

CAMBIOS EN PARÁMETROS FÍSICOS, QUÍMICOS Y BIOLÓGICOS EN EL SUELO DE UNA SABANA PROTEGIDA DE QUEMA Y PASTOREO DURANTE VEINTICINCO AÑOS

Danilo López-Hernández¹, Ismael Hernández-Valencia¹ e Iraya Güerere¹

RESUMEN

La quema de vegetación es una práctica frecuente en las sabanas de *Trachypogon* para eliminar los pastos secos y favorecer la producción de follaje con mayor valor nutritivo para el ganado. La quema de vegetación también ha sido considerada un factor fundamental para explicar el origen y mantenimiento de los ecosistemas de sabanas, en virtud de los cambios que produce en la composición florística y en el ciclaje de nutrientes. Con el fin de determinar el efecto de la quema y el pastoreo sobre la calidad del suelo se estudiaron los cambios en características físicas, químicas y biológicas seleccionadas en muestras de suelos superficiales (0-15 cm) de un área bajo quema y pastoreo y otra protegida en donde no se practicó este manejo durante 25 años. Los resultados mostraron que en las sabanas protegidas de la quema y el pastoreo la fertilidad del suelo es mayor, debido a un pH menos ácido y más altos contenidos de materia orgánica, bases cambiables, fósforo orgánico y total, y nitrógeno total, así como una menor compactación y mayor capacidad para almacenar agua. Adicionalmente, se observó una mayor actividad microbiológica debido al mayor contenido de C y N microbiano.

Palabras clave adicionales: Fuego, calidad del suelo, biomasa microbiana, actividad fosfatásica

ABSTRACT

Physical, chemical and biological changes in the soil of a savanna protected from burning and cattle raising for twenty five years

Burning of vegetation is a frequent management in *Trachypogon* savannas to eliminate dry pastures and stimulate the production of foliage with higher nutritional content. Burning of vegetation has also been considered a key factor to explain the origin and maintenance of savanna ecosystems, due to the changes produced on floristic composition and nutrient cycling. In order to determine the effects of fires and cattle raising on soil quality, we studied the changes in the top soil (0-15 cm) on selected physical, chemical and microbiological characteristics in an area under burning and cattle raising, and in another protected during 25 years. The results showed that in protected savannas soil fertility is higher due to less acid pH and higher contents of organic matter, exchangeable bases, organic and total phosphorus, and nitrogen, along with lower compaction and higher water holding capacity. Additionally, a higher microbiological activity due to a higher microbial C and N was observed.

Additional key words: Fire, soil quality, microbial biomass, phosphatase activity

INTRODUCCIÓN

Las sabanas de *Trachypogon* son uno de los ecosistemas más extendidos de Venezuela; sin embargo, debido a la baja fertilidad de sus suelos y a un clima marcadamente estacional, su productividad es baja, lo cual reduce la capacidad para el establecimiento de una agricultura intensiva y rentable. Las actividades agrícolas en estas sabanas se limitan al desarrollo de una ganadería extensiva y cultivos de subsistencia

cuando no se usan fertilizantes (López-Hernández et al., 2005). En las sabanas de *Trachypogon* la quema de vegetación es una práctica común para estimular la producción de pastos con mayor valor nutritivo y eliminar el material seco poco apetecible para el ganado. También la quema de vegetación ha sido considerada como un factor fundamental para explicar el origen y mantenimiento de los ecosistemas de sabanas, en virtud de los cambios que producen en la composición florística y en el ciclaje de

Recibido: Octubre 3, 2007

Aceptado: Junio 27, 2008

¹ Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 47058. Caracas 1041-A. e-mail: dlopez@ciens.ucv.ve

nutrimentos (Sarmiento y Monasterio, 1975; San José y Fariñas, 1983; Hernández-Valencia y López-Hernández, 1999).

La Estación Biológica de los Llanos (EBL) en Guárico Central, Venezuela, ha estado protegida de la quema y pastoreo durante más de 25 años, situación que ha favorecido un cambio en la composición y abundancia de las especies vegetales de las sabanas originalmente existentes. El cambio más notorio se ve reflejado principalmente en un incremento en la densidad y diversidad del componente leñoso a partir del reservorio de especies locales (San José y Fariñas, 1983; Fariñas y San José, 1985), mientras que las especies del componente herbáceo, dominado originalmente por el género *Trachypogon*, vienen siendo reemplazadas paulatinamente por pastos de origen africano, particularmente por *Hyparrhenia rufa*. Así, la sabana arbolada típica de esta zona de los llanos centrales, bajo el sistema de protección se ha visto transformada luego de varios decenios en una sabana arbolada densa. Una situación similar a la descrita para la Estación Biológica de los Llanos ha sido presentada por Vuattoux (1976) en las sabanas de la Estación Experimental de Lamto, Costa de Marfil y por Coutinho (1988) en el Cerrado brasileiro.

Si bien en la EBL se han realizado estudios pormenorizados sobre los cambios del componente vegetal a lