente amonio y en C/F continúa la utilización del amonio como fuente energética alternativa, por ende aumentan los contenidos de nitratos más nitritos.

Amonio	SC/SF	SC/F	C/SF	C/F	Suelo/F	Suelo/SF
0	onmlk	onmlk	onmlk	onmlk	rqp	rqponm
5	mlkji	dc	ihg	cb	ihg	rqpon
10	kjih	b	f	dc	ihg	rqpon
15	nmlkj	cb	hg	a	d	rqpo
30	jihg	ihg	gf	onmlk	ponml	rqp
45	lkji	cb	e	qponm	rqp	
60	rqpon	rqp	rq	rqp	r	

Nitratos	SC/SF	SC/F	C/SF	C/F	Suelo/F	Suelo/SF
0	ihgf	ihgf	ihgf	ihgf	f	sr
5	lkj	ml	hgf	kjih	ml	rq
10	qp	sr	s	onm	rq	rqp
15	qpo	ml	lk	a	e	s
30	hgf	d	e	b	ed	s
45	lkji	gf	kji	c	nm	
60	qp	qp	pon	jihg	qpo	

TOTAL	SC/SF	SC/F	C/SF	C/F	Suelo/F	Suelo/SF
0	lk	lk	lk	lk	nml	rqp
5	lk	dc	ih	b	kji	qp
10	nml	dc	kj	ed	mlk	qp
15	nm	cb	ji	a	b	rq
30	ih	gf	gf	fe	ji	r
45	lkj	b	fe	hg	po	
60	qpo	rqp	rqp	on	rqp	

Tabla 7.2: Anova de tres vías para el nitrógeno mineral total del suelo y para las dos especies iónicas que lo constituyen. Las letras diferentes indican que existe una diferencias significativa para un $P < 0.05$.

Finalmente, al apenas haber transcurrido 60 días, el nitrógeno mineral vuelve a ser muy bajos, no observándose diferencias significativas entre los tratamientos al nivel de las dos formas iónicas del nitrógeno ni en las cantidades totales, a excepción del tratamiento C/F, que gracias a un pequeño incremento en la

cantidad de nitratos mas nitritos presenta diferencias significativas en la cantidad total de nitrógeno mineral.

7.1.5. El nitrógeno mineral y el crecimiento de la pastura.

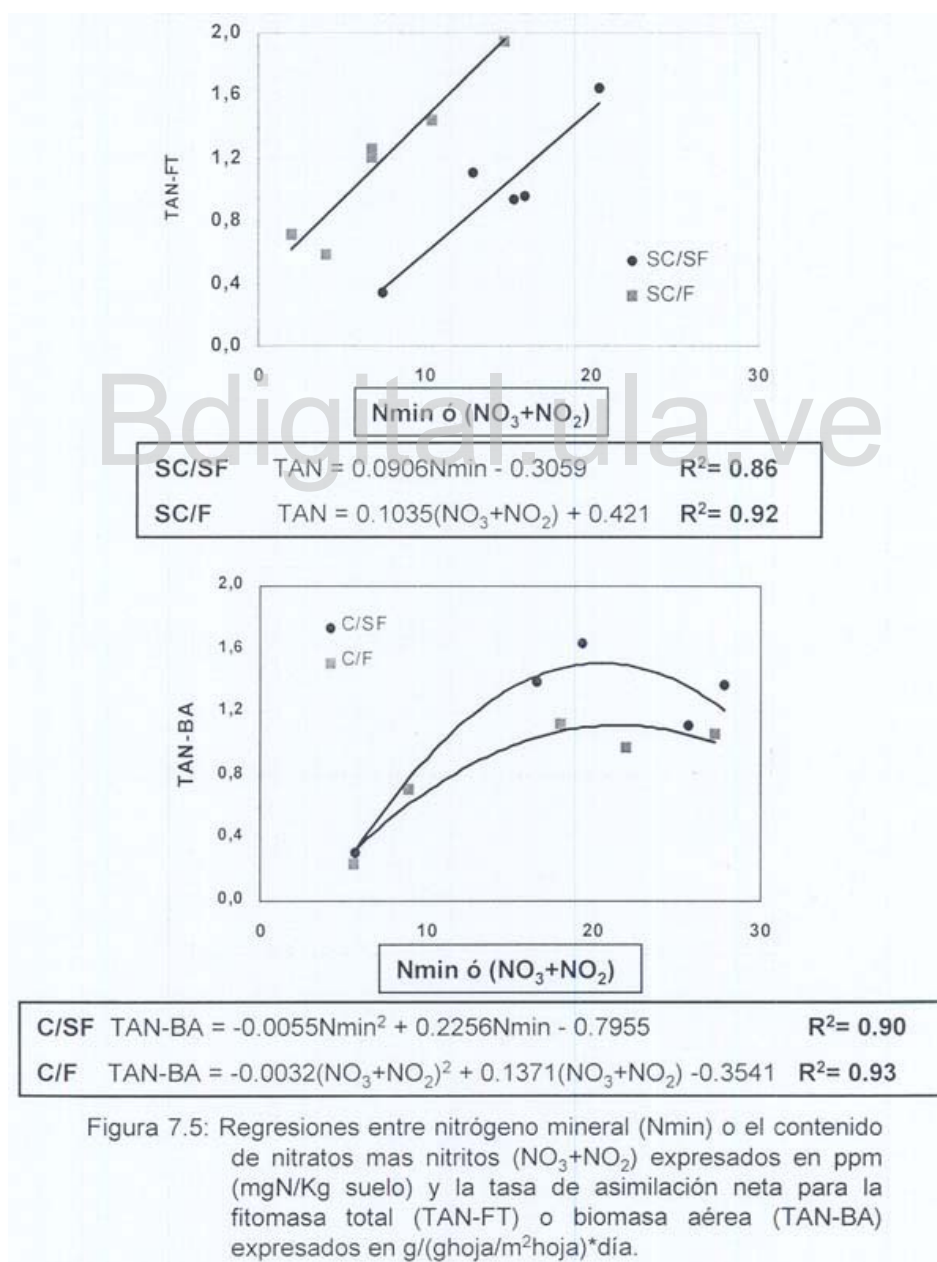
Establecer relaciones entre la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y el crecimiento de las plantas nos permite entender mejor las diferencias obtenidas entre las distintas formas de manejo al nivel de la producción total o aérea.

El nitrógeno puede ser absorbido por la planta en tres distintas formas: nitratos, amonio y aminoácidos, y en este mismo orden aumentan los costos metabólicos para su asimilación, es decir para su conversión de nitrógeno inorgánico a orgánico (Lambers *et al.* 1998). Casi todas las plantas poseen la capacidad para absorber ambas formas de nitrógeno soluble e inorgánico. No obstante, en la mayoría de los casos la preferencia en la forma de nitrógeno que absorben depende de como estén disponible en el suelo, pero interpretar la absorción diferencial de una u otra forma no es fácil sin tener un control del pH y de la radiación (Chapin III 1988).

En la Figura 7.5 observamos que a mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo mayores son las tasas de asimilación neta en los distintos tratamientos, con una relación lineal para las plantas sin corte y una relación polinómica de segundo orden para los tratamientos con corte. Por ende se refuerza la hipótesis de que a mayor disponibilidad de nitrógeno mineral en el suelo mayor será la producción del agroecosistema. Pero tanto el corte como la fertilización afectan significativa dicha relación.

Una forma indirecta de mostrar como *P. maximum* absorbe preferentemente formas oxidadas del nitrógeno soluble en el suelo, es el hecho de en el tratamiento SC/F, no se obtiene un buen ajuste lineal ni de ningún tipo matemático entre nitrógeno mineral total y TAN (por ejemplo un R^2 de 0.21 para el ajuste lineal), pero si se obtiene un buen ajuste lineal si consideramos solamente los contenidos

de nitratos mas nitritos ($R^2=0.92$). El fertilizante aumenta principalmente los contenidos de amonio, forma iónica del nitrógeno que utilizan mayoritariamente los microorganismos del suelo. Por otra parte, el que no se evidencien diferencias significativas en los contenidos de nitratos mas nitritos entre ambos tratamientos sin corte cuando debería esperarse que las hubiera, refleja una mayor absorción de esta forma por parte de la planta y una mayor producción de biomasa (Ver figura 6.8 y tabla 3.1).



El corte influye notablemente sobre esta relación, ya que no se encuentra una relación lineal esperada entre nitrógeno mineral y TAN total (biomasa aérea más subterránea), sino solamente con TAN-BA (biomasa aérea). El corte aumenta la tasa de mineralización debido a la mortalidad de raíces inducida por la eliminación súbita de gran parte de la fitomasa aérea, lo que se traduce en un aumento del nitrógeno mineral, así como en una mayor inmovilización del nitrógeno en la biomasa microbiana, proceso que no acompaña linealmente la reposición del aparato fotosintético. En este escenario se acentúa la importancia de la dinámica temporal de la inmovilización, que determina los mayores o distintas formas iónicas del nitrógeno mineral total.

7.2. Dinámica del nitrógeno en la biomasa microbiana.

Los microorganismos son sin lugar a dudas los agentes de las principales transformaciones que ocurren en el suelo y un reservorio lábil de nutrientes, potencialmente utilizables por los organismos autótrofos (Anderson y Domsch 1980, Swift et al. 1979, Jenkinson et Ladd 1981). Según sea el caso, los microorganismos pueden competir con las plantas inmovilizando los nutrientes, o en otras circunstancias o momentos, mineralizan los nutrientes durante la descomposición de los residuos orgánicos, quedando así disponibles, es decir se mueven en un equilibrio entre mineralización e inmovilización determinado principalmente por la calidad y cantidad de los sustratos a descomponer, así como por las condiciones edáficas de humedad y temperatura (Anderson y Domsch 1985, Wardle y Parkinson 1990, Powlson et al. 1987).

En la tabla 7.3 presentamos la dinámica y los valores promedios de la BM para el tratamiento SC/SF. Para los demás tratamientos los resultados obtenidos no son confiables (que es el producto del nitrógeno mineral más el nitrógeno soluble de MOS), debido a que los controles resultaron superiores al nitrógeno mineral total, e tanto que deberían ser valores cercanos, ya que el nitrógeno soluble de la MOS es muy bajo. Por lo tanto, esta medida de control de los valores de la BM no nos permite aceptar nuestros resultados analíticos para los tratamientos con corte y

fertilización. El promedio de la BM es de 28.1 mgN/Kg de suelo o 7.21 gN/m², lo que representa el 3.9% del nitrógeno total del suelo (N_{BM}/N_{org}), en tanto que el nitrógeno soluble de la MOS representa apenas el 14% del nitrógeno mineral total. Podemos observar que el N en la BM osciló a lo largo de 60 días entre 21.9 y 33.1 ppm, presentando un incremento neto de 8.6 ppm. Este pequeño incremento lo podemos relacionar con el aumento significativo de la fitomasa radical, que implica una mayor disponibilidad potencial de fuentes de carbono (exudados y mortalidad de raíces), que favorece no solo la inmovilización sino también la mineralización del nitrógeno orgánico del suelo.

Días	0	5	10	15	30	45	60
mgN/kg	21,94 3,75	31,49 1,81	26,87 2,53	33,09 2,74	30,70 2,33	22,38 1,58	30,56 1,73
gN/m ²	5,62 0,96	8,06 0,46	6,88 0,65	8,47 0,70	7,86 0,60	5,73 0,40	7,82 0,44

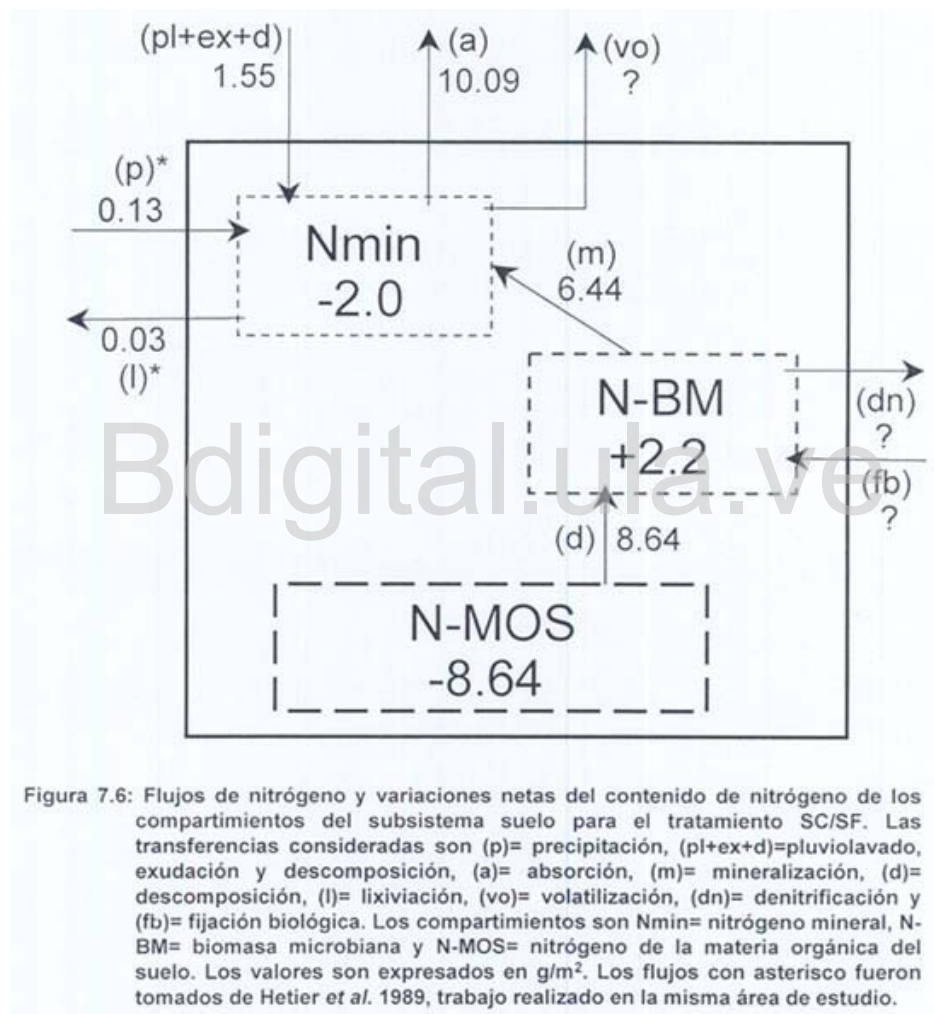
mgN/Kg	Controles	Fumigados	BM
Promedio	16,0	31,8	28,1
SD		4,6	4,8

Tabla 7.3: Dinámica del nitrógeno en la biomasa microbiana para el tratamiento SC/SF, expresado en mgN/Kg suelo y su conversión a gN/m². Promedios y desviación estándar de los controles, fumigados y biomasa microbiana.

7.3. Balance del nitrógeno en el subsistema suelo.

Para integrar los datos concernientes a los diferentes procesos a nivel del subsistema suelo hemos realizado el balance del nitrógeno para el tratamiento SC/SF (Figura 7.6). Este balance considera como entradas a la precipitación y a la sumatoria de nitrógeno liberado por la planta a través del pluviolavado, exudación radical y descomposición; como salidas la lixiviación y la absorción por la planta; y como principales transferencias internas a la mineralización del nitrógeno, la inmovilización en la biomasa microbiana y la descomposición de la MOS. Estos procesos relacionan los tres componentes del subsistema: el nitrógeno mineral (N_{min}), el nitrógeno en la biomasa microbiana (N-BM) y el nitrógeno orgánico del suelo (N-MOS). Este balance es provisional ya que no se midieron algunos

procesos, tales como: volatilización del amonio, denitrificación y fijación biológica, además de la entrada de nitrógeno por precipitación y la salida de nitratos mas nitritos en las aguas de drenaje. Estos dos últimos procesos fueron estimados a partir de los datos de Hétiér *et al.* (1989), quienes realizaron un balance del nitrógeno durante dos años en una pastura de *Digitaria decumbens* bajo el mismo tipo de suelo (*Kandic Paleoustalf*), a menos de 800 m de distancia de las parcelas de *P. maximum*.



El cambio neto en el compartimiento N-MOS no fue medido directamente, ya que las técnicas analíticas tradicionales no permiten la detección de variaciones tan pequeñas. Por lo tanto, estimamos la variación del N-MOS por diferencias entre los flujos considerando nulas las pérdidas gaseosas. Estas son probablemente insignificantes, pues aunque la denitrificación y la volatilización del amonio pueden

verse favorecidas por la altas temperaturas, otros factores no las favorecen, como los bajos contenidos de materia orgánica del suelo, la buena aeración y un moderado a rápido drenaje del agua gravimétrica, que evitan la formación de micrositios anaeróbicos, así como los contenidos de humedad alrededor de la capacidad de campo, pH ácidos, la nitrificación rápida del amonio, una fuerte y continua absorción de las plantas y pocas fuentes energéticas de carbono para los microorganismos. De ambos procesos pensamos que la volatilización podría ser una salida importante sólo cuando se aplican dosis altas de urea como fertilizante nitrogenado.

En el período considerado las entradas son insignificantes frente a las salidas por absorción de las raíces, ya que la lixiviación fue casi nula. El nitrógeno proveniente de las pérdidas del subsistema planta (pluviolavado, exudación y descomposición de la fitomasa) es la principal entrada de nitrógeno mineral, en una magnitud casi similar al decrecimiento del pool en este compartimiento. Las dos transferencias internas predominantes son la descomposición de la MOS (8.64 gN/m^2) y la mineralización neta del nitrógeno microbiano (6.44 gN/m^2), y en consecuencia se observa una acumulación del nitrógeno microbiano y un decrecimiento del nitrógeno orgánico lábil del suelo. La mineralización neta es la resultante de la mineralización bruta (12.57 gN/m^2) menos la inmovilización (6.13 g/m^2), evidenciando una fuerte competencia por el nitrógeno mineral lo que disminuye las posibilidades de lixiviación. La MOS funciona con la principal fuente de nitrógeno, cuando a través de la biomasa microbiana es mineralizado quedando disponible para su absorción por las raíces.

Capítulo VIII: Discusión General.

Luego de haber presentado y discutido en los capítulos precedentes los resultados relativos a cada uno de los aspectos que hemos considerado en este trabajo sobre el comportamiento funcional de *Panicum maximum* después del corte, tanto en condiciones de baja como de alta oferta de nutrientes en el suelo, en este capítulo final discutiremos a modo de síntesis los resultados que nos parecen más relevantes en cuanto al funcionamiento de esta pastura tropical, comparándolos con los resultados reportados para esta misma gramínea en otros experimentos de campo o de invernadero, así como con las respuestas generales de gramíneas perennes forrajeras frente a la defoliación resultante del corte o del pastoreo directo. Cuando sea pertinente comentaremos las consecuencias prácticas para el manejo de pasturas que pueden tener los resultados obtenidos. Presentaremos sucesivamente las conclusiones relativas a la acumulación de biomasa y las tasas de asimilación del carbono, como de la distribución de los asimilados entre las diferentes estructuras de la planta, luego estos mismos aspectos relativos al nitrógeno, para finalizar con el comportamiento del sistema planta-suelo en su conjunto.

8.1 Asimilación y distribución del carbono en la planta.

8.1.1 Acumulación de biomasa y producción total.

En los cuatro tratamientos, *P. maximum* incrementó significativamente su biomasa aérea a lo largo de los 60 días de muestreo, pero al cabo de este tiempo la biomasa aérea final también mostró diferencias significativas, siendo máxima en SC/F, seguido de SC/SF y luego C/F y por último C/SF (ver Figura 3.1). Estos eran los resultados esperados, ya que por un lado, la defoliación reduce drásticamente la superficie asimilatoria y por ende la asimilación de CO₂, por otra parte esta especie responde bien a la fertilización nitrogenada.

En otros ensayos con una variedad diferente (*P. maximum*. cv Tanzania), en condiciones de disponibilidad de agua y con fertilización, en Sao Paulo, Brasil, se encontró una producción aérea, 35 días después del corte, mucho más elevada que en cualquiera de nuestros tratamientos: 2880 g/m², de la que el 82% eran hojas, en tanto que en condiciones de cierto estrés hídrico, en el invierno seco de esta región, la producción solo alcanzó 1100 g/m², pero en este caso el 97% eran hojas (Gerdes et al. 2000a). Por supuesto no puede compararse la producción de una pastura cuya cobertura cerrada esta dada por numerosas macollas por metro cuadrado frente a nuestro dispositivo experimental que mantuvo una única planta, sin embargo lo que queremos destacar es la enorme capacidad de recuperación que muestra esta especie después del corte, capaz de acumular una notable biomasa en muy pocos días. Indudablemente la producción de esta gramínea después del corte depende mucho de la variedad, pues éstos han sido seleccionados precisamente en función de su productividad, en tanto que la variedad que utilizamos en nuestro ensayo no fue resultado de ninguna selección sino que es la variedad que crece espontáneamente en barbechos en la región. Asimismo la biomasa alcanzada depende de la altura del corte, estos autores lo efectuaron a 15 cm, en nuestro trabajo se cortó a 5 cm, simulando un pastoreo bastante más intensivo. Lo que resulta asimismo interesante es la fuerte influencia de la disponibilidad de agua en el suelo, y la altísima proporción de hojas en la biomasa aérea. En otros ensayos en Sao Paulo con dos variedades de *P. maximum*: Tanzania y Mombaya, cortados a 30 cm, se alcanzaron al cabo de 28 días biomásas de 6200 y 8200 g/m² respectivamente, con 145 kgN/ha y de 7200 y 11800 g/m², con 232 kgN/ha (Quadros et al. 2002). Vemos nuevamente la influencia de la altura del corte, en este caso el corte a 30 cm permite una recuperación rápida de la biomasa aérea. En el clima húmedo de Costa Rica, a los 35 días después del corte, *P. maximum* var CIAT 6299, alcanzó una producción aérea de 1350 g/m², quizás debido a una menor altura del corte (Villareal et al. 1994).

8.1.1.1 Efecto de la fertilización sobre la acumulación de biomasa y la producción total.

Numerosos estudios, tanto de invernadero como del campo, sobre la distribución de la fitomasa y la producción de gramíneas introducidas en las sabanas de Brasil, Colombia y Venezuela (Gomide 1997, Sarmiento 1992, Chacón-Moreno y Sarmiento 1995, Rao et al. 1996, Bilbao 1988, Thomas y Grof 1986, entre otros), así como en pastizales en la zona templada (Bélanger *et al.* 1992), han reportado el efecto positivo de la fertilización química sobre la producción aérea y subterránea, así como sobre la distribución diferencial de los asimilados entre los diferentes compartimientos de la planta al mejorar el estado nutritivo del suelo. En la tabla 8.1 se presentan algunos de estos resultados.

Especie	Unidad	Fitomasa	SF	F	Fuente
<i>B. brizantha</i>	g/planta	Vastagos	4.3	19.0	Rao et al, 1996
	g/planta	Raíces	7.0	19.4	
<i>P. plicatulum</i>	g/m ²	FA	202.1	719.1	Bilbao, 1988
		FS	53.9	86.7	
<i>A. gayanus</i>	g/m ²	FA	1537.0	3655.3	Bilbao, 1988
		FS	225.1	432.0	
<i>P. maximum</i>	g/planta	Vastagos	51.8	114	Bushby et al, 1992
	g/planta	Raíces	64.6	62.6	
<i>P. maximum</i>	g/planta	Vastagos	4070.4	6182.6	Chacón-Moreno, 1992
	g/planta	Raíces	762.8	-----	
<i>Festuca arundinacea</i>	g/m ²	Vástagos	157	544	Bélanger et al, 1992
<i>P. maximum</i>	g/m ²	FA	1165.8	1629.7	Este trabajo
(Sin corte)	g/m ²	FS	323.9	427.8	

Tabla 8.1: Efecto de la fertilización sobre la fitomasa aérea y subterránea en distintas especies de gramíneas neo y paleotropicales, y en una gramínea templada (*Festuca arundinacea*).

Los suelos ácidos de América tropical, con pH menores a 5.5, toxicidad por aluminio o por manganeso, deficiencia de macro y micronutrientes (Salinas y Rehman 1989, Sánchez y Tergas 1979, Sarmiento 1990), principalmente pertenecientes a órdenes de suelos con intermedio a avanzado grado de desarrollo edafogénico (alfisoles, ultisoles y oxisoles), limitan el crecimiento y la producción de las pasturas y de las gramíneas nativas. Por tanto, una fertilización química que supla las deficiencias críticas de nutrientes tanto externas (en el suelo) como internas (en la planta) induce generalmente un aumento de la biomasa y la producción primaria. Este efecto es claro en pastos introducidos, en tanto que las gramíneas nativas de las sabanas responden mucho menos a los fertilizantes.

El efecto del fertilizante sobre la BA se evidenció hasta 45 días después de su aplicación, cuando la producción declina por presentarse nuevamente una deficiencia externa, principalmente de N y K, porque las plantas los incorporan rápidamente (Salinas y Rehman 1989). Además pueden ocurrir pérdidas por lixiviación o volatilización que llegan a representar hasta un 40% o más del fertilizante aplicado (Hétier *et al.* 1989). La deficiencia en P se debe principalmente a su precipitación en formas insolubles en el suelo (Fenster y León 1979). Para la FS en cambio, no se registraron deficiencias nutricionales durante todo el ciclo de muestreo, ya que la misma sigue incrementando debido a una mayor translocación de asimilados desde la FA que atenúa la deficiencia interna de nutrientes.

El efecto de la fertilización en los diferentes compartimientos de la planta se acentúa en forma diferencial a medida que transcurre el tiempo. En los tratamientos sin corte, el fertilizante incrementa inicialmente la biomasa de hojas, así como estimula la producción de nuevos vástagos y el esfuerzo reproductivo. Posteriormente, conduce a una mayor producción de tallos y de corona viva, así como retrasa el proceso de senescencia y mortalidad de la BA. Un patrón similar

de la dinámica de distribución de la FA en *P. maximum* ha sido reportado por Chacón-Moreno (1992) y Chacón-Moreno y Sarmiento (1995).

Bushby *et al.* (1992) trabajando con individuos de *P. maximum* marcados con ^{14}C , registran que el 80.5% (plantas fertilizadas) y 76.9% (plantas no fertilizadas) del ^{14}C asimilados es destinado a la producción de BA. Además señalan que el 68,4% (fertilizadas) y el 62,8% (no fertilizadas) de dichos asimilados son destinados a la producción de vástagos (tallos + hojas). Sin lugar a dudas, este trabajo muestra utilizando una metodología incuestionable como la mayor proporción de asimilados es destinada a la producción de BA principalmente de tallos.

En plantas sin corte el fertilizante incrementa la producción de la BS (en valores absolutos), como una consecuencia inmediata del aumento de la BA. Estos resultados no contradicen la hipótesis del efecto inhibitor del fertilizante sobre la BS, ya que en términos de partición de asimilados ($\text{mg } ^{14}\text{C}$) es menor el porcentaje destinado por las plantas fertilizadas a la BS (19.5 vs 23.1 % de las plantas sin fertilizantes). En forma similar, encontramos en este trabajo que las raíces de las plantas fertilizadas aumentan más y tienen diferencias significativas con las plantas no fertilizadas. Al nivel de rizomas evidenciamos que la fertilización induce una mayor movilidad de las reservas, como una mayor actividad del sistema radicular hasta los 45 días de la fertilización (punto que discutiremos mejor mas adelante).

Los aspectos discutidos sobre el efecto favorable de la fertilización en la dinámica del crecimiento y la producción también son válidos para las plantas sometidas al corte, pero éste induce ciertas diferencias en relación con la distribución de la fitomasa total entre los distintos compartimientos de la planta, y por ende en la dinámica temporal de las tasas y relaciones calculadas. Aspectos que puntualizaremos una vez discutido el efecto corte.

8.1.1.2 Efecto del corte sobre la acumulación de biomasa y la producción total.

Entre los principales factores que modifican la PPN está la herbivoría (pastoreo o corte), de forma que disminuye la cantidad de biomasa producida por la planta. Nuestros resultados, así como los reportados para *P. maximum* por Bushby et al (1992), Rodríguez y Pérez (1987) y Chacón-Moreno y Sarmiento (1995) indican claramente que el corte no favorece un aumento de la producción independientemente si existe o no estrés nutricional en el suelo (Tabla 8.2). Este mismo efecto se ha reportado para otras gramíneas perennes tropicales y de la zona templada (McNaughton 1979; Wallace *et al.* 1985; Karban y Myers 1989; Coughenour 1985; Jameson, 1963).

La menor producción de biomasa que origina el corte o pastoreo simulado se puede explicar en primer lugar, por el efecto negativo del corte al eliminar gran parte del aparato fotosintético, reduciendo el IAF a valores cercanos a cero. Por ende, estos individuos invierten los recursos nutricionales externos e internos en reponer lo más pronto posible la biomasa fotosintética, lo que representa una alta inversión energética (McNaughton 1983 a, Jameson 1963, Wallace *et al.* 1985, Gomide 1997). Por otra parte, las plantas no cortadas con su aparato fotosintético intacto y con IAF alrededor de 1.5, mantienen sus tasas de crecimiento (alrededor de 40 mg/g.día) hasta que comienza el proceso natural de senescencia y mortalidad de sus estructuras aéreas. Esto les permite invertir la mayor parte de sus asimilados en la formación de estructuras de sostén (tallos) altamente lignificadas (Georgiadis y McNaughton 1990), alcanzando alturas superiores a los 2,5 m, y también en estructuras de reserva (rizomas). El sentido ecológico de formar verdaderas cañas puede ser lograr una mejor dispersión de sus semillas, mientras que invertir en rizomas aumenta las reservas que pueden ser utilizadas durante la fase de semireposo en la época seca (Sarmiento 1984a). Por otro lado se disminuye el sombreadamiento de las hojas, que disminuye las tasas fotosintéticas y por ende el crecimiento (Baruch y Fisher, 1991).

Especie	Unidad	Fitomasa	SC	C	Fuente
<i>P. maximum</i> (SF)	g/plana	Vástagos	51.8	46.7	Bushby et al 1992
		Raíces	64.6	47.2	
<i>P. maximum</i> (F)		Vástagos	114.0	102.9	
		Raíces	62.6	55.3	
En macolla	t/ha	FA	53.2	24.7	Middleton, 1982
Estoloníferas		FA	39.4	18.2	
<i>P. maximum</i>	g/m ²	FA	845.0	525.0	Rodríguez y Pérez, 1987
		FS	182.7	223.4	
<i>P. maximum</i>	g/planta	FA	1586.0	270.0	Chacón, 1992
<i>P. maximum</i> (SF)	g/m ²	FA	1165.8	528.7	Este trabajo
		FS	323.9	207.6	
<i>P. maximum</i> (F)		FA	1629.7	794.7	
		FS	427.8	247.8	

Tabla 8.2: Efecto del corte sobre la fitomasa aérea y subterránea en distintas especies de gramíneas paleotropicales, en macolla (*P. maximum* y *Setaria sphacelata*) o estoloníferas (*Digitaria decumbens* y *Brachiaria decumbens*)

Como hemos analizado hasta ahora, el corte aunque disminuye significativamente los valores de PPN, induce sin embargo un mayor incremento en función de la FT remanente, de 6.5 a 7.4 veces versus 3.8 a 4.1 veces de los tratamientos control y esta diferencia es aun mayor si consideramos solamente la FA remanente, de 18.4 a 20 veces más. Esto nos indica claramente que el corte altera los patrones espacial y temporal de distribución de la biomasa (es decir, del carbono asimilado), aérea y subterránea (Detling *et al.* 1979, Gifford y Marshall 1973, Ruess *et al.* 1983) Esto no solamente se refleja en la cantidad y calidad de la biomasa aérea cosechada, sino en los flujos de carbono a la SS que mantienen el crecimiento radical, la absorción de agua y de nutrientes y los exudados radicales, que son una importante fuente de energía para hongos y bacterias de la rizósfera (Lemaire 1997). Según Richards (1993, citado por Lery1aire 1997) para especies de gramíneas C₃ y C₄ el crecimiento radical cesa cuando se remueve el

50% o más del área foliar. En forma similar, en *Lolium perenne* después de la defoliación el flujo de carbono a la BS decrece (Ryle y Powell 1975).

Chacón-Moreno y Sarmiento (1995) y Chacón-Moreno *et al.* (1995) comprueban la hipótesis del crecimiento compensatorio para *P. maximum* propuesta por McNaughton (1979, 1983a,b), evidenciando un aumento en las tasas fotosintéticas para hojas de la misma edad de plantas cortadas y no cortadas, de 0.55 a 0.38 molCO₂/m²día respectivamente, aumento de las tasas relativas de crecimiento de 67.2 a 27.9 mg/g.día; y una mayor asignación de asimilados a la producción de hojas, de 54 a 29 mg/g.día.

Podemos resumir nuestros resultados en relación con la dinámica espaciotemporal de la distribución de asimilados después del corte en los siguientes puntos:

La renovación del aparato fotosintético o lo que podríamos denominar un rejuvenecimiento de la BA (tallos y hojas). Las hojas son de menor PFE, es decir menos escleromorfos, alcanzando su madurez alrededor de los 30 días (coincide con el máximo de producción de hojas y el inicio de la floración), comenzando la senescencia a los 45 días después del corte. Hasta los 30 días es el compartimiento aéreo de mayor importancia cuantitativa y porcentualmente superior a los tratamientos sin corte. A partir de este momento comienza un mayor transporte de asimilados destinados al proceso reproductivo y al engrosamiento de los tallos, lo que se refleja en un descenso de las tasas de crecimiento. Los tallos son tiernos, de pequeño tamaño y activos fotosintéticamente hasta los 45 días, cuando comienza su proceso de lignificación decreciendo sus tasas de crecimiento absoluto.

El equilibrio entre la FA y la FS se alcanza rápidamente (15 días después del corte, FA/FS= 1), pero esto no indica que comience un nuevo crecimiento

subterráneo, cuando cesa la translocación de reservas de la BS a la BA, ya que la nueva biomasa de hojas fotosintetiza todo el material vegetal necesario.

El efecto de autopoda de la BS se evidencia con claridad, ya que en los primeros 15 días, tanto la B.Riz como FRa disminuyen sus tasas de crecimiento hasta valores negativos. Solo después de 30 días comienza un verdadero crecimiento radicular, cuando se alcanzan los mayores incrementos de la relación FH/FRa.

Por ultimo, algunos autores han señalado que el corte o pastoreo al promover un mayor desarrollo del sistema asimilador junto con otros factores de distribución de asimilados, modifican la arquitectura de la planta hacia un menor tamaño y mayor área foliar (Jameson 1963, Wallece *et al.* 1985, Ruess *et al.* 1983, Chacón-Moreno y Sarmiento 1995).

8.1.1.3. El efecto del fertilizante sobre los individuos cortados.

El fertilizante en plantas cortadas (como señalamos anteriormente) tiene un efecto positivo sobre la BA, al aumentar su producción subterránea. Además estimula la producción de rizomas después de los 45 días, debido a un mejor estatus nutritivo interno, o sea una mayor cantidad de asimilados que pueden ser traslocados y convertidos en sustancias de reserva (almidón).

También estimula notablemente la producción de hojas y tallos, ya que a los 15 días se duplica la biomasa de C/F principalmente de hojas. Para este compartimiento la producción es inclusive mayor que para los tratamientos control, es decir el mejor estatus nutricional externo acentúa el efecto que genera el corte.

Por otra parte y de vital importancia desde el punto de vista del uso, el fertilizante incrementó la calidad del forraje producido. Middleton (1982) reporta que para gramíneas en macolla (*P. maximum* y *Setaria sphacelata*) en individuos cortados cada 3 semanas, el porcentaje de nitrógeno al nivel de la BA es de 2.20 versus 1.18 para plantas cortadas cada 12 semanas. Salinas y Rehman (1989) señalan para *P. maximum* bajo un régimen de corte bimensual concentraciones de

nitrógeno en BA (hojas y tallos) entre 1.5 y 1.9 % para diferentes dosis de fertilización nitrogenada (0 a 400 Kg N/ha), *A. gayanus* no responde a los diferentes niveles de fertilización (1.5 %N) y *B. Oecumbens* aumenta el contenido de nitrógeno de 1.6 a 2.1 %. Otro aspecto importante de considerar es la digestibilidad del material vegetal producido, Lascano y Euclides (1996) reportan para *P. maximum*, con corte cada 3 o cada 12 semanas, un apreciable descenso de la digestibilidad "in vitro" de la BA de 72 a 40% y de digestibilidad "in vivo", con búfalos fistulados, de 70 a 59%. Hecho que atribuyen a la lignificación de las estructuras aérea debido al incremento significativo del contenido de elementos estructurales de las paredes celulares (calcio, principalmente) y del aluminio (36% en el tejido foliar). Además el aluminio tiene un efecto inhibitor sobre el sistema radicular de *P. maximum*, ya que lo acumula en las células meristemáticas (Salinas y Rehman 1989)

Una consecuencia inmediata de la mayor asignación de recursos externos e internos a la producción de hojas inducido por el fertilizante es el aumento del IAF, que se refleja en un mayor tamaño del aparato fotosintético, y por tanto en mayores tasas de crecimiento y de asimilación neta. Así como, en mayores relaciones FA/FS, FH/FRa y menores valores BH/BSos. Sin embargo, llama la atención que la fertilización no aumente la relación BR/BV, lo que estaría apuntando a que es el corte el que induce un mayor esfuerzo reproductivo.

Queda claro que el efecto de autopoda evidenciado con los resultados de este trabajo es producido por el corte y que el fertilizante tiene un efecto inhibitor sobre el crecimiento de la BS. Lo que hace pensar que en plantas cortadas y fertilizadas ambos efectos en forma inmediata (en el periodo de 0 a 15 días) deben producir un aumento relativamente mayor de las tasas de absorción y promover una menor tasa de translocación interna de reservas. Luego presentan una mayor absorción compensatoria y un mayor crecimiento radicular y de rizomas (punto que retomaremos mas adelante).

8.1.2 Tasas netas de acumulación de biomasa aérea.

Las tasas netas de acumulación de la biomasa aérea mostraron un rápido crecimiento entre los 15 y los 45 días, en ambos tratamientos sin corte, y entre los 30 y 60 días, en las plantas cortadas (ver Figura 5.6). En este caso las tasas máximas alcanzaron 24.2 g/día para las plantas no fertilizadas y de 29.4 g/día en las fertilizadas, en tanto que la tasa media para los 60 días fueron de 11.3 g/día y 15.1 g/día respectivamente.

En *P. maximum*, cv Tanzania y Mombaça las tasas diarias medias de acumulación en los 28 días posteriores al corte fueron de 10.3 y 12.8 g/día respectivamente (Quadros *et al.* 2002), muy similares a las obtenidas en este trabajo, lo que sugiere que el potencial de crecimiento después del corte es prácticamente el mismo entre diferentes variedades, aunque como ya mostramos, las biomásas alcanzadas puedan ser muy diferentes en función de la altura del corte, del tiempo transcurrido y de la tasa de fertilización. Para comprender mas correctamente el funcionamiento asimilatorio de las plantas cortadas ya vimos como son más informativas las tasas de crecimiento por unidad de biomasa aérea o tasas relativas. Así en las plantas cortadas estas tasas alcanzaron valores máximos de 73 mg/g.día en el tratamiento C/SF a los 45 días y de 72 mg/g.día a los 30 días en el C/F, en tanto que las respectivas tasas máximas relativas en los tratamientos sin corte fueron 50 mg/g.día en el SC/SF y 43 mg/g.día en el SC/F a los 15 días. Es decir la acumulación neta de biomasa por unidad de biomasa aérea es mucho mayor en las plantas cortadas, en tanto el fertilizante tiene solo un efecto menor sobre estas tasas relativas. En una pastura tropical en Panamá dominada por *Ischaemum indicum*, con pastoreo la biomasa aérea era significativamente menor, pero la asimilación de CO₂ resultó igual en pastoreado y testigo, en tanto que la respiración era significativamente menor en la pastoreada (Wilsey *et al.* 2002). Es decir bajo pastoreo, la gramínea asimila mas carbono y lo pierde menos por respiración, lo que corresponde a mayores tasas de crecimiento, como ocurrió en nuestros tratamientos.

Las tasa neta de acumulación de la FS para SC/F, es de 3.7 versus 4.6 g/día de SC/F, siendo para ambos tratamientos con corte de 1.9 g/día. Aunque los rangos de G para los tratamientos SC son similares (SC/SF de 1.7 a 6.5 g/día y SC/F de 1.9 a 6.4 g/día), las tasas en SC/F no se hacen significativa mente mayores sino a partir de los 30 días, evidenciándose un efecto negativo del fertilizante sobre el crecimiento radicular después de los 45 días. El mejor estado nutricional interno que logran las plantas fertilizadas revierte el efecto negativo manteniendo más altas tasas de crecimiento en rizomas y raíces que sus homólogos no fertilizados.

En las plantas cortadas observamos, claramente, el efecto autopoda que origina el corte y acentúa el fertilizante. Es importante resaltar que los individuos del tratamiento C/SF movilizan más rápidamente sus reservas, ya que a los 10 días G es de -0.9 g/día y para C/F el menor valor de G se tiene a los 15 días (-0.5 g/día). Por otra parte, las plantas sin fertilizantes rápidamente (10 días) restablecen su crecimiento radicular, con un IAF muy pequeño al igual que G foliar y lo mantiene constante hasta el final del muestreo (alrededor de 2 g/día), en detrimento posterior del crecimiento foliar. Esta pronta y constante inversión de recursos en FS (patrón contrario a las fertilizadas) permiten a los individuos proveer de los requerimientos nutricionales yagua necesarios para tener un crecimiento foliar entre los 30 y 45 días similar a las plantas fertilizadas.

Al considerar la acumulación total absoluta de biomasa en las plantas (g/día), es decir la aérea mas la subterránea, tomando para esta última los valores obtenidos por extrapolación al m², vimos que las tendencias no difieren de lo obtenido para la biomasa aérea, con mayor acumulación en las plantas sin corte y en los tratamientos con fertilización y con valores menores debido a que se considera toda la fitomasa de la planta (Tabla 8.3). En términos de acumulación relativa (mg/d.día) al nivel de la FT observamos que las diferencias tienden a igualarse entre los tratamientos, siendo ligeramente mayores en las plantas sin corte y en los tratamientos sin fertilizante, ya que los tratamientos con fertilizante incrementan su crecimiento radicular, proceso que se acentúa en las ultimas semanas del ciclo muestral. Ahora bien, si consideramos solamente la FA

podemos observar que la biomasa rejuvenecida de los tratamientos cortados es mas eficiente en la producción y acumulación de biomasa que las plantas sin corte, y que la ausencia de fertilizante genera una biomasa mas escleromorfica y de mayor peso foliar específico, lo que genera un incremento de 2 a 3 mg/g.día mas que sus homólogos fertilizados. El fertilizante en las plantas cortadas tiene efectos positivos para las tasas de acumulación, en primer lugar adelanta en 15 días la tasa máxima (71.6 mg/g.día a los 30 días después del corte) y a partir de ese momento logra mantener tasas que duplican a su homologo no fertilizado (por ejemplo, a los 60 días, 27.4 vs 12.5 mg/g.día).

	G (g/día)		R (mg/g.día)	
	FT	FA	FT	FA
SC/SF	19,3	16,1	31,7	33,7
SC/SF	24,9	20,8	30,3	31,8
C/SF	7,6	6,4	29,0	41,6
C/F	10,7	9,3	27,0	38,7

Tabla 8.3: Promedios de la tasa de crecimiento absoluta (G) y relativa (R) de la fitomasa total (FT) y aérea (FA) para todos los tratamientos.

Por otra parte, el análisis del crecimiento en función del peso foliar (TAN-PF) nos permite analizar con mayor claridad los controles funcionales y ecológicos sobre la capacidad fotosintética, la distribución del carbono y la economía del nitrógeno (Field y Mooney 1986). La TAN-PF nos muestra dos patrones nítidos de las tasas debidos al manejo (ver Figura 5.9). Los tratamientos sin corte presentan menores TAN-PF que los cortados pero el fertilizante no genera ninguna diferencia. Hecho esperado ya que las hojas en dichos tratamientos son en su mayoría hojas maduras y senescentes, de un mayor PF debido al engrosamiento y lignificación de la lamina foliar, en contraposición a las hojas de los tratamientos cortados que son principalmente jóvenes, alcanzando la madurez 15 días después del corte, y de un menor PF. Indicando que el principal factor controlador de la dinámica de crecimiento es el corte.

Los valores de TAN-PF para los tratamientos con corte son muy altos en los primeros 15 días (300 a 600 mg/g.hoja*día), con valores de IAF muy pequeños de 0.05 a 0.45 m²/m², de hojas tiernas y sin expandirse completamente en los primeros días después del corte. Estos valores tan altos de TAN nos hacen pensar que hay otra fuente adicional de carbono que no es el asimilado a través del área foliar. Por lo tanto, ese carbono adicional (producto de una antigua asimilación neta) que se refleja en el peso foliar solamente puede venir de la translocación de reservas de la BS (rizomas) o de lo que hemos denominado efecto autopoda, confundiendo de este modo la asimilación (o TAN) con el uso de las reservas (Toledo y Fisher 1989).

La TAN calculada en función del peso foliar específico (PFE), relación que pondera el PF en función de la superficie foliar real que esta captando el CO₂ atmosférico, nos permite analizar el crecimiento separando las dos fuentes carbono que existen para la formación de nuevo tejido foliar después del corte.

En los tratamientos con corte se observa que a medida que transcurre el tiempo y se va reponiendo la BA cosechada, aumenta el IAF y por consiguiente las TAN-PFE hasta los 45 días, alcanzando valores superiores o iguales a las tasas de los tratamientos sin corte. En este momento existe una proporción mayor de hojas maduras y jóvenes con mayores tasas de asimilación por unidad de área foliar que la mayoría de las hojas senescentes de los tratamientos control (Chacón-Moreno 1992). Se evidencia que a partir de los 45 días las plantas de C/SF detienen el crecimiento (G) de todos sus compartimientos aéreos y rizomas, debido a una disminución brusca de su TNA-PFE, lo que indica un colapso nutricional interno, una mayor senescencia foliar y la necesidad de destinar los asimilados fotosintéticos al crecimiento radical captando así una mayor cantidad de recursos minerales, es decir mayores tasas de translocación BA-BS que en los individuos fertilizados. En cambio en C/F el mejor balance interno nutricional origina que las TAN en el periodo 45 a 60 días se mantengan altas debido a un nuevo aumento

de su crecimiento foliar, permitiendo así mantener el crecimiento de las raíces y aumentar el esfuerzo reproductivo, así como almacenar reservas en la BS.. No obstante, los tratamientos sin corte presentan TAN-PFE mayores al inicio del experimento, ya que conservar su aparato fotosintético intacto (hojas maduras en su mayoría) y las tasas fotosintéticas solo decaen a los 30 días, cuando las hojas comienzan su proceso de senescencia. 15 días antes decrecen bruscamente su crecimiento (G) al comenzar un proceso de translocación masiva de asimilados destinados al engrosamiento de los tallos, formación de estructuras reproductivas (llenado de las semillas) y crecimiento subterráneo.

La TAN-PFE para la FS representa en realidad una estimación de la tasa de translocación de asimilados (TTN, ver Figura 5.10) entre la parte aérea y subterránea e indica la dirección del movimiento interno de asimilados fotosintéticos o de reserva.

Las tasas de translocación en gramíneas de la SET o pasturas están alrededor del 50% de la asimilación bruta (Sarmiento 1984, Medina 1982). Cerri (1986) y Rovira (1969) señalan que los exudados radicales representan del 5 al 10 % del carbono total fotosintetizado. Además hay que considerar las pérdidas por respiración radicular, que según Fisher y Kerridge (1996) representan entre el 4 al 13 % de los asimilados. Información que armoniza con los porcentajes encontrados, que indican que entre el 24,5 a 37.5 % de los asimilados netos fotosintetizados son destinados al crecimiento de la SS (discusión que retomaremos mas adelante, cuando discutimos los balances de nitrógeno en el subsistema planta).

8.1.3 Distribución de la Biomasa.

La morfoecología se ve reflejada en los patrones de partición de la biomasa, como lo demuestran los resultados porcentuales de datos expresados en g/planta (Sarmiento 1992, De Aldana *et al.* 1996, Rao *et al.* 1996). De la partición en porcentaje de la FT (en g/planta), la mayor asignación de recursos en los 4 tratamientos es hacia la parte aérea. Ya que en promedio al final del ciclo muestral, para los tratamientos sin corte, el 91.2% (17.2 en Hojas, 48.2 en Tallos, 18.3 en Estructuras Reproductivas y 7.5 en Corona) es destinado a la FA y solamente el 8.8% a las estructuras subterráneas (2.8 en Rizomas y 6.0 en Raíces). No obstante, para los tratamientos con corte la distribución mayoritariamente aérea se mantiene con el 87.6% de la FT (18.2 en Hojas, 39.1 en Tallos, 18.0 en Estructuras Reproductivas y 12.3 en Corona) pero con menor asignación hacia Tallos y Corona; y la FS representa el 12.4% (4.3 en Rizomas y 8.1 en Raíces) (Ver apéndice 5.1).

Según, De Aldana y Berendse (1997) la distribución de la biomasa en términos proporcionales para seis compartimientos de seis gramíneas perennes es mayor la asignación en los compartimientos aéreos (del 56 al 83%) que subterráneos. Además el porcentaje de raíces es mas bajo en los tratamientos con fertilización y el de necromasa aérea es mas alto.

La relación BA/BS muestra amplias variaciones entre diferentes especies de gramíneas perennes. Así en seis especies, al final de la estación de crecimiento, esta relación osciló entre 2 y 0.6 para condiciones de baja oferta nutritiva, y entre 4.8 y 1.5 en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (De Aldana *et al.* 1996). Por otra parte, Rao *et al.* (1996) para pasturas estoloníferas en los llanos colombianos y brasileños indican valores de la relación BA/BS para *Brachiaria dictyoneura* en un rango de 2.7 a 11.1, para *Andropogum gayanus* de 1.3 a 2.9, para *B. Oecumbens* de 1.8 a 5.9 y para diferentes variedades de *B. Brizantha* que oscilan entre 3.0 a 7.1 bajo diferentes niveles de aplicación de fósforo. Bilbao (1988) encuentra en *A. gayanus* para el tratamiento control una relación FA/FS de

1.1 a 4.9. Pero siempre la relación resultó significativamente mayor en el medio de mayor fertilidad, es decir sin limitaciones nutritivas la asignación de carbono a los órganos subterráneos, particularmente a las raíces, se reduce significativamente. Nuestros valores están dentro de los rangos y tendencias reportados, una mayor relación BAIBS para los tratamientos sin corte (en promedio 4.0 y 4.4 para SC/SF y SC/F, respectivamente) que para los tratamientos cortados (en promedio 1.6 y 1.9 para C/SF y C/F, respectivamente). Debemos resaltar la drástica reducción que origina el corte (entorno de 5 veces menos), así como la sorprendente recuperación, ya que en solo 15 días la relación pasó de 1.0 a 4.2 en C/F y 3.3 en C/SF al final del muestreo. Vemos así que esta especie tiene una rápida capacidad o tolerancia frente a un disturbio intenso como la defoliación fuerte, cuando no tiene limitaciones nutricionales ni hídricas en el suelo, ya que en apenas 15 días después del severo corte ya ha restablecido el equilibrio entre la FA y FS, 15 días más tarde ha duplicado la relación y a los 60 días alcanza una relación similar a los tratamientos control.

Esta alta capacidad de respuesta a la defoliación es también observada bajo condiciones de pastoreo directo. *Panicum maximum* cv *Tanzania* pastoreado, 1 día después de retirado el ganado con una altura aproximada de 15 cm, la relación hojas/tallos estaba casi en 1, a los 35 días de crecimiento sin pastoreo pasó a 4, el IAF pasó de 0.5 a los 7 días a 2.0 a los 35 días. Las tasas de crecimiento relativo pasaron de 0.13 g/día en la primera semana a 0.10 entre la segunda y cuarta semana, para alcanzar 0.7 de la cuarta a la quinta semana (Barbosa *et al.* 2002).

8.2 Sobre la economía del nitrógeno

8.2.1 Concentraciones y acumulación neta.

Las macollas de *P. maximum* en estos suelos pobres de sabanas, aunque exhiben una alta producción primaria, envejecen rápidamente, acumulando una gran cantidad de biomasa y de necromasa aérea, ambas de muy bajo contenido en nitrógeno, generando una mayor acumulación de nitrógeno en la FA que en la FS.

Este envejecimiento es particularmente notable en las estructuras de sostén: culmos más vainas foliares (en este estudio considerados conjuntamente como "tallos") y aparato reproductivo auxiliar, estructuras que desarrollan una gran biomasa pero con bajas concentraciones de nitrógeno. Pero aún los órganos más activos, las hojas o laminas foliares, disminuyen en alrededor del 10% su concentración de nitrógeno en apenas 60 días, lo que hace suponer que continuará bajando su concentración de nitrógeno con el tiempo. Lo mismo ocurre con las raíces, aunque el desarrollo de raíces y hojas está desfasado en el tiempo, pues al menos las superficiales (0 a 10 cm) siguen creciendo, aumentando su concentración por 45 días, para finalmente entrar en senescencia. Es decir la macolla de *P. maximum* como un todo envejece, van predominando las estructuras de sostén y la necromasa, pobres en nitrógeno, lo que conduce a menores tasas de asimilación y de crecimiento. Por otra parte, las variaciones en la concentración de nitrógeno reflejan que este elemento tiene un uso más prolongado en las estructuras metabólicamente más activas (hojas y raíces) que en estructuras de sostén.

Estos patrones de concentraciones y acumulación neta de nitrógeno para nuestros cuatro tratamientos son similares a los reportados para otras variedades de *P. maximum* o otras gramíneas (de síndrome fotosintético C_3 ó C_4) y hierbas templadas o tropicales sometidas o no a los efectos del corte (o defoliación) y de la fertilización nitrogenada (Santos et al. 2002, Hétier et al. 1989, Bilbao 1988, Rao et al. 1996, Berendse et al. 1992, Ourry et al. 1988, Schippers y Olff 2000, Bowman 2003). Los patrones que se reafirman son:

1. Las concentraciones de nitrógeno son mayores en las plantas fertilizadas que no fertilizadas y en los tratamientos con corte o defoliación.
2. La acumulación de nitrógeno es mayor en las plantas fertilizadas y sin corte.
3. Mayor acumulación de nitrógeno en las estructuras aéreas que subterráneas, relación que se acentúa con el corte (de 6 a 8 veces mas), con una marcada acumulación relativa en hojas.

4. La base de los culmos (corona) y las raíces funcionan como reservorios de nitrógeno, cuando este elemento no está en exceso en el suelo o cuando ocurre un disturbio (corte o pastoreo).
5. Mayor aprovechamiento del fertilizante nitrogenado en plantas sin corte (44%) que en plantas cortadas (37%).

Por otra parte, la fertilización sin corte induce una rápida absorción y acumulación de nitrógeno en todos los órganos de la planta, con concentración de nitrógeno bien por encima de las plantas no fertilizadas. Es decir, esta especie tiene la capacidad de acumular más nitrógeno cuando este está presente en el suelo de forma asimilable. Estas mayores concentraciones de nitrógeno van disminuyendo rápidamente a medida que las macollas continúan creciendo, por dilución y por envejecimiento y traslocación. En los órganos de sostén este decrecimiento en la concentración de nitrógeno es más rápido. Este mejor estado nutricional repercute en el crecimiento de nuevas raíces, puesto en evidencia por las concentraciones de nitrógeno más altas, que se inician en el horizonte 0-10 cm y solamente 15 días más tarde llegan al horizonte 10-20 cm, lo que señala una estrategia de conservación y optimización del uso del nitrógeno que será utilizado en el siguiente periodo de crecimiento.

El rápido proceso de envejecimiento que presentan las estructuras aéreas de las gramíneas perennes (*P. maximum*, no es la excepción) puede ser revertido por dos factores que al eliminar los órganos maduros y senescentes, rejuvenecen las macollas: el pastoreo (corte) y el fuego, reiniciando un ciclo de activo crecimiento (Medina y Bilbao 1996, Walter y Menaut 1988, Walter 1987, Sarmiento 1984, Lambers et al. 1998, Singh y Upadhyaya 2001). Este rejuvenecimiento actúa como una retroalimentación positiva, al menos con pastoreo moderado, ya que el consumo estimula un nuevo crecimiento con una oferta forrajera cualitativamente mejor, de mayor contenido proteico (Páez et al. 1997, Thomas et al. 1990, Thomas y Grof 1986, Tergas et al. 1984). El efecto del fuego, más drástico y concentrado, es mayor (Sarmiento 1984, Medina 1987, Medina y Silva 1990), pero a diferencia

del pastoreo le imprime a la planta un ciclo anual al quemarse durante la estación seca (Sarmiento 1984).

El efecto corte sobre las concentraciones de nitrógeno es inmediato ya que éstas son mas altas en los nuevos tallos y hojas. Asimismo se evidencia un decrecimiento inicial en la concentración de nitrógeno de raíces, producto de la autopoda después del corte. A su vez el efecto de rejuvenecimiento con aumento de las concentraciones de nitrógeno es más duradero en las hojas que en los tallos, los que se esclerosan mas rápidamente. El corte y la fertilización combinan sus efectos reforzando las tendencias evidenciadas por cada uno de los tratamientos por separado.

Es importante señalar, que el corte reduce a la mitad la cantidad de nitrógeno acumulado en la planta, bien sea en la FA, la FS o la FT, tanto en el tratamiento con o sin fertilización. Este hecho indica la importancia de la cosecha como una salida muy significativa del nutriente. No hay que olvidar que la acumulación de nutrientes en la planta adjudica una ventaja a las gramíneas en ambientes poco fértiles, donde la disponibilidad de nutrientes es variable y puede llegar a niveles muy bajos. No todos los recursos necesarios para el crecimiento de la planta están disponibles al mismo tiempo. El almacenamiento puede actuar como un buffer entre la asincronía de la disponibilidad del nitrógeno y la demanda de otro recurso para el crecimiento (Bloom *et al.* 1985).

8.2.2 Tasas de acumulación

P. maximum responde al corte y a la fertilización aumentando rapidamente la tasa de acumulación de nitrógeno en sus estructuras aéreas (hojas y tallos), tasas características de especies originarias de sitios con suelos fértiles que presentan un crecimiento rápido (Bradshaw *et al.* 1964, Lambers *et al.* 1997), presentando una repuesta plástica a la fertilización y al corte.

Nuestros resultados de las plantas sin corte con fertilización sugieren que las altas tasas de acumulación (que son un reflejo de la absorción del nitrógeno) el principal destino del nitrógeno al inicio (los primeros 15 días) son las hojas, luego pasa a los tallos y por ultimo a las estructuras reproductivas (a partir de los 30 días) por un activo proceso de traslocación. En cambio las plantas cortadas la translocación ocurre desde las hojas a las estructuras reproductivas en los últimos 30 días. Hechos que se reflejan en la continua disminución de las tasas de acumulación con el tiempo de la FA para SC/F y en la estabilización de las tasas en el ultimo mes para C/F. Estos patrones son similares a los reportados por Chacón-Moreno (1992) para *P. maximum*, por Bilbao (1988) para *Paspalum plicatum* y *Andropogon gayanus* y por De Aldana *et al.* (1996) para seis gramíneas templadas. La disminución de la tasa de acumulación en la FS indica para los tratamientos sin corte un intenso proceso de retraslocación del nitrógeno por efecto "autopoda" y en el tratamiento SC/F la acción inhibidora del fertilizante sobre el sistema radicular.

Bdigital.ula.ve

La dinámica encontrada de las tasas de acumulación refuerzan en primer lugar la gran movilidad del nitrógeno entre los distintos compartimientos morfofuncionales de la planta y la gran plasticidad de distribución del nitrógeno movilizado de *P. maximum* (gramínea C₄) frente al stress (cambios en la disponibilidad de nitrógeno) y al disturbio (Santos *et al.* 2002, Volenec *et al.* 1996, Skinner *et al.* 1999, Thornton *et al.* 1994, Bausenwein *et al.* 2001). En segundo lugar, que a mayor disponibilidad del recurso (en este caso nitrógeno mineral) existirá un fuerte incremento de las concentraciones y cantidades del nutriente en la planta (Chapin III 1980), así como un aumento en las tasas de fotosíntesis, mayor desarrollo foliar y menor grado de escleromorfismo (Baruch *et al.* 1985, Montilla 1981, Medina 1982,1987).

8.2.3 El comportamiento en el subsistema planta: translocación, pérdidas y eficiencia de uso del nitrógeno.

Todas las plantas pierden una proporción importante de los nutrientes que asimilan, este proceso también ocurre, por supuesto, con el nitrógeno. Las pérdidas tienen lugar por diversos caminos: mortalidad de órganos aéreos y subterráneos, abscisión de hojas, flores y frutos, herbivoría, pluviolavado desde las hojas o lavado de raíces, exudados radicales, pérdidas gaseosas (particularmente por volatilización de amonio desde las hojas en el caso del nitrógeno).

Las especies perennes normalmente retranslocan una parte de sus nutrientes desde órganos senescentes (hojas, raíces) hacia órganos subterráneos que funcionan como estructuras de reserva (raíces, rizomas, base de tallos). Esta retranslocación o remobilización interna del nitrógeno dentro de la planta ha sido cuantificada en gramíneas perennes (Morton 1977, Thornton y Millard 1993). Gracias a la retranslocación la cantidad de nutrientes que se pierden por mortalidad es menor, es decir la necromasa en pie o el mantillo tienen concentraciones menores que los órganos vivos o senescentes, o sea es un mecanismo eficaz de conservación de nutrientes especialmente valioso bajo condiciones de estrés nutricional (Grime 1979).

La capacidad de retranslocar parte de los nutrientes absorbidos y reutilizarlos nuevamente en la misma o en la siguiente estación de crecimiento constituye sin duda una ventaja adaptativa para especies que crecen en suelos pobres en nutrientes (Berendse *et al.* 1992, Li *et al.* 1992). Pero la habilidad de asignación diferencial del nitrógeno movilizado como consecuencia del cambio de la disponibilidad de nitrógeno externo es muy ventajoso para plantas que crecen en situaciones de baja fertilidad (Santos *et al.* 2002).

En seis gramíneas perennes cultivadas en condiciones de baja y de: alta disponibilidad de nitrógeno, y utilizando ^{15}N para seguir el destino del nitrógeno absorbido, se encontró que cabo de 40 semanas hubo pérdidas significativas del nitrógeno absorbido, tanto a través de mortalidad aérea como de otras vías. Las pérdidas totales en las seis gramíneas oscilaron entre 35 y 50 % del nitrógeno marcado absorbido inicialmente, entre el 6 y el 36 % del total perdido fue por mortalidad, mientras que por otras vías las gramíneas perdieron entre el 8 y el 27 % del nitrógeno absorbido. (De Aldana *et al.* 1997). En este experimento de invernadero no hubo pérdidas por pluviolavado, y solo dos especies florecieron y dispersaron, perdiendo nutrientes en este proceso. Es decir la principal salida de nitrógeno fue desde las raíces vivas. Interesénte asimismo que en condiciones de mayor oferta de nitrógeno, las pérdidas por mortalidad fueron mayores.

Aparentemente hay dos tipos básicos de estrategias adaptativas (Grime 1979) altas tasas asimilatorias y grandes pérdidas de nutrientes (estrategias competitivas), bajas tasas y pocas pérdidas (estrategias tolerantes al estrés nutritivo). *P. maximum*, de acuerdo a los resultados de nuestro trabajo se comportaría como una especie tolerante al estrés. Las bajas perdidas presentadas por los tratamientos sin corte así lo reafirman, SC/SF pierde el 15.4 % del nitrógeno absorbido y SC/F pierde apenas el 9.9%.

Usando ^{15}N se ha demostrado que las gramíneas movilizan nitrógeno desde las raíces y de la corona hacia las hojas en crecimiento, en respuesta a la defoliación (Volenec *et al.* 1996, Skinner *et al.* 1999, Thornton *et al.* 2000, Schnyder *et al.* 2000). Asimismo se há encontrado que esta movilización hacia las hojas en crecimiento aumenta cuando la disponibilidad de nitrógeno en el suelo es baja (Ourry *et al.* 1990; Thornton *et al.* 1994). En *P. maximum* las raíces se comportaron como sumideros netos del nitrógeno retranslocado al disminuir la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, pero pueden comportarse tanto como fuentes o sumideros con nitrógeno disponible en el suelo (Santos *et al.* 2002). En los balances de flujos netos de nitrógeno (ver Figura 6.8) evidenciamos que las raíces suministran recursos a la FA en todos los tratamientos, y que el corte

intensifica el rol de la FS como fuente de nitrógeno y la fertilización como sumidero de nitrógeno.

Ourry *et al.* (1988, 1990) Y Millard *et al.* (1990) muestran que *Lolium perenne* removiliza nitrógeno desde las raíces y rizomas para soportar el nuevo crecimiento foliar después de la defoliación. Thornton y Millard (1993) para *Molinia caerulea* también responde a la defoliación movilizándolo desde el sistema radicular en tratamientos de sin fertilización y que movilizan nitrógeno de las raíces y de las bases de los tallos en plantas cortadas y fertilizadas, reportando un 40% del nitrógeno total de los nuevos tallos es translocado en los tratamientos sin fertilizante y un 94% en las plantas con fertilizante. En *P. maximum* observamos que el corte induce una gran movilización de nitrógeno desde las raíces y corona hacia la nueva biomasa aérea, con diferencias no significativas debido a la fertilización, esto se puede deber que en el tratamiento sin fertilización no se produce degeneración de los vástagos cortados, ni mayor mortalidad de rizomas, como sucede con *M. caerulea*.

8.2.4. Eficiencia de uso de nitrógeno.

Especies de sitios pobres en nitrógeno no tienen necesariamente una EUN alta pero tienen bajas tasas de pérdida de nutrientes (Grime 1979, Sibly y Grime 1986) y en ambientes ricos se seleccionan especies con altas tasas de producción de materia seca, es decir en ambientes pobres dominan especies con crecimiento lento (baja PN) y con bajas tasas de pérdida de nutrientes (alta TMP) y en suelos ricos especies de crecimiento rápido (alta PN) y con altas tasas de pérdida de nutrientes (baja TMP) (Aerts y de Caluwe 1994, De Aldana y Berendse 1997).

A pesar que la ecología de utilización de recursos por las plantas es un tópico muy relevante en ecología vegetal, ya que la significancia adaptativa de uso de los recursos por la planta es determinada por su eficiencia de uso, definida generalmente por la relación entre parámetros de producción de biomasa o ganancia fotosintética de carbono y parámetros de entradas de recursos

(absorción de nutrientes, agua o luz). Como el nitrógeno es uno de los principales factores limitantes de la PPN en ecosistemas terrestres (Vitousek y Howarth 1991, Bobbink *et al.* 1989), la EUN de diferentes especies vegetales ha sido muy estudiada y medida generalmente como la productividad por unidad de nitrógeno absorbido o perdido (Vitousek 1982). Infelizmente en la literatura existe mucha confusión debido a la utilización de índices muy diferentes de EUN (Berendse y Aerts 1987, Aerts y de Caluwe 1994) que hacen muy difícil la comparación de resultados, además de no considerar o evaluar la producción subterránea. Y el índice propuesto por Berendse y Aerts (1987) presenta la limitante que el resultado esta sujeto al tiempo de muestreo, limitando la comparación de valores de distintos trabajos.

De Aldana y Berendse (1997) para seis gramíneas templadas en condiciones de invernadero de un gradiente de fertilidad del suelo durante 40 semanas, evidencian los patrones indicados en el párrafo anterior. Gramíneas de suelos pobres sin fertilizante NP 27-70 g/g.40 semanas, MRT 3.2-4.1:40 semanas, EUN 115-222 g/g; en cambio para las gramíneas de suelos ricos sin fertilizantes NP 70-80 g/g.40 semanas, MRT 2.1-3.2 :40 semanas, EUN 180-230 g/g. Los valores disminuyen significativamente cuando se aumenta la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Por ejemplo, Suelo pobre EUN 60-80 9/9 Y suelo rico EUN 75-170 g/g). Rao *et al.* (1996) para cuatro especies del genero *Brachiaria* presenta valores de EUN para tratamientos con fertilizante de 120-200 g/g Y sin fertilizante de 80-150 g/g, deducimos que estos valores son para un año. Aerts y de Caluwe (1994) reportan valores de EUN en un año de crecimiento para tres especies herbáceas del genero *Carex* que oscilan entre 150-238 g/g para tratamientos de baja fertilidad y de 124-171 g/g con alta fertilidad, la especie de mayor EUN es la especie que presenta mayores tasas de crecimiento (alta PN) y tasas de turnover o recambio mas bajas (alta TPM) y en todas las especies la EUN decrece con el incremento de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Bilbao (1988) presenta valores de EUN para dos gramíneas en macollas establecidas en los Llanos centrales de Venezuela (*Andropogum gayanus* -africana- y *Paspalum plicatulum* -

nativa-) en una fase de crecimiento de 7 meses bajo diferentes tratamientos de fertilización, reporto una mayor EUN en la gramínea africana (introducida como forrajera) de 101-246 g/g que para la gramínea nativa de 58-171 g/g.

Nuestros resultados no contradicen los patrones o tendencias encontrados en la literatura para la EUN bajo tratamientos de fertilización y de corte, a pesar de reportar valores mas altos (de 583 a 881 g/g). Estos altos valores pueden deberse a que *P. maximum* (gramínea C₄ de explosivo crecimiento) tienda a no acumular gran proporción del nitrógeno que incorpora sino a invertirlos en crecimiento, basados en la premisa de Chapin III *et al.* (1982) que a medida que la disponibilidad de nutrientes aumenta, la proporción de estos nutrientes absorbidos por la planta podría disminuir. Por otra parte, podemos evidenciar que el corte acelera la tasa de turnover o recambio (menores TMP), lo que incrementa la disponibilidad de nitrógeno en el subsistema, aumentando la productividad de nitrógeno.

8.2.5. El comportamiento del sistema planta-suelo.

Los contenidos de nitrógeno en el suelo dependen de complejas interacciones entre las propiedades físico-químicas del suelo, de la MOS y factores biológicos (especie vegetal y su fase de crecimiento, tipo de sistema radicular y su desarrollo -profundidad de las raíces y exudación de carbohidratos solubles-, composición de la microbiota, entre otros) (Lee *et al.* 2003, Hale *et al.* 1971). Estos factores gobiernan el ciclaje interno del nitrógeno en el suelo, y por ende rigen las tasas de mineralización, inmovilización, estabilización (humificación) o pérdidas por lixiviación, denitrificación y volatilización.

Robertson *et al.* (1997) en un estudio con ¹⁵N durante dos años en una pastura (*P. maximum*) y en un cultivo de sorgo bajo un suelo arcilloso en Australia. Para el primer año, en el cultivo de sorgo el 60% del ¹⁵N aplicado es inmovilizado por los microorganismos después de 4 días, y luego rápidamente remineralizado, que la absorción y estabilización en la MOS y en las arcillas fue relativamente bajas

(14%) y en la pastura el 34% fue inmovilizado siendo remineralizado lentamente, el 62% fue estabilizado en la MOS y en las arcillas. Después de dos años el 60% del ^{15}N aplicado se encuentra en la pastura y apenas el 34% en el cultivo. Aunque evidencia una gran reducción del nitrógeno disponible en la pastura que atribuye a la reabsorción del nitrógeno en la MOS y en las arcillas, a su acumulación en la necromasa y la inmovilización en la biomasa microbiana.

8.2.5.1 Nitrógeno en suelo y tasas de absorción.

En condiciones naturales la disponibilidad de nitrógeno mineral en el suelo es muy baja y oscilante, apenas llega a representar menos del 0.001 % del nitrógeno orgánico total del suelo (Brussaard y Ferrera-Cerrato 1997, Jackson *et al.* 1989). Por otra parte, el nitrógeno proveniente de la fertilización es rápidamente transformado en distintas formas orgánicas (González-Prieto *et al.* 1997) aunque aumenta momentáneamente los contenidos de nitrógeno mineral (duplica los contenidos de nitrógeno mineral y a los 5 días queda el 30 % del fertilizante como nitrógeno mineral), nitrógeno que favorece la absorción y por ende el crecimiento vegetal.

Nuestra dinámica del nitrógeno mineral reportada coincide con los valores encontrados por Hétier *et al.* (1989) y Gallardo de Maldonado (1991) para el mismo tipo de suelo, y esta dentro de los rangos reportados para ecosistemas de sabanas o pasturas (Lascano y Spain 1991, Alves *et al.* 1993), representando porcentajes que oscilan entre 0.0008 a 0.009% del nitrógeno total del suelo. La fertilización aumentó significativamente los niveles de nitrógeno mineral hasta 45 días de su aplicación en los tratamientos sin corte y hasta 30 días en las plantas cortadas, siendo mayor el aprovechamiento del fertilizante en los tratamientos sin corte (44%) que en plantas cortadas (37%). Valores de utilización del fertilizante nitrogenado entre 21 y 79% son reportados para distintos cultivos, el porcentaje para pasturas está alrededor del 50% o menos (Prasad *et al.* 1971).

Esta mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo causada por la fertilización explica las mayores tasas de absorción de los tratamientos fertilizados, así como las menores pérdidas netas por parte de la fitomasa subterránea vía exudación más descomposición. No obstante, no deja de sorprender, la magnitud de la cantidad de nitrógeno absorbido por las plantas de los tratamientos sin fertilización, nitrógeno que proviene de la descomposición y mineralización de la fracción más lábil del nitrógeno orgánico de la MOS. Esta importante mineralización de nitrógeno orgánico puede deberse a varios factores: en primer lugar al efecto positivo que trae una mayor pérdida (producción) de exudados radicales (carbohidratos soluble-azúcares principalmente-, ácidos orgánicos y aminoácidos) debido al déficit nutricional externo, que originan un incremento de exudados por biomasa seca de raíz (Trolldenier y von Rheinbaben 1981 citado por Liljeroth *et al.* 1990). Exudados que incrementan la cantidad (biomasa), actividad (respiración) y composición (diversidad y estructura) de los microorganismos descomponedores de la MOS y fijadores de nitrógeno (Kolb y Martin 1988, Liljeroth *et al.* 1990, Turner y Newman 1984). No debemos confundir el cambio ocasionado por exudados con el generado por la utilización de fertilizante, ya que sabemos que la aplicación de fertilizante produce también un aumento en cantidad de microorganismos pero reduce significativamente los microorganismos fijadores de nitrógeno, y su número como actividad cesan bruscamente un vez agotado el recurso químico (Warembourg y Biles 1979, Turner *et al.* 1985). En segundo lugar, el déficit externo de nutrientes, limita el crecimiento vegetal, lo que conduce a una inversión mayor de asimilados en la obtención de nutrientes, expresadas a través de una mayor EUN, así como de reducción de las pérdidas de la fitomasa aérea.

8.2.5.2. Nitrógeno en la biomasa microbiana, inmovilización.

Warde (1992) recopila datos de 112 estudios en una serie de ecosistemas y agroecosistemas, donde el promedio de biomasa microbiana es de 94 mgN/kg o 750 mgC/kg, con una variación entre 16 y 212 mgN/kg. Los valores encontrados en Barinas están por debajo de la media (28.1 mgN/kg), cercanos al límite inferior reportado en esa revisión. Estos bajos valores de biomasa microbiana son

característicos de suelos ácidos con muy bajo contenido de MO, en climas estacionales o secos.

Powlson *et al.* (1987) señala que la biomasa microbiana responde a los cambios ocasionados en los contenidos de carbono y nitrógeno total del suelo debido a la incorporación de fertilizantes verdes (abonos orgánicos) como a la fertilización química, motorizando los procesos de mineralización e inmovilización.

La biomasa microbiana en este suelo de sabana produce una mineralización neta de 6.44 gN/m^2 , proveniente de la descomposición de la MOS, permitiendo así mantener las altas tasas de absorción de nitrógeno de las plantas testigo. El nitrógeno mineral disminuye (-2.0 gN/m^2) debido a su inmovilización en la biomasa microbiana, la que aumenta su contenido de nitrógeno en 2.2 g/m^2 . La inmovilización bruta de la biomasa microbiana fue de 14.8 g/m^2 , equivalente a una aplicación de fertilizante de 148 kgN/ha y una acumulación de 0.02% del nitrógeno total del suelo. Estos resultados reflejan la importancia de la microbiota en la dinámica del carbono y de los nutrientes y en el mantenimiento biológico de la fertilidad natural del suelo (Swift 1997).

8.3. Consecuencias del manejo.

¿Cómo se puede explicar el mayor crecimiento relativo de los individuos cortados y fertilizados? Para responder esta pregunta necesitamos de un enfoque holístico de la dinámica del crecimiento, para lo cual se requiere evaluar los procesos que ocurren no solamente en la planta sino en el suelo y sus interacciones. En la figura 8.1 se sintetiza la dinámica de crecimiento y acumulación de nitrógeno en las plantas cortadas. Sin embargo, me gustaría puntualizar algunos aspectos importantes de considerar antes de analizar el esquema.

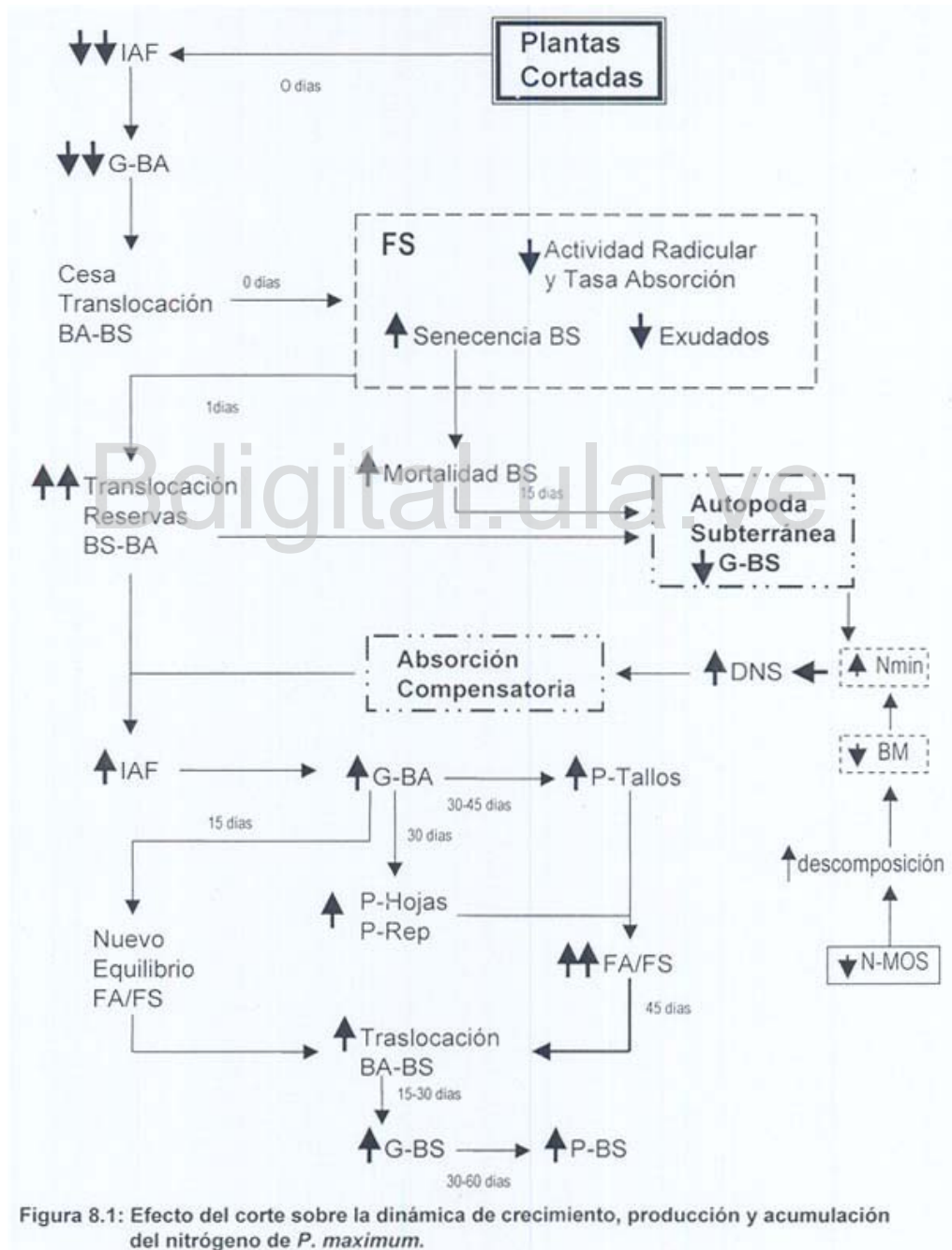
Chacón-Moreno y Sarmiento (1995) y Chacón *et al.* (1995) comprueban la hipótesis del crecimiento compensatorio para *P. maximum* propuesta por McNaughton (1979, 1983 a,b). Evidenciándose un aumento en las tasas

fotosintéticas para hojas de la misma edad de plantas cortadas y no cortadas de 0.55 a 0.38 molCO₂/m²día respectivamente, aumento de las tasas relativas de crecimiento de 67.2 a 27.9 mg/g*día; mayor asignación de asimilados en la producción de hojas de 54 a 29 mg/g*día. Por otra parte, Gallardo de Maldonado (1991) reporta para la sabana estacional en Barinas sobre el mismo tipo de suelo del trabajo anterior, que el corte incrementa en un 5% la descomposición de la necromasa subterránea y en un rango del 7 al 15% la respiración edáfica en los primeros 30 días. Bushby *et al* (1992) en una experiencia con plantas de *P. maximum* marcadas con ¹⁴C ponen en evidencia como la biomasa microbiana de los individuos cortados se encuentra mucho más enriquecida (519 vs 280 mg ¹⁴C/g de biomasa microbiana).

Nuestros resultados refuerzan las siguientes conclusiones sobre la dinámica espacio-temporal de la distribución de asimilados y la acumulación de nitrógeno originados por el corte:

1. La renovación del aparato fotosintético o lo que podríamos denominar un rejuvenecimiento de la BA (tallos y hojas). Las hojas son de menor PFE y tienen mayor concentración de nitrógeno, es decir menor grado de escleromorfismo. Alcanzan su madurez alrededor de los 30 días (coincide con el máximo de producción de hojas y el inicio de la floración), en tanto que la senescencia comienza 45 días después del corte. Hasta los 30 días el compartimiento aéreo es el de mayor importancia cuantitativa, porcentualmente superior a los tratamientos sin corte. A partir de este momento comienza un mayor transporte de asimilados destinados al proceso reproductivo y al engrosamiento de los tallos, lo que se refleja en un descenso de las tasas de crecimiento.
2. Los tallos son tiernos, de pequeño tamaño y activos fotosintéticamente hasta los 45 días, cuando comienza la lignificación y decrecen sus tasas de crecimiento absoluto, lo que aumenta la calidad del forraje (aumento de las proteínas crudas), como lo señala Gerdes *et al.* (2000 b).

3. El equilibrio entre la FA y la FS se alcanza rápidamente (15 días después del corte, $FA/FS = 1$), pero esto no indica que comience un nuevo crecimiento subterráneo sino que cesa la translocación de reservas de la BS a la BA, cuando la nueva biomasa foliar es capaz de captar el carbono necesario vía fotosíntesis.



4. El efecto de auto poda de la BS se evidencia con claridad, ya que en los primeros 15 días tanto la B.Riz como FRa disminuyen sus tasas de crecimiento y se obtienen valores negativos, asimismo decrecen sus contenidos de nitrógeno. Solo después de 30 días es que comienza un significativo crecimiento radical.
5. El corte induce mayor movilización del nitrógeno y carbohidratos solubles desde las estructuras de reserva y las raíces a la biomasa aérea, proceso que se acentúa en los primeros 15 días. Asimismo, una mayor producción de exudados radicales, que estimula la actividad de la biomasa microbiana e incrementa la disponibilidad de nitrógeno mineral.
6. Se incrementan las pérdidas de nitrógeno desde las rejuvenecidas estructuras aéreas, por el proceso de pluviolavado y volatilización del amonio debido al aumento de las concentraciones de este elemento en las laminas foliares y tallos tiernos.

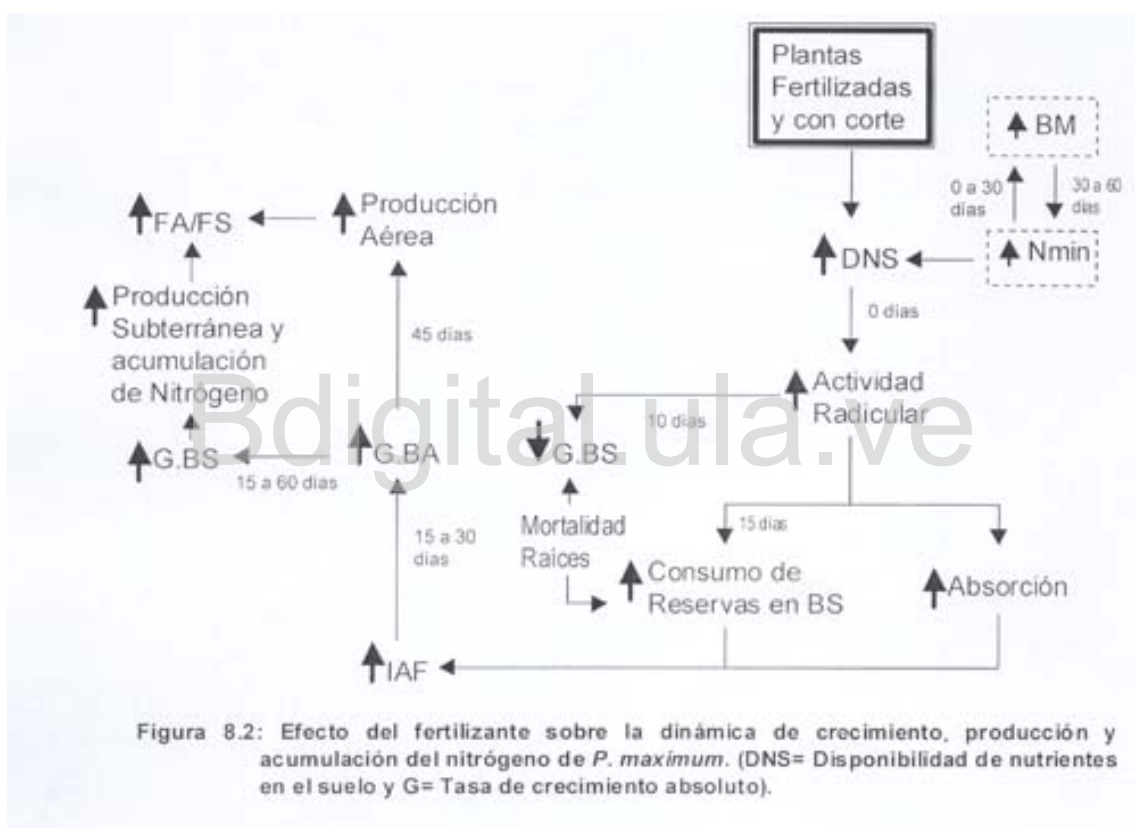
Algunos autores han señalado que el corte o pastoreo, al promover un mayor desarrollo del sistema asimilador que en las plantas no cortadas, conjuntamente con otros factores de distribución de asimilados, modifican la arquitectura de la planta, observándose que las plantas pastoreadas frecuentemente presentan un menor tamaño y mayor área foliar (Schippers y Olff 2000, Jameson 1963, Wallece *et al.* 1985, Ruess *et al.* 1983, Chacon-Moreno y Sarmiento 1995).

Basándonos en nuestra información y la de otros autores (Santos *et al.* 2002, Bushby *et al.* 1992, Bilbao y Medina 1990, Ourry *et al.* 1988, De Aldana *et al.* 1996, Liljeroth *et al.* 1990, Bowman 2003, Skinner *et al.* 1999, Toledo y Fisher 1989, Gastal y Saugier 1989, Chacón-Moreno y Sarmiento 1995, Rao *et al.* 1996), podemos resumir en los siguientes aspectos el efecto de la fertilización sobre *P. maximum* (Figura 8.2):

1. El fertilizante induce un aumento significativo del nitrógeno mineral, agudizando la competencia por este recurso entre la planta (absorción) y

los microorganismos del suelo (inmovilización). Esto conduce a un aumento inmediato de las concentraciones y a la acumulación de nitrógeno, principalmente en las estructuras aéreas. A partir de los 45 días, parte del nitrógeno es translocado al sistema radical para ser utilizado en un nuevo ciclo de crecimiento.

2. Un aumento en las pérdidas aéreas de nitrógeno y una disminución de la producción de exudados.



Los aspectos discutidos sobre el efecto favorable de la fertilización sobre la dinámica del crecimiento, la producción y la acumulación de nitrógeno son válidos para las plantas cortadas y no cortadas, pero el corte induce ciertas diferencias que en combinación con la fertilización influyen sobre la distribución de la fitomasa total entre las distintas estructuras de la planta, y por ende en la dinámica temporal

de las tasas y relaciones con el compartimiento del nitrógeno mineral y la biomasa microbiana. Aspectos que puntualizaremos a continuación:

1. El fertilizante en plantas cortadas (como señalamos anteriormente) tiene un efecto positivo sobre la BA al aumentar su producción, y un efecto inicial inhibitor sobre la producción subterránea total, principalmente la de raíces, aunque estimula la producción de rizomas después de los 45 días debido a un mejor estatus nutritivo interno, una mayor cantidad de asimilados a ser traslocados y convertidos en sustancias de reserva (almidón). Una consecuencia inmediata de la mayor asignación de recursos externos e internos a la producción de hojas inducido por el fertilizante es el aumento del IAF, que se refleja en un mayor tamaño del aparato fotosintético, y por tanto en mayores tasas de crecimiento y de asimilación neta. También en mayores relaciones FA/FS, FH/FRa y menores valores BH/BSos. Sin embargo, llama la atención que la fertilización no aumente la relación BR/BV, lo que estaría apuntando a que es el corte el que induce un mayor esfuerzo reproductivo.
2. Desde el punto de vista del uso, incrementa la calidad del forraje producido. Middleton (1982) reporta que para gramíneas en macolla (*P. maximum* y *Setaria sphacelata*) en individuos cortados cada 3 semanas, el % de nitrógeno de la BA es de 2.20 versus 1.18 % para plantas no cortadas. Salinas y Rehman (1989) señalan para *P. maximum* bajo un régimen de corte bimensual, en Colombia, contenidos de nitrógeno en BA (hojas y tallos) valores entre 1.5 y 1.9 % para diferentes dosis de fertilización nitrogenada (0 a 400 Kg N/ha). Otro aspecto importante de considerar es la digestibilidad del material vegetal producido, Lascano y Euclides (1996) reportan para *P. maximum* en individuos cortados cada 3 y 12 semanas un apreciable descenso de la digestibilidad "in vitro" de la BA de 72 a 40% y de digestibilidad "in vivo" con búfalos fistulados, de 70 a 59%. Hecho que atribuyen a un aumento del proceso de lignificación de las estructuras aéreas debido al incremento significativo del contenido de elementos

estructurales de las paredes celulares (calcio, principalmente) y del aluminio (36% en el tejido foliar). Además el aluminio tiene un efecto inhibitor sobre el sistema radical de *P.maximum*, que lo acumula en las células meristemáticas (Salinas y Rehman 1989).

3. El efecto de autopoda evidenciado con los resultados de este trabajo es producido por el corte, mientras que el fertilizante tiene un efecto inhibitor sobre el crecimiento de la SS. Lo que hace pensar que en plantas cortadas y fertilizadas ambos efectos en forma inmediata (en el periodo de 0 a 15 días) deben producir una reducción relativamente mayor de las tasas de absorción y promover una mayor tasa de translocación interna de reservas. Para luego presentar una mayor absorción compensatoria y un mayor crecimiento de raíces y rizomas.

Como una consecuencia del corte, acentuada por la fertilización, se produce un **efecto de des-subterranización del nitrógeno**, incrementándose la relación aérea/subterránea (A/S) del nitrógeno de 4.3 en SC/F a 9.2 en C/SF, debido a que el 70% del nitrógeno absorbido va a la biomasa aérea. Por otra parte, la mayor competencia por el nitrógeno disponible entre la gramínea y los microorganismos del suelo, la acumulación de necromasa subterránea y aérea de mayor relación C/N, reduce el nitrógeno disponible para la retranslocación dentro de la planta, al tiempo que conduce a la producción de una MOS mas estable, recalcitrante y protegida por las arcillas (Robertson *et al.* 1995, Robbins *et al.* 1989). Además aumentan las pérdidas de nitrógeno desde las estructuras aéreas y subterráneas, por vía gaseosa o por lixiviación. Conjuntamente con las pérdidas por cosechas consecutivas o por pastoreo, hacen que el sistema pastura tarde o temprano entre en un "colapso" del nitrógeno, que conduce gradualmente a la degradación de la pastura como sistema productivo sostenible en el tiempo.

Capítulo IX. Conclusiones generales.

A nivel metodológico en este trabajo se hacen dos aportes significativos para el estudio y estimación de la fitomasa subterránea, como fueron la construcción de "materos abiertos" en campo y el método de estimación de la fitomasa por la distribución horizontal y vertical de raíces. Los **"materos abiertos o virtuales"** permitieron medir la fitomasa subterránea realmente producida en el periodo de estudio, así como una mejor manipulación de la misma. El método de extrapolación de la fitomasa subterránea considerando la distribución horizontal y vertical de raíces nos da un mejor estimado frente a la sobreestimación que conduce la extrapolación directa o a la gran subestimación que da al considerar solamente la fitomasa medida por la unidad muestral. A nivel metodológico-conceptual la adaptación y aplicación de los fundamentos del modelo para el análisis del crecimiento planteado por Hunt (1982) para estimar la absorción y acumulación neta del nitrógeno, así como la traslocación neta subterránea-aérea y viceversa, además de las pérdidas netas aéreas por pluviolavado más descomposición.

El corte disminuyó la biomasa y producción aérea como subterránea de los individuos de *P. maximum* en relación con los individuos no cortados, y la aplicación de fertilizante (NPK) en una dosis moderada aumentó la biomasa y producción total independientemente del corte, ya que se elimina en gran medida el estrés nutricional que imponen los suelos oligotróficos de las SET de los llanos occidentales del país para el crecimiento y la producción vegetal.

La distribución de nuevos asimilados en las plantas control es principalmente hacia tejidos de sostén (tallos) y estructuras reproductivas, por ende un aumento de la FA hasta llegar a representar el 84% de FT y de la relación FA/FS hasta Valores de 5 (valores máximos). Esto sugiere que la estrategia de *P. maximum* es invertir la mayor cantidad de sus recursos en la producción de FA hacia las estructuras de muy bajo grado de palatabilidad, que disminuye la presión de la

herbivoría, le da mayor altura a las plantas que favorece una mejor dispersión de sus semillas por el viento y evita el sobriamiento de su aparato fotosintético. Por otra parte, el fertilizante no cambia la tendencia general de la repartición de nuevos asimilados sino que la acentúa, es decir a mayor disponibilidad de recursos mayor será la cantidad de asimilados destinados a la biomasa de tallos y menos a la BS.

Mientras que el corte afecta significativamente el patrón espacial y temporal de distribución de nuevos asimilados e induce a una mayor subterranización de la biomasa. La fertilización ejerce el efecto de acelerar la normalización de la distribución de los asimilados en las plantas cortadas respetando el patrón espacial de distribución de asimilados impuestos por el corte. Al cabo de 30 días después del corte entorno del 40% de la FT es tejido asimilatorio (láminas foliares y tallos tiernos), lo que se traduce en un cambio de la arquitectura de las plantas debido a la defoliación. Este cambio de la distribución espacial de la fitomasa implica desde el punto de vista de manejo una mayor cantidad y mejor calidad de forraje.

No obstante, podemos señalar que en las plantas con corte o pastoreo simulado puede ocurrir una compensación en el crecimiento de la planta y un incremento en su fitness, gracias a un conjunto de procesos externos e internos del crecimiento compensatorio. Entre los principales procesos tenemos: el aumento en la intensidad de luz, incremento en la tasa fotosintética, mejor suministro de agua y nutrientes, activación de meristemas, aumento en la tasa de elongación y división celular y modificación de los patrones de distribución de asimilados.

Se verifica el modelo de crecimiento para la BA de gramíneas en macolla planteado por Chacón-Moreno (1992) como respuesta al corte, que consta de tres fases: recuperación (0 a 9 días después del corte), compensación (10 a 30 días) y normalización (a partir de 30 días). Nuestros resultados brindan una visión mas completa de los procesos y mecanismos desencadenados en la planta por el

efecto del corte al evaluar la dinámica de crecimiento de la BS y señalamos su desfase temporal.

Verificamos que la fase de recuperación caracterizada por un aumento en las tasas de asimilación de CO_2 hasta alcanzar un máximo alrededor de los 9 días, se logra gracias a un fuerte proceso de translocación de asimilados de la FS a la nueva BA, así como por una reducción de la actividad radicular y un aumento en el proceso de senescencia-mortalidad de las raíces y rizomas, es decir se comprueba la hipótesis de **"autopoda"** del sistema subterráneo. Esta fase para la BS dura hasta 15 días después del corte, ya que es donde comienza el nuevo crecimiento de las raíces como de los rizomas. Es interesante resaltar que con mayor limitación en la disponibilidad de nutrientes en el suelo induce que se adelante el inicio del nuevo crecimiento radicular (10 días después del corte) a expensas también de los asimilados almacenados en los rizomas, lo que implica una merma de recursos para el crecimiento y menor producción de BA, así como para la expansión y restablecimiento de la biomasa foliar.

A los 15 días después del corte la relación FA/FS es igual a 1 y comienza la fase de compensación con un aumento notable del área foliar debido a un aumento de la disponibilidad de nutrientes en el suelo por una mayor tasa de descomposición de la necromasa y de la materia orgánica del suelo (MOS) que conduce a evidenciar lo que hemos denominado **"absorción compensatoria"**. Esta fase dura hasta alrededor de los 45 días después del corte donde se alcanzan los mayores valores de las tasas de asimilación neta de la FS y las tasas de crecimiento de la FT comienzan a disminuir.

La tercera fase de normalización que se caracteriza por una disminución significativa de la tasa de crecimiento de la SA, normalización de la tasa de asimilación de CO_2 a valores de planta no cortadas y la fase de mayor esfuerzo reproductivo. Esta última fase al nivel de FS no se pudo diferenciar, ya que la disminución de TTN y G para raíces es muy pequeña. Y dependiendo de un mejor

estado nutricional interno que posteriormente se refleja en una mayor tasa de translocación hacia la BS, la biomasa de rizomas aumenta. Sugiriendo que la fase de compensación de la FS se alarga hasta los 60 días del corte, y solo cuando cese el flujo de translocación de asimilados las tasas de crecimiento disminuirán significativamente.

El patrón de partición de biomasa de *P. maximum* (gramínea perenne en macolla, introducida) tiene una mayor similitud con el patrón de las especies nativas intermedias y tardías, como *Trachypogon vestitus*. Con una relación FA/FS de 4,2 disminuyendo cuando las plantas son sometidas a corte sin fertilización (3,3). Esta relación nos está diciendo que a corto o mediano plazo se va a producir una pérdida del vigor de las plantas y de la calidad del forraje por restricciones de carácter edáfico si el corte se hace más frecuente o se aumenta su intensidad, llevando la pastura a un estado de degradación eminente.

Los cambios que induce el corte en el patrón de distribución espacial se evalúan a través del cambio en el orden de importancia de los compartimientos en el tiempo, por el método de extrapolación de distribución horizontal de raíces:

0 días	Ra > Cor > Riz
30 días	Ra > Hojas > Cor > Tallos > Riz > Rep
60 días	Tallos > Rep $\geq$ Ra $\geq$ Hojas > Cor > Riz.

El orden de importancia relativa de los compartimientos de la planta es diferente dependiendo el método de estimación de la FS, ya que la extrapolación directa de raíces produce una alta sobreestimación y los datos de la unidad muestral una subestimación de la fitomasa radicular. En este hecho radica la importancia de obtener un buen estimador. Nosotros proponemos que el método de extrapolación de distribución horizontal nos da el mejor estimador de la fitomasa subterránea, y

por ende nos permite obtener mejores aproximaciones a las relaciones establecidas entre la FA y la FS.

Las tasas de crecimiento y de asimilación neta presentan diferentes patrones temporales en función de la herramienta de manejo (corte y/o fertilización) y del compartimiento de biomasa o fitomasa a considerar.

Las tasas de crecimiento absoluto son muy bajas en los primeros 15 días después del corte y solo 6 semanas después del corte se hacen iguales o superiores a las tasas reportadas para los tratamientos control. Este incremento se relaciona con mayor producción de láminas foliares y unos tallos muy poco lignificados, así como un mayor esfuerzo reproductivo.

La tasa de asimilación neta calculada en función del peso foliar específico es el estimador de la dinámica de asimilación para el análisis del crecimiento y la distribución del carbono, permitiendo analizar con mayor claridad los controles funcionales y ecológicos (consecuencia de las herramientas de manejo usadas) sobre la capacidad fotosintética. Además, nos permite separar las dos fuentes de carbono que existen para la formación de nuevo tejido foliar después del corte, señalando que el 45.4% de la TAN en los primeros 15 días es carbono proveniente de la translocación de la FS a la nueva BA.

La TTN es una buena estimación de la tasa de translocación de asimilados entre la parte aérea y subterránea, así como indica la dirección del flujo de asimilados. Encontramos que entre el 24,5 a 37,5% de los asimilados netos fotosintetizados son destinados al crecimiento de raíces y rizomas.

Los individuos de *P. maximum* responde con gran rapidez al disturbio a través de mecanismos que le permiten compensar la pérdida de BA ocasionada por el corte. Los principales mecanismos a resaltar son:

1. Aumento de la tasa de crecimiento absoluto y de la producción relativa de hojas, lo que se refleja en que una mayor cantidad de los nuevos asimilados sean asignados a la producción de tejido asimilatorio e incrementar el área foliar.
2. La autopoda de la BS (raíces y rizomas) que implica el traslado efectivo de sustancias de reserva desde los órganos subterráneos hacia el tejido aéreo remanente. Que disminuye el costo metabólico del sistema radicular, las pérdidas por exudados radicales y el traslado de sustancias de reservas de los rizomas.
3. Posible absorción compensatoria del sistema radicular. Modificaciones al nivel de la membrana de las paredes celulares de las raíces que permiten una mayor absorción de agua y nutrientes por unidad de superficie radicular. Además, de una mayor disponibilidad de nutrientes por la descomposición de la nueva necromasa, mortalidad de los microorganismos y fertilizante.

Los resultados obtenidos en este trabajo, complementan los obtenidos por el equipo ecosistémico de sabana del ICAE (Guillermo Sarmiento, Eulogio Chacón-Moreno y Dimas Acevedo) permitiendo tener una visión más completa de los procesos que permiten a una gramínea perenne en macolla responder al corte y la fertilización. Sin embargo la temática no tiene fin... y la discusión permanece abierta.

9.1. Problemas encontrados, perspectivas y preguntas.

En este trabajo hemos intentado responder a algunas preguntas importantes sobre el comportamiento de las gramíneas forrajeras tropicales frente a la defoliación en condiciones de alta y baja oferta de nutrientes (N-P-K). Con este objetivo seleccionamos una especie, *Panicum maximum*, de amplia distribución y utilización en suelos tropicales pobres, escogiendo la variedad que crece espontáneamente en barbechos y cultivos abandonados en los Llanos Occidentales. La primera pregunta que nos hicimos fue como *P. maximum*, una

vez establecido, responde a un disturbio tan drástico como el corte a poca altura sobre el suelo. La pregunta se refiere específicamente a cuáles son sus respuestas inmediatas, en los pocos días subsiguientes al corte, hasta prácticamente desaparecer sus efectos visibles. Específicamente lo que deseábamos conocer era como estas plantas modificaban su comportamiento en cuanto a la asimilación y distribución de asimilados, qué pasaba con sus tasas de crecimiento, con los procesos de retranslocación entre órganos aéreos y subterráneos, así como con la absorción, utilización y eficiencia en el uso del nitrógeno. En base al conocimiento de estas reacciones de la planta a la defoliación queríamos asimismo evaluar la importancia de las modificaciones inducidas por el corte en el valor forrajero de la gramínea. Nos preguntamos también cómo se combinaban los efectos simultáneos del corte y la fertilización, es decir si las respuestas variaban en función de la oferta de nutrientes disponible en el suelo.

Los resultados obtenidos y las conclusiones que hemos discutido en los capítulos precedentes han dado una respuesta a los interrogantes planteados inicialmente, ya que hemos podido establecer de una manera general como difieren los patrones de comportamiento de las macollas de esta gramínea en los cuatro tratamientos experimentales a los que las hemos sometido, y hemos podido sacar conclusiones de índole práctica sobre la utilidad de las dos herramientas de manejo utilizadas: corte y fertilización.

No podemos sin embargo finalizar esta exposición sin comentar sucintamente algunas de las dificultades encontradas en nuestro trabajo, así como sin adelantar cuales podrían ser, a nuestro criterio, los rumbos deseables en futuras investigaciones sobre esta problemática, en base a lo que no hemos podido resolver en este experimento.

Este tipo de investigación ecológica sobre el comportamiento funcional de una especie en condiciones de campo peca de todas las limitaciones metodológicas Impuestas por las condiciones no controladas del experimento. No es en efecto

un trabajo fisiológico riguroso, ni siquiera ecofisiológico (es decir la fisiología en las peores condiciones posibles), ya que no hemos medido directamente los diferentes procesos implicados en la recuperación de la planta: asimilación de carbono, intercambios gaseosos, transpiración, absorción de nutrientes, etc. sino inferido comportamientos funcionales en base a respuestas a nivel de toda la planta o de sus compartimientos mas importantes. Sabemos las limitaciones que tienen los datos de campo, derivadas del conjunto de variables no controladas ni controlables y por ende de la imposibilidad de repetir exactamente la misma experiencia. Sin embargo, creemos que los posibles errores pueden disminuirse notablemente mejorando los muestreos, particularmente el número de muestras y la frecuencia de muestreo, así como uniformizando al máximo las variaciones hídricas y edáficas. Sin duda el panorama obtenido hubiera sido mas completo y confiable si hubieramos acortado algunos intervalos de muestreo y prolongado el experimento por algunas semanas más.

Por otra parte la influencia de las condiciones hídricas sobre la producción vegetal ha sido repetidamente demostrada, de manera que una prolongación necesaria para complementar este tipo de análisis será sin duda introducir el factor agua en el suelo, analizando la respuesta de la planta frente a diferentes déficit hídricos, o quizás otra forma de abordar el mismo problema, frente a diferentes condiciones físicas del suelo. Es obvio que estas respuestas no solamente son específicas sino que se expresan a nivel varietal. En este sentido es pertinente analizar cuáles son las especies, o dentro de ellas, las variedades, donde este tipo de estudio puede resultar no solamente de mayor interés teórico sino también de aplicabilidad más directa al proceso productivo.

Para analizar y completar los balances del carbono y del nitrógeno deben cuidarse muy especialmente algunos pasos cruciales que no hemos podido cuantificar, o siquiera analizar en este trabajo. Es evidente que los procesos microbiológicos en el suelo regulan el ciclo de los nutrientes en todos los ecosistemas terrestres. Este

es siempre el eslabón clave en la red de interacciones ecosistémicas. Aunque en este trabajo nos planteamos examinar dos aspectos relevantes: el nitrógeno mineral disponible en el suelo y la inmovilización del carbono y del nitrógeno en la biomasa microbiana, sólo hemos tenido un éxito muy parcial. Si se quiere obtener una visión dinámica y sistémica de la pastura, debe darse mucho mayor énfasis a los procesos que ocurren dentro del suelo. En este trabajo estaba incluido el seguimiento de la biomasa microbiana en todos los tratamientos, pero dificultades de laboratorio impidieron que tuviésemos resultados coherentes, por lo que decidimos presentar únicamente los referentes al tratamiento testigo.

En cuanto a la dinámica de la biomasa radical, esperamos haber enfrentado este difícil tema con un éxito aceptable. Nuestros ensayos de medición de raíces y de extrapolación espacial de los resultados obtenidos, sugieren que la importancia de este compartimiento en la dinámica de la planta y especialmente en su recuperación frente a la defoliación es realmente esencial. Todo lo que pueda hacerse para optimizar la metodología redundará en mejores resultados.

Finalmente un comentario sobre el posible comportamiento de la planta en diferentes momentos de su ciclo vital. Las gramíneas perennes tienen en general un lapso de vida relativamente largo, muchos años, y es muy probable que sus respuestas difieran significativamente en plantas jóvenes y en aquellas sometidas a sucesivos tratamientos. Quizás esta sea una de las causas subyacentes en el generalizado problema de degradación de las pasturas tropicales. Aunque nos hubiera gustado tocar este aspecto, repitiendo nuestra experiencia con plantas acostumbradas al corte, o al pastoreo, la logística que requería tal ensayo rebasaba las posibilidades de esta tesis. Quedará sin embargo como una materia pendiente.

10. Bibliografía

- Acevedo, D. 1988. Economía hídrica de dos agroecosistemas tropicales: una pastura permanente y un cultivo de maíz. Tesis de licenciatura. CIELA T. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida.
- Acevedo, D. 1994. Metodológicas para la determinación del nitrógeno en materiales ecológicos. ICAE. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 26 p.
- Acevedo, D. y Sarmiento, G. 1990. Intercepción de la lluvia, escorrentía superficial y drenaje profundo en una pastura tropical y un cultivo de maíz en Barinas, Venezuela. *Ecotrópicos*, 3(1): 12-32.
- Adamoli, J, Macedo, J, Azevedo, L. G. Y Madeira Netto, J 1986. Caracterização da região dos cerrados. En: Goedert, W.J (Ed). Solos dos cerrados, tecnologias e estratégias de manejo, 33-74. Embrapa, CPAC, Brasília. Brasil.
- Aerts, R 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84: 391-397.
- Aerts, R y de Caluwe, H. 1994. Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology* 75(8): 2362-2371.
- Alves, B.J, Urquiaga, S., Cadisch, G., Souto, C.M. y Boddey, R.M. 1993. In situ estimation of soil nitrogen mineralization. En: Mulongoy, K. Y Merckx, R (Eds). *Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, 173-180. IITA/K.U. Leuven. A Wiley-Sayce Co-Publication.
- Alvim, P. T. Y Araujo, W. 1952. El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el Centro Oeste del Brasil. *Turrialba*, 2: 153-160.
- Anderson, J.P.E. y Domsch, K.H. 1980. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Science*, 130: 211-216.
- Anderson, T.H. Y Domsch, K.H. 1985. Maintenance carbon requirements of actively-metabolizing microbial populations under in situ conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 17: 197-203.
- Anten, N.P.R, Werger, M.J.A. y Medina, E. 1998. Nitrogen distribution and leaf area indices in relation to photosynthetic nitrogen use efficiency in savanna grasses. *Plant Ecology*, 138: 63-75.
- Arriaga, M. 1983. Efecto de cinco edades de corte y cinco niveles de nitrógeno, fósforo y potasio sobre el rendimiento y algunos índices de la calidad del pasto Estrella Africana (*Cynodon dactylon*, Pilger). Tesis Especial de Grado. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 45 p.
- Ataroff, M. 1983. Análisis de la ocupación del espacio por gramíneas de una sabana estacional. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. ULA. Mérida. Venezuela. 142 p.
- Barbosa, R.A, Júnior D do N., Euclides, V.P.B., Regazzi, A y Fonseca, D. M. da. 2002. Características morfológicas e acúmulo de forragem do capim-Tanzania (*Panicum maximum* cv. Tanzania) en dois resíduos forrageiros pos-pastejo. *Rev. Brasil. Zootec.* 31: 583-593.
- Baruch, Z., Ludlow, M.M. y Davis. R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67: 388-393.
- Baruch, Z. y Fisher, M. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el establecimiento de una pastura.

- En: Lascano, C. y Spain, J (Eds). Establecimiento y renovación de pasturas: Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación, 103-142. Sexta reunión del Comité Asesor de la RIEPT, Veracruz, México, noviembre de 1988. Cali, Colombia.
- Bausenwein, U., Millard, P. Thornton, B. y Raven, J.A. 2001. Seasonal nitrogen storage and remobilization in the forb *Rumex acetosa*. *Functional Ecology* 15: 370-377.
- Bélanger, G., Gaastal, F y Lemaire, G. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Sci*, 32: 1371-1376.
- Belkys, A. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *A. Nat.*, 127: 870-892.
- Berendse, F., Elberse, W. Th. y Geerts, R.H. 1992. Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73(1): 46-53.
- Bertola, R y Boddey, R 1997. Nitrogen transfer from legumes to grasses. En: Gomide, J (Ed). Simposio internacional sobre produção animal em pastejo, 267-280. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. Minas Gerais. Brasil.
- Bilbao, B. 1988. Eficiencia de uso de Nitrógeno por una especie nativa: *Paspalum plicatulum* y una africana: *Andropogon gayanus*. Trabajo especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Bilbao, B. y Medina, E. 1990. Nitrogen use efficiency for growth in a cultivated African grass (*Andropogon gayanus* Kunth.) and a native Southamerican grass (*Paspalum plicatulum* Michx.) *Journal of Biogeography*, 17: 421-425.
- Bloom, A. J, Chapin III, F. Y Mooney, H.A 1985. Resource limitation in plant - an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363-392.
- Bobbink, R, den Dubbelden, K. Y Willems, J.H. 1989. Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland. *Oikos* 55: 216-224.
- Bogdan, A.V. 1977. Tropical pasture and fodder plants. Longman, London, UK. 475 p.
- Bourliere, F. (Ed). 1983. Ecosystems of the World. 13. Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam.
- Bowman, D.C. 2003. Daily vs. Periodic nitrogen addition affects growth and tissue nitrogen in perennial ryegrass turf. *Crop Sci.* 43: 631-638.
- Bowman, W.D. 1991. Effects of nitrogen on photosynthesis and growth in *C₄* panicum species. *Plant Cell and Environ.* 14: 295-301.
- Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J, Jowett, D. y Snaydon, R.W. 1964. Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. IV. Nitrogen level. *J. Ecol.* 52: 665-676.
- Brown, S y Lugo, A.E: 1994. Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining development. *Restoration Ecology*, 2: 97-111.
- Brown, D. y Scott, H. 1984. Dependence of crop growth and yield on root development and activity. En: Barber, S y Bouldin, D. (Eds). Roots, nutrient and water influx, and plant growth, 101-136. ASA Special publication number 49.
- Brussaard, L. y Ferrera-Cerrato, R 1997. (Eds). Soil ecology sustainable agricultural systems. CRC Press LLC. USA.
- Burgess, J.C. 1993. Timber production, timber trade and tropical deforestation. *Ambio.* 22: 136-146.
- Bushby, H., Vallis, I. y MYfrs, R 1992. Dynamics of C in a pasture grass (*Panicum maximum* Varo Trichoglume) soil system. *Soil Biol. Biochem.* 24(4): 381-387.

- Canales, M. y Silva, J. 1987. Effect of fire on growth and demography of shoots of *Sporobolus cubensis*. Acta Oecologica, Oecologica Generalis, 8(3): 391-402.
- Cantarutti, R.B. y Boddey, R.M. 1997. Transferencia de nitrogenio das leguminosas para as gramíneas. En: Gomide, J. A. (Ed). Anais do Simpósio Internacional sobre produção animal em pastejo. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. Brasil.
- Catalan, A. 1993. El proceso de desforestación en Venezuela entre 1975-1988. Ambiente 16 (suplemento).
- Cerri, C. 1986. Dinámica da materia orgánica do solo no agrossistema cana-de-acucar. Tesis de Libre Docente. USP. Piracicaba. 197 p.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1983. Resultados 1979-1982. Segunda Reunión de la RIEPT celebrada en el CIA T, Cali, Colombia, 27-29 septiembre, 1982.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1992. Pasturas for the Tropical Lowlands: CIAT's Contribution. Cali, Colombia. 238 p.
- Cochrane, T.T., Azevedo, L.G. de, Thomas, D., Netto, J.M., Adamoli, J. y Vedersio, J.J. 1985. Land use and productive potential of American savannas. En: Tothill, J.C y Mott, J.J. (Eds). Ecology and management of the world' s savannas. Australian Academy of Science, Canberra, Australia: 114.
- Coleman, D. 1976. A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystems. En: Anderson, J. y Macfodyen, A. (Eds). The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. 417 - 434. Black-well Scientific Publications, Oxford.
- Coombs, J., Hall, D., Long, S. y Scurlock, J. (Eds). 1987. Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd Edition. Pergamon Press. England.
- Coughenour, M. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, adaptations, and interacting processes. Annu. Missouri Bot. Gard , 77.: 852-863.
- Coutinho, L. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. En: B. J. Huntley and B. H. Walker (Eds). Ecology of tropical savannas, 273-291. SpringerVerlag, Berlin.
- Coutinho, L. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. En: Goldammer, J. G. (Ed). Fire in the Troical Biota, 82105. Springer-Verlag, Berlin.
- Crawley, M. 1983. Herbivory: The Dynamics of animal-plant interactions. Blackvell, London.
- Curll, M. y Wilkins, R 1985. The effects of cutting for conservation on a grazed perennial rye grass-white clover pasture. Grass and Forage Science 40: 19-30.
- Chacón-Moreno, E. 1989. Estudio de la producción primaria de una gramínea tropical bajo diferentes frecuencias de corte y su interpretación en base a la dinámica de las superficies asimilatorias. Tesis de Licenciatura. Facultad Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida. Venezuela.
- Chacón-Moreno, E. 1992. Crecimiento compensatorio de *Panicum maximum*. Tesis de Maestria. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales. Postgrado de Ecología Tropical. 199 p.
- Chacón-Moreno, E. y Sarmiento, G. 1995. Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea forrajera tropical, *Panicum maximum*, sometida a diferentes frecuencia de corte. Turrialba, 45(1-2): 8-18.

- Chacón-Moreno, E., Rada, F. y Sarmiento, G. 1995. Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimización en el manejo de *Panicum maximum* (tipo común) sometido a diferentes frecuencias de corte. *Turrialba*, 45(1-2): 19-26.
- Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11 :233-260.
- Chapin III, F.S. 1988. Ecological aspects of plant nutrition. *Adv. Min. Nutr.* 3: 161-191.
- Chapin III, F.S., Follet, J.M. y O'Connor, K.F. 1982. Growth, phosphate absorption, and phosphorus chemical fractions in two *Chionochloa* species. *J. Ecol.* 70: 305-321.
- Checa, J. 1978. Guinea, *Panicum maximum*. Temas de Orientación Agropecuaria. Nro. 134. Colombia.
- De Aldana, B.R.V. y Berendse, F. 1997. Nitrogen use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 11: 619-626.
- De Aldana, B.R.V., Geerts, R.H. y Berendse, F. 1996. Nitrogen losses from perennial grass species. *Oecologia* 106: 137-143.
- Detling, J., Dyer, M. y Winn, D. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 41: 127-134.
- Ellingson, L.J., Kaufman, J.B., Cummings, D.L., Sanford, R.L. (jr) y Jaramillo, V.J. 2000. Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning, and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 137: 41-51.
- Evans, E. (1972). The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications. Oxford. London. Edinburgh. Melbourne. 734 p.
- Fenster, W. y León, L. 1979. Manejo de la fertilización con fósforo para el establecimiento y mantenimiento de pastos mejorados en suelos ácidos e infértiles de América tropical. En: Tergas, L y Sánchez, P. (Eds). Producción de pastos en suelos ácidos de los trópicos, 119-133. CIAT, Cali, Colombia.
- Ferri, G. M. 1977. Ecología dos Cerrados. En: Ferri G. M. (Ed). IV simposio sobre o Cerrado. Bases para utilizayao agropecuária. 15-36 Universidade de Sao Paulo. Sao Paulo. Brasil.
- Field, C. y Mooney, H. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En
- Giunish, I. (Ed.) On the economy of plant form and function. 25-55. Cambridge University Press. Cambridge.
- Fearnside, P. 1993. Deforestation in Brazilian Amazonia: the effect of population and land tenure. *Ambio*, 22(8): 537-545.
- Fisher, M y Kerridge, P. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En Miles, J., Maass, B. y do Valle, C (Eds). *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*. 43-52. CIAT, Cali, Colombia
- Frost, P. Menaut, J.C., Walker, B., Medina, E., Solbrig, O. I. y Swift, M. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance: a proposal for a collaborative programme of research. *Biology International, Special Issue* 10.
- Gallardo de Maldonado, H. 1991. Influencia de algunas prácticas de manejo sobre la fertilidad de las sabanas. Tesis Doctoral. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 348 p.
- Gastal, F. y Saugier, B. 1989. Relationships between nitrogen uptake and carbon assimilation in whole plants of tall fescue. *Plant, Cell and Environment*, 12: 407-418.
- Georgiadis, N. y McNaughton, S. 1990. Elemental and fibre contents of

- savanna grasses: Variation with grazing, soil type, season and species. *Journal of Applied Ecology*, 27: 623-634.
- Gerdes, L., Werner, J.C., Colozza, M.T., Carvalho, D.D. y Schammas, E.A. 2000a. Avaliação de características agronomicas e morfológicas das gramíneas forrageiras Marandú, Setaria e Tanzania aos 35 dias de crescimento nas estações do ano. *Rev. Brasil. Zootec.* 29: 947-954.
- Gerdes, L., Werner, J.C., Colozza, M.T., Possenti, R.A., Schammas, E.A. 2000b. Avaliação de características de valor nutritivo das gramíneas forrageiras Marandú, Setaria e Tanzania nas estações do ano. *Rev. Brasil. Zootec.* 29: 955-963.
- Gifford, R. y Marshall, C. 1973. photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. Following differential tiller defoliation. *Aust. J. of Biol. Sci.*, 26(3): 517-526.
- Goedert, W. J. (Ed). 1986. Solos dos cerrados. tecnologia e estratégias de manejo. Embrapa, C.P.A.C., Brasília. Brasil.
- Goedert, W. 1990. Estrategias de manejo de las sabanas. En: Sarmiento, G. (Ed). *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*, 191-218. CIELAT. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Goldstein, G. y Sarmiento, G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: Walker B.M (Ed). *Determinants of tropical savannas*, 13-38. IRL Press, Oxford.
- González-Prieto, S.J., Jocteur-Monrozier, L., Hétier, J.M. y Carballas, I. 1997. Changes in the soil organic N fractions of a tropical Alfisol fertilized with ¹⁵N-urea and cropped to maize or pasture. *Plant and Soil* 195: 151-160.
- Gomide, J. 1997. Morphogenesis and growth analysis of tropical grasses. En: Gomide, J. (Ed). *Simposio internacional sobre produção animal em pastejo*, 98-115. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. Minas Gerais. Brasil.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley.
- Grof, B. y Thomas, D. 1989. Agronomía de *Andropogon gayanus*. En: Toledo, J, M., Vera, R, Lascano, D. y Lenné, J. (Eds). *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico. 167-190. CIAT, Cali, Colombia.
- Guevara, S. 1993. Proyecto conformación de la red temática de conservación de las selvas húmedas en Latinoamérica. Programa de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). Subprograma Biodiversidad. La Habana. Cuba.
- Guitián F. y Carballas, T. 1976. Técnicas de análisis de suelo. Editorial Pico Sacro. Santiago de Compostela. España. 288 p.
- Guzmán, S. y Vera, R. 1991. Establecimiento de pasturas en los llanos orientales de Colombia. En: Lascano, C. y Spain, J. (Eds). *Establecimiento y renovación de pasturas: conceptos, experiencias y enfoque de la investigación*, 385-398. Sexta reunión del Comité Asesor de la RIEPT, Veracruz, México, noviembre de 1988. Cali, Colombia.
- Hale, M.G., Foy, C.L. y Shay, F.J. 1971. Factors affecting root exudation. *Advances in Agronomy* 23: 89-109.

- Harvard-Duclos, B. 1969. Las plantas forrajeras tropicales. Editorial Blume. Barcelona, España.
- Heitschmidt, R. y Walker, J. 1997. Grazing management: Technology for sustaining rangeland ecosystems? En Gomide, J. Simposio internacional sobre produção animal em pastejo, 303-332. UFV. Viçosa. Minas Gerais. Brasil.
- Hétier, J.M.; Sarmiento, G.; Aldana, T.; Zuvia, M.; Acevedo, D. y Thiery, J.M. 1989. "The fate of nitrogen under maize and pasture cultivated on an alfisol in the western llanos savannas, Venezuela". Plant and Soil 114: 295-302.
- Holm, L.G., Pancho, J.V., Herberger, J.P., and Plucknett, D.L. 1979. A geographical atlas of world weeds. John Wiley & Sons, New York.
- Hunt, R. 1975. Further observations on root-shoot equilibrium in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Annals of Botany, 39: 745-55.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Thomson Litho Ud, East Kilbride, Scotland. 227 p.
- Hunt, R. y Nicholls, A. O. 1986. Stress and the course control of root-shoot partitioning in herbaceous plants. Oikos, 47: 149-58.
- Huntley, B. J. y Walker, B. H. (Eds). 1982. Ecology of tropical savannas. Springer Berlín.
- Jackson, L.E., Schimel, J.P. y Firestone, M.K. 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. Soil Biol. Biochem. 21: 409-415.
- Jameson, D. 1963. Responses of individual plants to harvesting. Botanical Review, 29(4): 523-594.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forest, the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E.O. (Ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, 130-137p.
- Jenkinson, D. S. y Ladd, J.N. 1981. Microbial biomass in soil. En: Paul, E.A y Ladd, J.N. (Eds). Soil biochemistry. Vol. 5. Marcel Dekker. New York.
- Jenkinsol, D. S. y Powlson, D.A. 1976. The effect of biocidal treatment on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. Soil Biology and Biochemistry, 8: 209-213.
- Karban, R. y Myers, J. H. 1989. Induced plant responses to herbivory. Annu. Rev. Ecol. Syst., 20: 331-348.
- Kauffman, J.B., Steele, M.O., Cummings, D.L. y Jaramillo, V.J. 2002. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and, conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. Forest Ecology and Management, 176: 1-12.
- Koizumi, H. 2001. Carbon cycling in croplands. En: Shiyomi M. y Koizumi, H. (Eds). Structure and function in agroecosystem design and management. 207-226. CRC Press LLC, New York. USA.
- Kolb, W. y Martin, P. 1988. Influence of nitrogen on the number of N₂-fixing and total bacteria in the rhizosphere. Soil Biol. Biochem. 20: 221-225.
- Lambers, H., Chapin 111, F. Y. Pons, T. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag. New York. 540 p.
- Lascano, C. y Euclides, V. 1996. Nutritional quality and animal production of *Brachiaria* pastures. En: Miles, J., Maass, B y do Valle, C (Eds). *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*. 106-123. CIAT, Cali, Colombia.
- Lascano, C.E. y Spain, J.M. 1991. Establecimiento y renovación de pasturas. conceptos, experiencias y enfoque de la investigación. Secta reunión del RIEPT, Veracruz, México. Publicación del CIA T No. 178. Cali, Colombia. 426 p.
- Lee, D.J., Bowman, D.C., Cassel, D.K, Peacock, Ch.H. y Ruffy, T.W. 2003. Soil inorganic nitrogen under fe

- ertilized bermudagrass turf. Crop Sci. 43: 247257.
- Li, Y.S., Redmann, R.E. y van Kessel, C. 1992. Nitrogen budget and ^{15}N translocation in a perennial wheatgrass. Functional Ecology 6: 221-225.
- Liljeroth, E., Baath, E., Mathiasson, I. y Lundborg, T. 1990. Root exudation and rhizoplane bacterial abundance of barley (*Hordeum vulgare* L.) in relation to nitrogen fertilization and root growth. Plant and Soil 1127: 81-89.
- Lemaire, G. 1997. The physiology of grass growth under grazing: Tissue turnover. En Gomide, J. Simposio internacional sobre producao animal em pastejo, 115-144. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. Minas Gerais. Brasil.
- Lugo, A. y Brown, S. 1982. Deforestation in the Brazilian Amazon. Interciencia 7(6): 361-362.
- Lorenz, R. 1977. Changes in root weight and distribution in response to fertilization and harvest treatment of mixed prairie. En: Marshall, J. (Ed). The belowground ecosystem. A synthesis of plant-associated processes, 53-71. Colorado State University. Fort Collins, Co.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. and Medina, E. (Eds). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge, 399-424 p.
- Malagón, D. 1977. Modelos y caracterización de la génesis de los suelos en dos ecosistemas tropicales (sabana y selva pluvial) de Colombia. CIDITA. Mérida.
- Masera, O.R, Ordóñez, M.J. y Dirzo, R. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: current situation and long-term scenarios. Climatic Change, 35: 265-295.
- Mayorca, A., Sánchez, A. y Rosales A. 1974. La correlación de suelos en los llanos altos occidentales. Primera aproximación. III Congreso Nacional de la Ciencias del Suelo. Mérida. Venezuela.
- McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimisation process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. Am. Nat., 113: 691-703.
- McNaughton, S. J. 1983a. Physiological and Ecological Implications of Herbivory. En: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. y Ziegler, H. (Eds): Physiology Plant Ecology III, 657-677. Encyclopedia of Plant Physiology New Series Volume 12C. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- McNaughton, S. J. 1983b. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos, 40: 329-336.
- McNaughton, S. J. 1993. Grass and grazers, science and management. Ecological Applications, 3: 17-20.
- Medina, E. 1982. Nitrogen balance in the *Trachypogon* grasslands of central Venezuela. Plant and Soil 67: 305-315.
- Medina, E. 1987. Requirements, conservation, and cycles of nutrients in the herbaceous layer. En: Walker, B.H. (Ed). Determinants of tropical savannas, 39-65. IUBs Monographies, serie No.3. IRL Press Ltd. Oxford. UK.
- Medina, E. y Bilbao, B. 1996. Relaciones nutricionales e impacto de incendios sobre la producción de materia orgánica de pastizales naturales y cultivados. En: Sarmiento, G y Cabido, M (Eds). Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina, 245-260. Ediciones CYTED y CIELA T. Mérida, Venezuela.
- Medina, E. y Silva, J. 1990. The savannas of northern South America: A steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. J. Biogeog. 17: 404-413.

- Middleton, C. 1982. Dry matter and nitrogen changes in five tropical grasses as influenced by cutting height and frequency. *Tropical Grasslands*, 16(3): 112-117.
- Miles, J.W., Maass, B.L. y do Valle, C.B. 1996. *Brachiaria: biology, agronomy, and improvement*. CIAT. EMBRAPA. CIAT Publication No. 259. Cali. Colombia. 288 p.
- Millard, P. Thomas, R.J. y Buckland S.T. 1990. Nitrogen supply affects the remobilization of nitrogen for the regrowth of defoliated *Lolium perenne* L. *J.Exp. Bot.* 41: 941-947.
- Monasterio, M. y Sarmiento, B. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan llanos. *J. Biogeography*, 3: 325-356.
- Montgomery, D.C. 1991. *Diseño y análisis de experimentos*. John Wiley. 358 p.
- Montilla, G. M. 1981. Fenología y partición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas. Caso: *Trachypogon plumosus* y *Panicum maximum*. Tesis de Licenciatura. Universidad Simón Bolívar. Caracas. Venezuela. 139 p.
- Moreno R, Macado, R Y Souza, H. 1983. Produção de quatro gramíneas forrageiras tropicais em condições de deficiência hídrica. *Rev. Soc. Bras. Zootec.*, 12(2): 357-368.
- Morton, A.J. 1977. Mineral nutrient pathways in a molinietum in autumn and winter. *Journal of Ecology* 65: 993-999.
- Myers, N. 1983. Conversion rates in tropical moist forest. In: F.B. Golley (Ed) *Ecosystems of the World*. 143. Tropical Rain Forest Ecosystems Structures and Function. Elsevier Science Publishing Co.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 67-88.
- Ocio, J.A., Brookes, P.C. y Jenkinson, D.S. 1991. Field incorporation of straw and its effects on soil microbial biomass and inorganic N. *Soil Biology and Biochemistry*, 23: 171-176.
- Oosterheld, M. y McNaughton, S. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77: 181-186.
- Oosterheld, M. y McNaughton, S. 1991. Effect of stress and time for recovery on the of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85: 305-313.
- Ourry, A., Boucaud, J. y Salette, J. 1988. Nitrogen mobilization from stubble and roots during re-growth of defoliated perennial ryegrass. *J.Exp. Bot.* 39(203): 803-809.
- Ourry, A., Boucaud, J. y Salette, J. 1990. Partitioning and remobilization of nitrogen during regrowth in nitrogen deficient ryegrass. *Crop Sci.* 30: 1251-1254.
- Páez, A., González, M.E. y Villasmil, J.J. 1997. Acclimation of *Panicum maximum* to different light regimes. Effect of subsequent defoliation. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 14: 625-639.
- Persson, H. 1990. Methods of studying root dynamics in relation to nutrient cycling. En: Harrison A. F. (Ed). *Nutrient cycling and terrestrial ecosystems*, 198-217. Elsevier, London.
- Pianka, P. 1982. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Powlson, D.S., Brookes, P.C. y Jenkinson, D.S. 1987. Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 159-164.
- Prasad, R. Rajale, G.B. y Lakhdiva, B.A. 1971. Nitrification retards and slow-release nitrogen fertilizers. *Advances in Agronomy* 23: 337-383.
- Quadros, D.G., Rodrigues, L.R, Favoretto, V., Malheiros, E.B., Herling, V.R y

- Ramos, A.K.B. 2002. Componentes da producao de forragem em pastagens dos capims Tanzania e Mombaya adubadas com quatro doses de NPK. Rev brasil Zootec. 31: 1333-1342.
- Rao, I., Kerridge, P. y Macedo, M. 1996. Nutritional requirements of *Brachiaria* and adaptation to acid soils. En: Miles, J., Maass, B y do Valle, C (Eds). *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*, 53-71. CIAT, Cali, Colombia.
- Ratter J., Askew, G., Montgomery R, y Gifford D. 1977. Observacoes adicionais sobre o cerrado de solos mesotópicos no Brasil Central. En: Ferri G. M. (Ed). IV simposio sobre o cerrado. Bases para utilizacao agropecuária. 303-316 Universidade de Sao Paulo. Sao Paulo. Brasil.
- Raventós, J. 1991. Competencia en tres gramíneas de la Sabana Estacional. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecologia Tropical, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Robbins, G.B., Bushell, J.J. y McKeon, G.M. 1989. Nitrogen immobilization in decomposing litter contributes to productivity decline in ageing pasture of green panic (*Panicum maximum* var. *Trichoglume*). J. Agricul. Sci. 113: 401-406.
- Robertson, FA, Myers, R.J.K. y Saffigna, P.G. 1997. Nitrogen cycling in brigalow clay soils under pasture and cropping. Aust. J. Soil Res. 35: 1323-1339.
- Rodriguez, M y Pérez, E. 1987. Distribución de carbono en un ecosistema de *Panicum maximum*, en ambiente modificado por el pastoreo. Ciencias Biológicas, 17: 59-67.
- Rodriguez, P. 1989. Notas de apoyo al estudio de las gramíneas. Editorial América, Caracas, Venezuela.
- Romero, L. y Monasterio, M. 1996. Los costos ecologicos y socioeconómicos del autoabastecimiento lechero. El caso del Sur del Lago de Maracaibo. Agroalimentaria, 3: 79-94.
- Rovida, A. 1969. Plant root exudates. Botanical Review, 35: 35-57.
- Ruess R, McNaughton S. y Coughenour, M. 1983. The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an east African sedge. Oecologia, 59: 253-261.
- Ryle, G y Powell, C. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. Annals of Botany, 39: 297-310.
- Saez, R 1991. Establecimiento de pasturas en la fincas del cerrado brasileño. En: Lascano, C. y Spain, J. (Eds): Establecimiento y renovación de pasturas: conceptos, experiencias y enfoque de la investigación, 399-410. Sexta reunión del comité asesor de la Red Internacional de Evaluación de Pastos Tropicales (RIEPT), Veracruz, México, noviembre de 1988. Cali, Colombia.
- Salinas, J. y Rehman, S. 1989. requerimientos nutricionales de *Andropogon gayanus*. En Toledo, J, M., Vera, R., Lascano, D. y Lenné, J. M (Eds). 1989. *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico, 105-165. CIA T, Cali, Colombia
- San José, J. y Medina, E. 1975. Effect of tire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. En: Medina E. y Golley F., (Eds). *Tropical Ecological Systems*, 251-264. New York, Springer Verlag.
- San José, J., Berrade, F. y Ramirez, J. 1982. Seasonal changes of growth, mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* savanna grass. Acta Oecologica, Oecol. Plant., 3: 347-358.

- Sánchez, P. A. Y Tergas, L. E. (Eds) 1979. Pasture production in acid soils of the tropics. Proceedings of a Seminar held at CIAT, Cali, Colombia.
- Sánchez, P. y Salinas J. 1981. Low-input technology for managing oxisols and ultisols in tropical America. *Adv. Agron.*, 34: 279-406.
- Santos, P.M., Thornton, B. y Corsi, M. 2002. Nitrogen dynamics in the intact grasses *Poa trivialis* and *Panicum maximum* receiving contrasting supplies of nitrogen. *J. Exp. Bot.* 53: 2167-2176.
- Sarmiento, G. 1984a. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press. Cambridge, Ma.
- Sarmiento, G. 1984b. Los ecosistemas y la ecosfera. Editorial Blume. Barcelona. España. 269 p.
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En: Sarmiento, G. (Ed): Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización, 1556. CIELAT. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Sarmiento, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grass in South American savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3: 325-336.
- Sarmiento, G. 1996. Aspectos de la biodiversidad de las sabanas tropicales de Venezuela. En: Sarmiento, G. y Cabido, M. (Eds). Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina., 299-318. CYTED-CIELA T. Impresiones Producciones Karol C.A. Venezuela.
- Sarmiento, G. 2000. La transformación de los ecosistemas en América Latina. Laffont Ediciones Electronicas S.A. Buenos Aires, Argentina.
- 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. y Acevedo, D. 1993. The biogeochemistry of a tropical pasture in a savanna environment: water budget, elements input and leaching losses. XI International Symposium on environmental biogeochemistry. Salamanca, España.
- Sarmiento, G. y Vera, M. 1977. La marcha anual del agua en el suelo en sabanas y bosques tropicales de los Llanos de Venezuela. *Agron. Trop.*, 27: 629-649.
- Sarmiento, G. y Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. En: Fourliere, F. (Ed.). Ecosystems of the World 13. Tropical Savannas. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G., Monasterio, M. y Silva, J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. 1. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Cient. Venezolana*. 22: 52-60.
- Sarmiento, G., Goldstein, G. y Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews*, 60: 315-355.
- Sarmiento-Monasterio, L. 1995. Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Venezuela. Tesis doctoral. Universidad de Paris XI. Francia.
- Saxena, A. y Nautiyal, J.C. 1997. Analyzing deforestation: A system dynamic approach. *Journal of Sustainable Forestry*, 5: 51-80.
- Schippers, P. y Olff, H. 2000. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecology* 149: 219-231.
- Schnyder, H., Schaefele, R., de Visser, R. y Nelson, C.J. 2000. An integrated view of C and N uses in the leaf growth zones of defoliated grasses.

- En: Lemaire, G., Hodgson, J., de Moraes, A. de F., Carvalho, P.C. y Nabinger, C. (Eds). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, 41-60. CABI Publishing.
- Scholes, R. Pickett, G., Ellery, W. y Blackmore A. 1997. Plant functional types in African savannas and grasslands. En: Smith, T., Shugart, H. y Woodward, F. (Eds). *Plant functional types their relevance to ecosystem properties and global change*. 255-270. Cambridge University Press.
- Schubert, C. y Vivas, L. 1993. El cuaternario de la cordillera de Mérida. Andes Venezolanos. Universidad de los Andes y Fundación Polar. 345 p.
- Schumacher, T. y Smucker, A. 1981. Mechanical impedance effects on oxygen uptake and porosity of dry bean roots. *Agron. J.* 73: 51-55.
- Serrao, E., Falesi, I., Veiga, J. y Teixeira Neto, J. 1979. Productivity of cultivated pastures in low fertility soils of the Amazon of Brazil. En: Sánchez, P. y Tergas, L. (Eds). *Pasture production in acid soils of the tropics*. CIAT, Cali. Colombia. 195-225 p.
- Sibly, R.M. y Grime, J.P. 1986. Strategies of resource capture by plants evidence for adversity selection. *Journal of theoretical Biology* 118: 247-250.
- Silva, J., Monasterio, M. y Sarmiento, G. 1971. Reconocimiento ecológico de los llanos occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Cient. Venezolana*, 22: 60-71.
- Singh, P. y Upadhyaya, S.D. 2001. Biological interaction in tropical grassland ecosystems. En: Shiyomi, M y Koizumi, H. (Eds). *Structure and function in agroecosystem design and management*. 113-144. CRC Press LLC, New York. USA.
- Skinner, R.H., Morgan, J.A., Hanson, J.D. 1999. Carbon and nitrogen reserve remobilization following defoliation: nitrogen and elevated CO₂ effects. *Crop Science* 39: 1749-1756.
- Smucker, A. 1984. Carbon utilization and losses by plant root systems. En: Barber, S y Bouldin, D. (Eds): *Roots, nutrient and water influx, and plant growth*, 27-46. ASA Special publication number 49.
- Spain, J. y Couto, W. 1989. Establecimiento y desarrollo inicial de pasturas de *Andropogon gayanus* en sabanas tropicales. En: Toledo, J, M., Vera, R, Lascano, D. y Lenné, J. (Eds). *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico. 239-264. CIA T, Cali, Colombia.
- Spain, J. y Gualdrón R. 1991. Degradación y rehabilitación de pasturas. En: Lascano, C. y Spain, J. (Eds). *Establecimiento y renovación de pasturas: conceptos, experiencias y enfoque de la investigación*, 269-283. Sexta reunión del Comité Asesor de la RIEPT, Veracruz, México, noviembre de 1988. Cali, Colombia.
- Sparling, G.P. y West, A.W. 1989. Importance of soil water content when estimating soil microbial C, N and P by the fumigation-extraction methods. *Soil Biology and Biochemistry*. 21: 245-253.
- Swift, M.J. 1997. Biological management of soil fertility as a component of sustainable agriculture: Perspectives and prospects with particular reference to tropical regions. En: Brussaard, L y Ferrera-Cerrato, R (Eds). *Soil ecology in sustainable agricultural systems*. 137-159. CRC Press LLC. USA
- Swift, M.J., Heal, O.W. y Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley. 372 p.
- Tergas, L.E., Paladines, O., Kleinheisterkamp, I. Y Velasquez, J. 1984. El potencial de producción animal de cuatro asociaciones de *Andropogon gayanus* (Kunth.) en

- los llanos orientales de Colombia. *Producción Animal Tropical* 9: 176-184.
- Thomas, D. y Grof, B. 1986. Some pasture species for the tropical savannas of South America. III. *Andropogon gayanus*, *Brachiaria* spp and *Panicum maximum*. *Herb. Abstr.* 56: 557-565.
- Thomas, D., Lascano, C. y Vera, R 1987. A tropical pasture legume for poor soils. *Span* 30(2): 59-61.
- Thomas, D., Vera, R, Lascano, C. y Fisher, M. 1990. Uso y mejoramiento de pasturas en las sabanas neotropicales. En: Sarmiento, G. (Ed). *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*, 141-163. CIELAT. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Thornton, B. y Millard, P. 1993. The effects of nitrogen supply and defoliation on the seasonal internal cycling of nitrogen in *Molinia caerulea*. *J. Exp. Bot.* 44(260): 531-536.
- Thornton, B., Millard, P. y Duff, E.I. 1994. Effects of nitrogen supply on the source of nitrogen used for regrowth of laminae after defoliation of four grass species. *New Phytol.* 128: 615-620.
- Thornton, B. Millard, P. & Beausenwein U. 2000. Reserve formation and recycling of carbon and nitrogen during regrowth of defoliated plants. En: Lemaire, G., Hodgson, J. de Moraes, A de F, Carvalho P.C. y Nabinger, C. (Eds). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, 85-99. CABI Publishing.
- Throughton, A. 1977. Relationship between the root and shoot systems. En Marshall, J. (Ed): *The belowground ecosystem. A synthesis of plant-associated processes*, 39-51. Colorado State University. Fort Collins, Co.
- Toledo, V. 1990. Bio-economic costs. En: Dowling, T., Hecht, S., Pearson, H. y Garcia Downing, C. (Eds). *Development or Destruction. The conversion of tropical forest to pasture in Latin America. Us man and the biosphere* programa Westview Press. Oxford.
- Toledo, J y Fisher, M. 1989. Aspectos fisiológicos de *Andropogon gayanus* y su compatibilidad con las leguminosas forrajeras. En: Toledo, J, M., Vera, R, Lascano, D. y Lenné, J (Eds). *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico. 69104 CIAT, Cali, Colombia.
- Toledo, J. y Morales V. 1979. Establishment and maintenance of improved pasture in the Peruvian Amazon. En: Sánchez, P. y Tergas, L. (Eds). *Pasture production in acid soils of the tropics*. CIAT, Cali. Colombia. 177-194 p.
- Toledo, J, Giraldo, H. y Spain, J 1987. Efecto del pastoreo continuo y del método de siembra en la persistencia de la asociación *Andropogon gayanus* / *Sylosanthes capitata*. *Pasturas Trop, Bol.*, 9(3): 18-24.
- Tothill, J. L. Y Mott, J. J. (Eds). 1985. *Ecology and management of the world's savannas*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Tudela, F. 1989. La modernización forzada del trópico: El caso de Tabasco. El Colegio de México, CINVESTAD, IFIAS, UNRISD. México.
- Turner, S.M. y Newman, E.I. 1984. Growth of bacteria on roots of grass: Influence of mineral nutrient supply and interactions between species. *J Gen. Microbiol.* 130: 505-512.
- Turner, S.M., Newman, E.I. y Campbell, R 1985. Microbial population of ryegrass root surfaces: Influence of nitrogen and phosphorous supply. *Soil Biol. Biochem.* 17: 711-715.

- van Veen, J.A, Merckz, R. and van de Geijn, S.C. 1989. Plant and soil related control s of the flow of carbon from the roots through the soil microbial biomass. *Plant and Soil* 115: 179-188.
- Vera, R. 1996. Actividades de investigación del CIAT del Programa Tierras Bajas Tropicales en las sabanas neotropicales. En: Sarmiento, G. y Cabido, M. (Eds). *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina*, 261-268. Ediciones CYTED y CIELAT. Mérida, Venezuela.
- Vera, R.R y Seré, C. 1985. *Sistemas de producción Pecuaria Extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela*. CIAT, Cali, Colombia. 538 p.
- Villareal, M., Pastora, D. Y Brizuela E. 1994. Evaluación de gramíneas bajo pastoreo en pequeñas parcelas. *Pastura tropical*, 16(3): 9-16.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.* 119: 553-572.
- Vitousek, P. y Howarth, R. W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Volenc, J.J., Oury, A. y Joeru, B.C. 1996. A role for nitrogen reserves in storage regrowth and stress tolerance. *Physiologia Plantarum* 97: 185-193.
- Walker, B. (Ed). 1987. *Determinants of Tropical Savannas*. IUBs Monograph, series No 3. IRL Press Ud. Oxford. Uk.
- Walker, B. H. Y Menaut, J. C. (Eds). 1988. *Research procedure and experimental design for savanna ecology and management. Responses of savannas to stress and disturbance (RSSD)*. International Union of Biological Sciences and UNESCO-MBP, Paris. Francia.
- Wallace, L., McNaughton, S., y Coughenour, M. 1985. Effects of clipping and tour levels of nitrogen on the gas exchange, growth, and production of two East African graminoids. *Am. Jour. Bot.*, 72: 22-230.
- Wardle, D.A y Parkinson, D. 1990. Interaction between microclimate variables and the soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils*, 9: 273-280.
- Wardle, D.A 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soils. *Biological Reviews* 67: 321-358.
- Warembourg, R.F. y Billes, G. 1979. Estimating carbon transfer in the rhizosphere. En: Harley, J.L. y Russel, R.S. (Eds). *The Soil-Root Interface*. 183-197. Academic Press.
- While, R.P., Murray, S. y Rohweder, M. 2000. *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington DC. 89 p.
- Whiter, R, Moir, T. y Cooper, J. 1966. *Las gramíneas en la agricultura*. FAO, Estudios Agropecuarios.
- Wilkinson, S. y Lowrey, R 1973. Cycling of mineral nutrients in pasture ecosystems. En: Butler, G. y Bailey, W. (Eds). *Chemistry and biochemistry of herbage*, 247-315. Academic Press, London, England.
- Wilsey, B.J., Parent, G., Roulet, N.T., Moore, T. y Potwin, C. 2002. Tropical pasture carbon cycling: relationships between C source/sink strength, above-ground biomass and grazing. *Ecology Letters* 5: 367-376.
- Zimmer, A.H. Y Euclides, K. 1997. Brazilian pasture and beef production. En: J. A. Gomide (Ed). *Anais do Simpósio Internacional sobre produção animal em pastejo*. Universidade Federal de Viçosa. Minas Gerais. Brasil.
- Zinck, A. y Stagno, P. 1966. *Estudio edafológico de la zona de Santo Domingo- Paguey*, Estado Barinas. División de Obras Hidráulicas.

Ministerio de obras publicas.
Caracas.

Bdigital.ula.ve

C.C.Reconocimiento

S C / S F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	41,4	37,8	33,6	28,1	16,7	14,9	14,7
B.Tal	37,5	38,5	38,0	41,3	51,4	51,2	51,9
N.Pie	4,7	3,9	4,5	5,0	3,8	4,9	5,5
B.Rep	0,8	6,0	11,4	13,6	19,8	20,9	19,8
B.Cor	9,0	8,0	7,2	6,6	4,6	4,1	3,8
N.Cor	2,5	2,3	2,1	1,8	1,1	1,0	1,2
R.Cor	4,0	3,5	3,2	3,4	2,6	2,9	3,1
T.Cos	84,5	86,2	87,5	88,1	91,7	92,0	91,9
T.Cor	15,5	13,8	12,5	11,9	8,3	8,0	8,1
Bio.	92,5	93,6	93,2	92,9	95,0	93,9	93,1
Necro.	7,5	6,4	6,8	7,1	5,0	6,1	6,9

S C / F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	37,3	32,6	32,1	29,3	15,5	12,6	12,2
B.Tal	41,2	44,6	40,0	37,5	56,4	53,7	53,8
N.Pie	4,0	3,7	3,7	4,0	2,9	5,9	5,5
B.Rep	1,0	5,1	10,7	17,3	17,6	20,1	20,2
B.Cor	10,0	7,8	7,6	6,2	3,9	4,3	4,3
N.Cor	2,3	2,1	1,9	2,3	1,5	1,3	1,3
R.Cor	4,3	4,2	4,0	3,5	2,3	2,1	2,8
T.Cos	83,5	85,9	86,5	88,0	92,3	92,3	91,7
T.Cor	16,5	14,1	13,5	12,0	7,7	7,7	8,3
Bio.	93,5	94,0	94,2	93,5	95,5	92,7	93,0
Necro.	6,5	6,0	5,8	6,2	4,5	7,3	7,0

C / S F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		1,9	6,5	12,3	36,2	19,0	18,0
B.Tal			2,3	5,6	24,3	49,2	44,4
N.Pie						2,4	3,3
B.Rep					1,6	14,4	19,3
B.Cor	58,1	50,1	46,2	42,4	16,4	5,9	5,0
N.Cor	16,2	17,7	18,2	15,5	9,4	3,8	3,5
R.Cor	25,7	30,2	26,8	24,2	12,1	5,3	6,4
T.Cos	0,0	1,9	8,8	17,9	62,0	85,0	85,0
T.Cor	100,0	98,1	91,2	82,1	38,0	15,0	15,0
Bio.	78,2	74,6	75,1	79,6	89,3	93,5	92,7
Necro.	21,8	25,4	24,9	20,4	10,7	6,5	7,3

C / F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		1,1	6,3	20,3	32,3	18,8	16,9
B.Tal			2,7	9,4	30,9	48,8	44,9
N.Pie						2,7	3,4
B.Rep					6,5	14,4	21,7
B.Cor	60,8	50,7	44,5	33,0	12,0	5,7	4,3
N.Cor	12,9	19,4	19,0	15,1	7,7	4,2	3,4
R.Cor	26,2	28,8	27,5	22,2	10,7	5,5	5,4
T.Cos	0,0	1,1	9,1	29,7	69,6	84,7	86,8
T.Cor	100,0	98,9	90,9	70,3	30,4	15,3	13,2
Bio.	82,5	72,8	73,8	80,6	91,4	92,7	92,8
Necro.	17,5	27,2	26,2	19,4	8,6	7,3	7,2

Apéndice 3.1. Porcentajes de los compartimientos aéreos para todos los tratamientos.

Además, se ordenan los porcentajes utilizando criterios de manejo (Cosecha vs. Corona) y fisiológico (Biomasa vs. Necromasa).

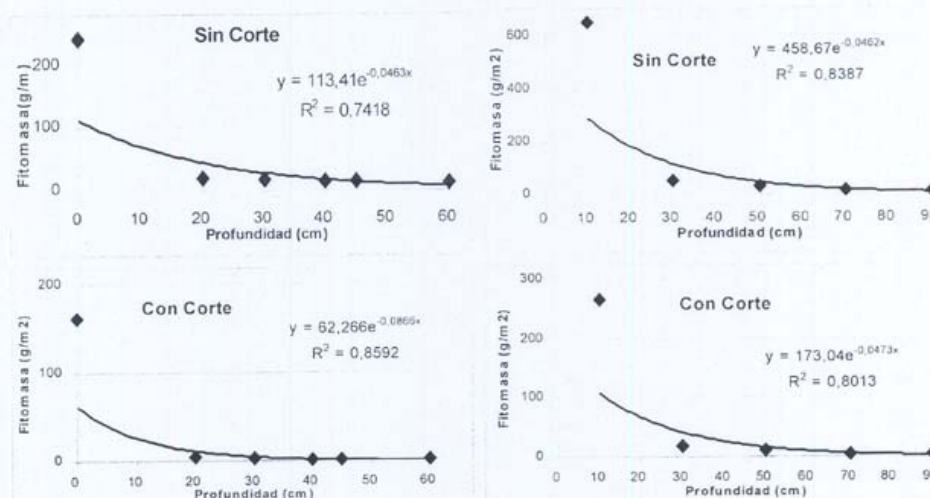
SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	23,0	29,7	33,7	30,2	29,5	26,5	26,2
N.Riz	4,8	3,9	4,2	4,6	5,2	5,4	5,4
Ra.cm3	72,2	66,4	62,1	65,2	65,2	68,1	68,4

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	26,5	29,3	29,7	29,3	28,3	27,3	26,0
N.Riz	4,6	5,1	5,1	5,2	5,1	5,2	5,2
Ra.cm3	68,9	65,7	65,2	65,5	66,6	67,5	68,8

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	24,8	26,4	30,9	27,7	30,7	29,6	27,8
N.Riz	5,0	4,9	5,1	5,1	4,3	4,1	4,1
Ra.cm3	70,2	68,7	63,9	67,3	65,0	66,3	68,1

C/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Riz	26,5	28,2	30,7	32,1	39,0	33,7	35,1
N.Riz	4,6	4,3	4,0	4,9	4,0	3,5	3,8
Ra.cm3	68,9	67,4	65,2	63,0	56,9	62,8	61,2

Apéndice 4.1: Porcentajes de los tres compartimientos subterráneos en la unidad de muestreo para todos los tratamientos. Porcentajes calculados a partir de los valores expresados en g/planta de la Tabla 3.1



Apéndice 4.2: Ajustes de la distribución Horizontal y vertical de la fitomasa radicular para los tratamientos sin y con corte.

SC / SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	40,8	36,9	34,2	30,1	18,9	18,1	18,4
Tallos	33,2	34,1	34,1	37,5	47,5	46,7	47,3
Rep	0,8	5,3	10,2	12,4	18,3	19,0	18,1
Cor	13,7	12,2	11,3	10,8	7,7	7,3	7,4
Riz	3,4	3,9	3,8	3,2	2,7	2,8	2,8
Ra.cm ³	8,1	7,6	6,3	6,1	5,0	6,1	6,1
FA	88,5	88,5	89,9	90,7	92,3	91,1	91,1
FS	11,5	11,5	10,1	9,3	7,7	8,9	8,9

SC / F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	37,0	32,7	32,5	30,4	17,0	17,1	16,2
Tallos	36,9	40,2	36,3	34,3	52,3	49,7	49,2
Rep	0,9	4,6	9,7	15,8	16,3	18,6	18,4
Cor	14,8	12,7	12,3	10,9	7,1	7,1	7,6
Riz	3,2	3,3	3,2	3,0	2,4	2,4	2,7
Ra.cm ³	7,2	6,4	6,0	5,7	4,8	5,1	5,8
FA	89,6	90,3	90,8	91,3	92,7	92,5	91,5
FS	10,4	9,7	9,2	8,7	7,3	7,5	8,5

C / SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		1,1	3,8	7,7	27,2	18,6	18,5
Tallos			1,4	3,5	18,3	42,9	38,5
Rep					1,2	12,6	16,7
Cor	54,4	53,8	54,4	51,3	28,6	13,1	13,0
Riz	13,6	14,1	14,6	12,3	8,7	4,4	4,3
Ra.cm ³	32,0	31,0	25,8	25,2	16,1	8,6	9,1
FA	54,4	54,9	59,6	62,5	75,2	87,1	86,6
FS	45,6	45,1	40,4	37,5	24,8	12,9	13,4

C / F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		0,6	3,6	13,4	25,7	18,8	18,0
Tallos			1,6	6,2	24,6	42,5	39,7
Rep					5,2	12,6	19,2
Cor	58,4	55,7	52,0	46,4	24,2	13,4	11,7
Riz	12,9	14,2	14,9	12,6	8,8	4,7	4,4
Ra.cm ³	28,6	29,4	28,0	21,4	11,6	8,0	7,0
FA	58,4	56,4	57,1	66,1	79,6	87,2	88,6
FS	41,6	43,6	42,9	33,9	20,4	12,8	11,4

Apéndice 5.1. Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados en función de la FT, calculada en base a la FS medida con la Unidad de Muestreo (volumen de suelo de 14137 cm³) para todos los tratamientos.

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	34,9	31,8	30,2	26,7	17,1	16,1	16,3
Tallos	28,4	29,4	30,1	33,2	43,0	41,4	41,9
Rep	0,6	4,6	9,0	11,0	16,5	16,9	16,0
Cor	11,7	10,5	9,9	9,5	7,0	6,4	6,5
Riz	2,9	3,3	3,4	2,9	2,4	2,5	2,5
Ra.m2	21,5	20,4	17,3	16,7	14,0	16,7	16,7
FA	75,6	76,3	79,3	80,4	83,6	80,8	80,8
FS	24,4	23,7	20,7	19,6	16,4	19,2	19,2

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas	32,1	28,8	28,8	27,1	15,4	15,4	14,4
Tallos	32,0	35,5	32,2	30,6	47,5	44,9	43,8
Rep	0,7	4,1	8,6	14,1	14,8	16,8	16,4
Cor	12,9	11,2	10,9	9,7	6,5	6,4	6,8
Riz	2,8	2,9	2,9	2,7	2,2	2,2	2,4
Ra.m2	19,4	17,5	16,6	15,8	13,6	14,2	16,2
FA	77,8	79,6	80,6	81,6	84,2	83,6	81,5
FS	22,2	20,4	19,4	18,4	15,8	16,4	18,5

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		0,7	2,8	5,7	22,2	16,6	16,3
Tallos			1,0	2,6	14,9	38,2	34,1
Rep					1,0	11,2	14,8
Cor	37,4	37,4	39,8	37,8	23,3	11,7	11,5
Riz	9,4	9,8	10,7	9,0	7,1	3,9	3,8
Ra.m2	53,2	52,0	45,7	44,9	31,7	18,5	19,5
FA	37,4	38,2	43,6	46,0	61,2	77,6	76,7
FS	62,6	61,8	56,4	54,0	38,8	22,4	23,3

C/F	0	5	10	15	30	45	60
Hojas		0,4	2,6	10,3	22,1	16,8	16,4
Tallos			1,1	4,8	21,1	38,2	36,2
Rep					4,4	11,3	17,5
Cor	41,6	39,3	37,2	35,6	20,8	12,0	10,6
Riz	9,2	10,0	10,7	9,6	7,5	4,3	4,0
Ra.m2	49,2	50,2	48,4	39,7	24,1	17,4	15,4
FA	41,6	39,8	40,9	50,7	68,4	78,3	80,6
FS	58,4	60,2	59,1	49,3	31,6	21,7	19,4

Apéndice 5.2. Porcentajes de los compartimientos morfoestructurales reagrupados en función de la FT, calculada en base a la FS medida con el método de distribución horizontal de raíces para todos los tratamientos.

D/B	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		0,004	0,02	0,1	0,4	0,5	0,7
B.Tal			0,01	0,03	0,1	0,3	0,4
N.Pie						0,2	0,3
B.Rep					0,07	0,3	0,5
B.Cor	1,0	0,8	0,7	0,7	0,6	0,5	0,5
N.Cor	1,0	1,1	1,1	0,8	1,0	1,2	1,4
R.Cor	1,0	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	1,0
B.Riz	1,0	0,8	0,9	0,8	0,9	0,8	0,9
N.Riz	1,0	0,8	0,7	0,7	0,5	0,4	0,5
Ra.cm3	1,0	0,9	0,8	0,7	0,5	0,6	0,6
TOTAL	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5

COS		0,002	0,01	0,04	0,1	0,3	0,5
FA	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,4	0,5
FS	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,6	0,7
FA/FS	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	0,6	0,7

Apéndice 5.3. Efecto del corte sobre los compartimientos morfofuncionales de la FA, FS y FT, así como sobre la relación FA/FS en los tratamientos fertilizados.

SC/SF	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	2,34 0,017	3,10 0,017	1,89 0,015	0,96 0,004	1,13 0,004	0,75 0,004
B.Tal	4,60 0,018	5,96 0,020	11,20 0,019	17,41 0,005	7,34 0,005	3,71 0,005
N.Pie	0,04 0,011	1,08 0,010	1,49 0,011	0,63 0,005	1,42 0,005	0,75 0,006
B.Rep	3,09 0,013	4,99 0,014	4,57 0,015	7,42 0,006	3,68 0,007	0,44 0,007
B.Cor	0,39 0,012	0,72 0,012	0,93 0,011	0,62 0,004	0,29 0,004	0,01 0,005
N.Cor	0,12 0,009	0,28 0,009	0,16 0,009	0,08 0,003	0,07 0,003	0,22 0,004
R.Cor	0,16 0,010	0,33 0,010	0,92 0,010	0,47 0,003	0,59 0,003	0,35 0,004
B.Riz	0,70 0,010	0,60 0,009	0,12 0,010	0,47 0,003	0,46 0,003	0,14 0,003
N.Riz	0,01 0,007	0,06 0,006	0,10 0,005	0,11 0,002	0,13 0,003	0,03 0,002
Ra.m2	2,11 0,011	0,70 0,009	3,65 0,009	3,37 0,004	5,28 0,004	1,35 0,004
TOTAL	13,55 0,020	17,83 0,022	25,04 0,020	31,53 0,007	20,40 0,008	7,75 0,007
FA	10,57 0,021	16,13 0,022	20,24 0,019	27,12 0,006	13,95 0,007	5,89 0,006
FS	2,98 0,011	1,70 0,009	4,80 0,009	4,41 0,004	6,46 0,004	1,86 0,003

SC/F	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	2,68 0,017	3,34 0,017	3,88 0,016	0,45 0,004	1,31 0,005	0,79 0,005
B.Tal	9,92 0,018	0,95 0,020	6,02 0,019	28,02 0,007	12,71 0,009	5,14 0,009
N.Pie	0,44 0,011	0,42 0,010	1,15 0,011	0,63 0,004	3,89 0,005	0,11 0,006
B.Rep	3,52 0,012	5,67 0,015	9,88 0,019	6,62 0,007	7,44 0,007	1,92 0,007
B.Cor	0,03 0,010	0,68 0,009	0,05 0,010	0,56 0,004	1,54 0,004	0,33 0,005
N.Cor	0,24 0,009	0,09 0,009	0,89 0,009	0,24 0,003	0,18 0,004	0,12 0,004
R.Cor	0,65 0,010	0,31 0,010	0,27 0,010	0,41 0,004	0,44 0,004	0,95 0,003
B.Riz	0,59 0,010	0,25 0,010	0,40 0,009	0,61 0,004	0,61 0,004	0,43 0,003
N.Riz	0,10 0,008	0,04 0,008	0,08 0,007	0,11 0,003	0,13 0,003	0,11 0,003
Ra.m2	1,95 0,010	1,29 0,009	3,12 0,010	4,80 0,004	5,25 0,004	4,78 0,005
TOTAL	20,12 0,019	13,05 0,022	25,74 0,022	42,44 0,008	33,49 0,010	14,68 0,010
FA	16,83 0,020	11,16 0,022	21,87 0,022	36,51 0,008	27,06 0,010	8,41 0,010
FS	3,29 0,012	1,89 0,012	3,87 0,012	5,93 0,004	6,43 0,005	6,27 0,005

Apéndice 5.4.A. Tasa de crecimiento absoluto (G- g/día) para los tratamientos sin corte (SC/SF y SC/F).

C/SF	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,16	0,45 0,008	0,89 0,009	3,34 0,004	2,12 0,005	0,81 0,005
B.Tal		0,11	0,47 0,009	2,35 0,004	12,89 0,005	1,26 0,004
N.Pie					0,25 0,002	0,51 0,004
B.Rep				0,08 0,001	4,36 0,004	2,75 0,006
B.Cor	-0,22 0,010	0,29 0,010	0,83 0,010	0,02 0,003	0,12 0,003	0,03 0,003
N.Cor	0,24 0,009	0,28 0,009	0,18 0,011	0,37 0,004	0,19 0,004	0,14 0,003
R.Cor	0,55 0,010	0,08 0,010	0,43 0,010	0,30 0,003	0,50 0,003	0,64 0,004
B.Riz	0,22 0,009	0,21 0,009	0,05 0,008	0,40 0,003	0,43 0,004	0,14 0,004
N.Riz	0,02 0,007	0,00 0,007	0,04 0,008	0,03 0,002	0,08 0,002	0,02 0,003
Ra.m2	0,54 0,012	-1,17 0,012	2,04 0,011	1,54 0,004	1,99 0,004	2,10 0,003
TOTAL	1,50 0,013	0,52 0,014	3,05 0,015	8,51 0,005	23,44 0,006	8,39 0,007
FA	0,17 0,010	1,24 0,012	2,36 0,014	6,25 0,005	20,43 0,005	5,50 0,007
FS	1,33 0,013	-0,87 0,013	2,57 0,011	2,27 0,004	3,01 0,004	2,89 0,004

C/F	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,11	0,55 0,008	2,29 0,011	3,59 0,004	2,19 0,005	2,70 0,005
B.Tal		0,14	1,08 0,009	3,92 0,005	13,19 0,006	7,56 0,007
N.Pie					0,33 0,002	0,93 0,004
B.Rep				0,46 0,002	4,26 0,005	6,95 0,005
B.Cor	-1,29 0,012	-0,34 0,012	0,17 0,013	0,10 0,004	0,35 0,004	0,38 0,004
N.Cor	0,77 0,011	-0,12 0,010	0,21 0,010	0,36 0,004	0,42 0,004	0,40 0,004
R.Cor	0,12 0,010	0,04 0,009	0,36 0,010	0,44 0,004	0,55 0,003	1,07 0,003
B.Riz	0,20 0,010	0,26 0,011	0,00 0,011	0,62 0,004	0,48 0,003	0,75 0,003
N.Riz	-0,01 0,007	-0,02 0,006	0,05 0,007	0,02 0,002	0,08 0,002	0,09 0,002
Ra.m2	0,17 0,011	-0,05 0,012	-0,95 0,011	1,20 0,004	3,02 0,004	2,67 0,004
TOTAL	0,07 0,012	0,61 0,012	3,21 0,015	11,17 0,006	25,51 0,007	23,51 0,007
FA	-0,42 0,013	0,37 0,013	3,75 0,014	8,89 0,006	21,39 0,007	18,93 0,007
FS	0,49 0,012	0,23 0,013	-0,54 0,013	2,28 0,004	4,12 0,004	4,58 0,004

Apéndice 5.4.B. Tasa de crecimiento absoluto (G- g/dia-) para los tratamientos con corte (C/SF y C/F).

SC/SF	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	11,7 2,2	27,2 2,2	36,6 5,7	51,0 13,8	68,0 13,2	79,2 14,8
B.Tal	23,0 3,1	52,8 3,5	108,8 6,5	369,9 19,7	480,1 16,1	535,7 14,2
N.Pie	0,2 0,5	5,6 0,5	13,0 2,3	22,5 11,2	43,9 14,9	55,1 16,6
B.Rep	15,4 0,8	40,4 0,8	63,2 3,6	174,5 20,6	229,8 37,5	236,4 24,0
B.Cor	1,9 0,6	5,5 0,5	10,2 1,2	19,4 6,2	23,8 6,4	24,0 7,2
N.Cor	0,6 0,2	2,0 0,2	2,9 0,7	4,1 2,4	5,2 3,5	8,5 5,6
R.Cor	0,8 0,3	2,5 0,3	7,1 0,9	14,1 2,7	22,9 2,8	28,1 4,2
B.Riz	3,5 0,2	6,5 0,2	7,2 0,9	14,2 3,1	21,0 2,6	23,1 1,9
N.Riz	0,0 0,1	0,3 0,1	0,8 0,2	2,4 1,1	4,4 0,8	4,9 0,8
Ra.m2	10,5 0,9	14,0 0,9	32,3 4,1	82,8 23,5	162,1 14,3	182,3 13,7
TOTAL	13,5 5,0	156,9 3,6	282,1 8,8	755,0 46,5	1061,0 47,7	1177,3 21,5
FA	10,7 5,4	136,0 4,0	241,8 9,6	655,5 37,6	873,6 56,7	967,0 19,3
FS	2,8 1,0	20,9 0,9	40,3 4,0	99,4 24,9	187,5 11,9	210,2 14,1

SC/F	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	13,4 2,2	30,1 2,6	49,5 5,1	56,3 16,1	75,9 17,7	87,7 23,6
B.Tal	49,6 2,8	54,4 3,6	84,5 6,8	504,7 89,1	695,3 63,4	772,5 96,9
N.Pie	2,2 0,5	4,3 0,5	10,1 1,8	19,6 8,0	77,9 9,2	79,6 41,2
B.Rep	17,6 0,6	45,9 1,8	95,3 8,3	194,6 37,1	306,2 28,8	335,0 34,7
B.Cor	0,2 0,3	3,6 0,3	3,8 1,4	12,2 5,8	35,2 5,8	40,3 12,6
N.Cor	1,2 0,2	1,6 0,2	6,1 0,7	9,6 3,3	12,3 2,9	14,1 3,2
R.Cor	3,3 0,3	4,8 0,2	6,2 1,0	12,3 4,8	18,9 3,4	33,2 2,8
B.Riz	2,9 0,3	4,2 0,2	6,2 0,9	15,2 4,5	24,3 3,7	30,8 2,4
N.Riz	0,5 0,1	0,7 0,1	1,1 0,3	2,8 1,3	4,8 1,0	6,4 1,0
Ra.m2	9,7 1,1	16,2 1,3	31,8 4,3	103,8 14,2	182,5 21,4	254,2 22,0
TOTAL	100,6 4,1	165,8 5,7	294,5 9,2	931,1 136,5	1433,4 82,5	1653,7 137,0
FA	87,4 4,1	144,8 5,6	255,5 12,0	809,3 130,0	1221,8 85,6	1362,2 138,6
FS	13,2 1,3	21,1 1,6	39,0 4,7	121,8 18,0	211,7 23,4	291,4 19,6

Apéndice 5.5.A. Producción para los tratamientos sin corte (SC/SF y SC/F) expresados en g/m² días.

C/SF	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,8 0,1	3,0 0,1	7,5 0,4	57,5 6,1	89,3 5,0	101,5 5,8
B.Tal		1,1 0,1	3,4 0,3	38,6 3,5	232,0 7,1	250,8 1,9
N.Pie					11,2 1,6	18,9 5,9
B.Rep				2,5 0,8	67,9 9,2	109,2 28,5
B.Cor	-1,1 0,3	0,3 0,4	4,5 1,0	4,8 4,4	6,6 3,0	7,1 2,8
N.Cor	1,2 0,2	2,6 0,2	3,4 1,6	9,1 5,5	11,9 2,5	14,0 2,0
R.Cor	2,8 0,2	3,1 0,3	5,3 0,9	9,8 2,6	17,4 3,7	27,0 3,0
B.Riz	1,1 0,2	2,2 0,2	2,4 0,5	8,4 2,6	14,9 3,3	17,0 3,1
N.Riz	0,1 0,1	0,1 0,1	0,3 0,3	0,7 0,6	2,0 1,1	2,2 0,8
Ra.m2	2,7 1,3	-3,1 1,1	7,1 2,8	30,1 11,5	60,0 8,7	91,5 8,1
TOTAL	7,5 1,4	9,3 1,6	33,9 4,9	161,6 15,4	513,2 20,3	639,1 41,7
FA	3,6 0,3	10,2 1,6	24,1 2,6	122,3 6,1	436,3 19,6	528,5 32,6
FS	3,9 1,5	-0,8 1,2	9,9 3,1	39,3 6,8	76,9 12,4	110,7 11,2

C/F	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	0,5 0,05	3,3 0,1	14,7 0,9	68,6 6,5	101,4 8,8	141,9 10,6
B.Tal		1,4 0,04	6,8 0,7	65,6 14,1	263,5 19,3	376,9 24,3
N.Pie					14,8 1,5	28,8 5,3
B.Rep				13,8 0,9	77,8 19,7	182,1 4,0
B.Cor	-6,5 0,5	-8,2 0,8	-7,3 2,0	-5,9 5,2	-0,7 5,9	5,0 7,0
N.Cor	3,8 0,4	3,2 0,3	4,3 1,2	9,7 5,2	16,0 5,8	22,0 4,0
R.Cor	0,6 0,3	0,8 0,4	2,6 1,4	9,2 3,8	17,4 2,9	33,5 3,3
B.Riz	1,0 0,2	2,3 0,3	2,3 0,9	11,5 3,3	18,7 1,9	30,0 2,4
N.Riz	0,0 0,1	-0,1 0,1	0,1 0,3	0,5 0,7	1,7 0,6	3,0 0,7
Ra.m2	0,8 1,2	0,6 1,5	-4,1 3,7	13,9 13,9	59,1 18,1	99,1 15,9
TOTAL	0,3 1,6	3,4 2,7	19,4 7,1	187,0 37,2	569,6 46,8	922,3 43,2
FA	-1,5 0,9	0,6 1,1	21,2 3,6	161,0 28,8	490,1 38,6	790,2 42,4
FS	1,8 1,3	2,8 1,8	-1,7 1,1	25,9 7,5	79,5 17,9	132,1 15,5

Apéndice 5.5.B. Producción para los tratamientos con corte (C/SF y C/F) expresado en g/m².días

SC/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	50,17	44,91	40,30	37,86	27,45	23,63	24,24
B.Tal	25,65	23,88	24,89	23,69	25,92	26,80	28,25
B.Rep	1,37	9,11	16,50	17,77	28,47	28,61	28,00
B.Cor	5,52	3,52	2,87	3,06	2,24	1,89	1,65
Necro	2,36	2,50	2,56	3,12	2,39	2,88	3,35
RCo	1,88	1,50	1,25	1,59	1,29	1,38	1,46
B.Riz	2,02	2,28	2,55	2,03	1,88	2,12	2,15
N.Riz	0,30	0,24	0,18	0,26	0,25	0,32	0,38
Ra-m2	10,73	12,06	8,91	10,62	10,11	12,37	10,52
FA	86,97	85,42	88,42	87,10	87,79	85,20	86,96
FS-m2	13,02	14,59	11,64	12,91	12,23	14,81	13,05

C/SF	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		4,11	14,27	24,58	42,67	30,65	28,75
B.Tal			3,74	8,08	21,05	25,16	18,41
B.Rep					1,38	21,14	29,90
B.Cor	29,35	19,03	18,52	14,88	9,38	2,43	1,94
Necro	4,39	5,43	7,38	6,25	2,89	3,46	3,58
RCo	9,98	10,39	10,75	9,26	5,29	2,59	2,91
B.Riz	10,65	11,42	8,85	7,86	4,46	3,23	2,91
N.Riz	1,68	1,45	1,23	1,08	0,39	0,35	0,45
Ra-m2	43,96	48,17	35,26	28,00	12,49	11,00	11,17
FA	43,70	38,93	54,85	63,10	82,73	85,43	85,53
FS-m2	56,29	61,04	45,34	36,94	17,34	14,57	14,53

SC/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj	46,72	40,32	41,08	38,75	27,00	21,34	20,92
B.Tal	28,92	28,42	27,39	23,49	34,16	28,21	27,56
B.Rep	1,59	8,16	11,39	19,96	21,72	27,83	27,78
B.Cor	6,36	3,85	4,30	2,70	1,81	2,28	2,04
Necro	2,17	2,26	2,19	2,51	2,06	4,14	3,29
RCo	2,10	1,85	1,91	1,48	1,08	1,16	1,35
B.Riz	2,00	2,31	1,98	2,06	2,37	3,42	3,07
N.Riz	0,28	0,25	0,20	0,21	0,23	0,37	0,40
Ra-m2	9,85	12,59	9,56	8,83	9,57	11,25	13,58
FA	87,88	84,88	88,28	88,92	87,85	84,99	83,00
FS-m2	12,14	15,15	11,74	11,10	12,17	15,04	17,06

C/F	0	5	10	15	30	45	60
B.Hoj		2,02	12,24	31,96	41,04	26,77	24,74
B.Tal			4,05	11,58	21,39	28,15	22,08
B.Rep					6,41	21,11	31,66
B.Cor	33,38	22,10	18,35	14,24	8,02	2,61	1,74
Necro	3,78	6,30	6,66	5,53	2,63	3,84	3,05
RCo	11,02	10,96	10,48	8,95	5,41	2,76	2,31
B.Riz	10,51	10,40	8,42	5,44	4,76	4,19	4,15
N.Riz	1,45	1,26	1,10	0,66	0,34	0,26	0,27
Ra-m2	39,86	46,96	38,69	21,63	10,01	10,32	10,00
FA	48,18	41,38	51,90	72,38	84,92	85,24	85,58
FS-m2	51,83	58,59	48,20	27,72	15,11	14,78	14,42

Apéndice 6.1: Porcentajes de la acumulación de nitrógeno en los distintos compartimientos aéreos y subterráneos de los tratamientos en estudio.

SC/SF	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	FA	FS-m ²	Total-m ²	Cos
5	58,2	42,2	85,0	0,6	7,4	0,1	11,2	0,9	185,0	45,3	229,6	186,0
15	36,9	43,8	78,8	0,6	2,6	0,6	4,7	-0,3	175,6	16,9	192,6	160,1
30	19,2	75,6	122,5	0,2	4,0	0,6	7,3	0,1	223,4	27,6	251,0	217,5
60	14,8	39,3	28,7	0,5	3,4	0,9	3,7	0,4	91,8	17,1	108,9	83,2

SC/F	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	FA	FS-m ²	Total-m ²	Cos
5	160,0	154,5	115,1	14,2	16,5	1,1	32,1	0,4	449,0	118,4	566,3	443,8
15	150,4	59,1	180,5	12,6	6,7	0,6	1,5	0,8	407,6	14,2	422,2	402,6
30	0,5	212,8	93,7	3,7	11,2	1,0	11,1	2,0	312,2	52,8	363,6	310,6
60	-13,9	-11,5	62,8	10,8	7,2	1,4	11,3	0,8	54,8	46,1	100,7	48,2

C/SF	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	FA	FS-m ²	Total-m ²	Cos
5	6,9			0,2	3,5	-0,1	7,4	-0,7	0,2	19,6	19,8	13,8
15	29,5	11,0		0,3	0,6	0,2	-1,8	-0,1	50,8	-3,7	47,4	40,7
30	99,6	52,6	3,9	0,1	5,7	0,1	4,1	0,3	178,7	16,5	195,2	156,2
60	12,6	17,0	75,5	0,3	1,1	0,6	2,7	1,8	101,7	12,5	114,4	105,4

C/F	B.Hoj	B.Tal	B.Rep	Necro	B.Riz	N.Riz	Ra.10	Ra.20	FA	FS-m ²	Total-m ²	Cos
5	5,0			8,1	5,2	0,3	14,8	0,9	7,6	43,2	51,0	20,6
15	62,5	23,6		3,3	-2,0	-0,2	-5,7	-0,4	94,6	-17,0	77,9	89,4
30	110,8	65,2	24,0	2,6	10,6	0,4	3,6	-0,2	222,6	19,4	241,3	202,6
60	31,9	56,8	127,3	8,5	9,3	0,6	7,8	2,6	216,8	35,1	252,1	224,4

Apéndice 6.2: Tasa de acumulación (mgN/día) en los distintos compartimentos para todos los tratamientos. Intervalos de tiempo: 5 (de 0 a 5 días), 15 (de 5 a 15 días), 30 (de 15 a 30 días) y 60 (de 30 a 60 días).

Variable	Función	Tratamiento	a	b ₁	b ₂	b ₃	R ²
Hojas	$GAN_{nh} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/F	2.40	2.46E-01 *	-7.60E-03 *	6.7E-05 *	0.903
	$GAN_{nh} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	2.04	6.59E-02 *	-1.60E-03 *	1.4E-05 *	0.890
	$GAN_{nh} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/F	0.00	1.64E-02	2.47E-03 *	-3.1E-05 *	0.972
	$GAN_{nh} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.00	-7.24E-03	3.19E-03 *	-4.1E-05 *	0.980
Tallos	$GAN_{nt} = a + b_1T + b_2T^2$	SC/F	1.37	1.80E-01 *	-1.80E-03 *		0.899
	$GAN_{nt} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	1.04	3.70E-02 *	1.16E-03 *	-1.6E-05 *	0.980
	$GAN_{nt} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/F	0.00	-3.32E-02 *	3.76E-03 *	-4.0E-05 *	0.992
	$GAN_{nt} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.00	-3.28E-02 *	3.37E-03 *	-4.0E-05 *	0.996
Estructuras Reproductivas	$GAN_{ner} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/F	0.06	1.32E-01 *	6.40E-04 *	-2.1E-05 *	0.967
	$GAN_{ner} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	0.05	7.95E-02 *	1.37E-03	2.7E-05 *	0.975
	$GAN_{ner} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/F	0.00	-4.33E-02	1.69E-03 *		0.992
	$GAN_{ner} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.00	-1.31E-01 *	6.04E-03 *	-5.3E-05	0.965
Necromasa	$GAN_{nhp} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/F	0.13	2.40E-03	5.20E-04	-6.6E-06 *	0.860
	$GAN_{nhp} = a + b_1T$	SC/SF	0.10	6.20E-03 *			0.913
Corona	$GAN_{nrc} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/F	0.11	8.70E-03 *	-2.78E-04 *	3.0E-06 *	0.898
	$GAN_{nrc} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	0.07	9.06E-04 *	7.05E-05 *	-8.1E-07 *	0.947
	$GAN_{nrc} = a + b_1T + b_2T^2$	C/F	0.10	7.10E-03 *	6.47E-05 *		0.876
	$GAN_{nrc} = a + b_1T + b_2T^3$	C/SF	0.07	5.27E-03 *	-4.77E-05 *		0.861
Biomasa Rizomas	$GAN_{nbr} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/F	0.11	4.50E-03	3.90E-04 *	-5.3E-06 *	0.971
	$GAN_{nbr} = a + b_1T + b_2T^3$	SC/SF	0.09	5.13E-03 *	-2.43E-05 *		0.950
	$GAN_{nbr} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/F	0.11	-1.73E-03	2.77E-04 *	-2.1E-06 *	0.976
	$GAN_{nbr} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.08	2.20E-04	1.85E-04 *	-2.4E-06 *	0.936
Necromasa Rizomas	$GAN_{nrr} = a + b_1T + b_2T^2$	SC/F	0.01	7.60E-04 *	7.80E-06 *		0.944
	$GAN_{nrr} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	0.01	-1.14E-04	2.98E-05 *	-2.7E-07 *	0.968
	$GAN_{nrr} = a + b_1T + b_2T^2$	C/F	0.01	-1.13E-04	7.58E-06 *		0.843
	$GAN_{nrr} = a + b_1T + b_2T^2$	C/SF	0.01	-9.00E-05	7.36E-06 *		0.813
Raíces (m ²)	$GAN_{nra} = a + b_1T$	SC/F	0.58	3.69E-02 *			0.973
	$GAN_{nra} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	0.46	5.17E-03	1.08E-03 *	-1.5E-05 *	0.965
	$GAN_{nra} = a + b_1T + b_2T^2$	C/F	0.45	-1.91E-03	2.73E-04 *		0.908
	$GAN_{nra} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.35	-2.54E-03	4.20E-04 *	-3.9E-06 *	0.941
Fitomasa Subterránea	$GAN_{nfs} = a + b_1T$	SC/F	0.71	4.82E-02 *			0.978
	$GAN_{nfs} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	SC/SF	0.56	1.10E-02	1.05E-03 *	-1.4E-05 *	0.971
	$GAN_{nfs} = a + b_1T + b_2T^2$	C/F	0.56	-2.48E-04	3.78E-04 *		0.950
	$GAN_{nfs} = a + b_1T + b_2T^2 + b_3T^3$	C/SF	0.45	-2.79E-03	6.09E-04 *	-6.3E-06 *	0.954

Apéndice 5.3. Coeficientes de las funciones utilizadas para describir la acumulación de nitrógeno para cada compartimiento morfoestructural de los tratamientos. Los coeficientes de regresión (b) con asterisco son significativos al 0.05 en la prueba t-student ($b_1 = 0$).

(ppm)	SC/SF			C/SF			Suelo/SF		
	Amonio	Nitrato	Total	Amonio	Nitrato	Total	ANONIO	NITRATO	TOTAL
0	6,02 0,40	9,26 1,29	15,28 1,10	6,02 0,40	9,26 1,29	15,28 1,10	4,35 0,12	2,03 0,08	6,38 3,05
5	7,90 1,26	7,41 0,99	15,31 1,36	10,67 0,45	10,15 1,31	20,82 1,54	3,98 0,49	2,89 0,29	6,86 0,51
10	8,77 1,20	4,08 0,46	12,85 1,25	15,40 1,00	1,21 0,18	16,61 1,18	3,80 0,30	3,03 0,59	6,83 0,85
15	7,03 0,76	4,24 1,11	11,27 1,58	11,96 0,81	7,34 1,07	19,31 1,70	3,22 0,46	0,60 0,11	3,82 0,46
30	10,32 0,74	10,13 0,17	20,45 0,80	12,62 0,30	13,09 0,80	25,71 0,52	1,89 0,13	1,09 0,27	2,98 0,23
45	8,16 0,43	7,85 1,03	16,00 1,40	19,50 1,90	8,32 0,44	27,82 1,83			
60	3,65 0,34	3,79 0,86	7,44 1,10	1,18 1,19	4,55 1,22	5,73 1,74			

(ppm)	SC/F			C/F			Suelo/F		
	Amonio	Nitrato	Total	Amonio	Nitrato	Total	Amonio	Nitrato	Total
0	6,02 0,40	9,26 1,29	15,28 1,10	6,02 0,40	9,26 1,29	15,28 1,10	1,70 0,71	10,69 2,61	12,39 2,61
5	25,64 0,41	6,80 1,18	32,44 1,55	27,64 7,61	8,68 1,41	36,32 7,48	10,72 0,08	6,69 0,99	17,41 1,00
10	29,82 0,56	1,94 0,41	31,76 0,75	25,37 0,28	5,61 0,19	30,98 0,30	11,39 1,05	2,86 0,22	14,25 1,26
15	28,08 0,47	6,79 1,51	34,87 1,64	38,94 14,61	27,32 2,08	66,25 13,85	22,63 0,31	13,36 0,88	35,99 0,97
30	11,20 0,41	14,81 0,44	26,01 0,63	6,02 2,41	21,93 1,61	27,95 2,83	5,09 0,55	14,00 1,37	19,09 1,87
45	26,53 0,69	10,39 0,62	36,92 1,11	5,31 1,95	18,05 1,32	23,36 1,81	1,79 0,28	5,86 0,90	7,65 0,94
60	1,87 0,59	4,05 1,02	5,92 1,31	1,54 1,10	8,86 0,96	10,40 1,69	0,96 0,72	4,26 0,64	5,22 1,20

Apéndice 7.1. Media y desviación estándar del amonio, nitrato más nitritos y nitrógeno mineral total para todos los tratamientos con *P.maximum* y suelo desnudo. Los datos son expresados en ppm ó mgN/Kg suelo.

SC/SF				C/SF				Suelo/SF			
	Amonio	Nitrato	Total	Amonio	Nitrato	Total		Amonio	Nitrato	Total	
0	1,54 0,10	2,37 0,33	3,91 0,28	1,54 0,10	2,37 0,33	3,91 0,28		1,11 0,03	0,52 0,02	1,63 0,78	
5	2,02 0,32	1,90 0,25	3,92 0,35	2,73 0,11	2,60 0,34	5,33 0,40		1,02 0,12	0,74 0,07	1,76 0,13	
10	2,25 0,31	1,04 0,12	3,29 0,32	3,94 0,26	0,31 0,05	4,25 0,30		0,97 0,08	0,78 0,15	1,75 0,22	
15	1,80 0,20	1,09 0,28	2,89 0,40	3,06 0,21	1,88 0,27	4,94 0,44		0,82 0,12	0,15 0,03	0,98 0,12	
30	2,64 0,19	2,59 0,04	5,24 0,21	3,23 0,08	3,35 0,20	6,58 0,13		0,48 0,03	0,28 0,07	0,76 0,06	
45	2,09 0,11	2,01 0,26	4,10 0,36	4,99 0,49	2,13 0,11	7,12 0,47					
60	0,94 0,09	0,97 0,22	1,91 0,28	0,30 0,30	1,17 0,31	1,47 0,44					

SC/F				C/F				Suelo/F			
	Amonio	Nitrato	Total	Amonio	Nitrato	Total		Amonio	Nitrato	Total	
0	1,54 0,10	2,37 0,33	3,91 0,28	1,54 0,10	2,37 0,33	3,91 0,28		0,44 0,18	2,74 0,67	3,17 0,67	
5	6,56 0,11	1,74 0,30	8,30 0,40	7,07 1,95	2,22 0,36	9,30 1,91		2,74 0,02	1,71 0,25	4,46 0,26	
10	7,63 0,14	0,50 0,10	8,13 0,19	6,50 0,07	1,44 0,05	7,93 0,08		2,92 0,27	0,73 0,06	3,65 0,32	
15	7,19 0,12	1,74 0,39	8,93 0,42	10,20 3,23	6,99 0,53	17,19 3,04		5,79 0,08	3,42 0,23	9,21 0,25	
30	2,87 0,10	3,79 0,11	6,66 0,16	1,54 0,62	5,61 0,41	7,16 0,72		1,30 0,14	3,58 0,35	4,89 0,48	
45	6,79 0,18	2,66 0,16	9,45 0,28	1,22 0,29	4,62 0,34	5,84 0,29		0,46 0,07	1,50 0,23	1,96 0,24	
60	0,48 0,15	1,04 0,26	1,51 0,34	0,39 0,28	2,27 0,25	2,66 0,43		0,25 0,18	1,09 0,16	1,34 0,31	

Apéndice 7.2. Media y desviación estándar del amonio, nitratos más nitritos y nitrógeno mineral total para todos los tratamientos con *P. maximum* y suelo desnudo. Los datos son expresados en gN/m².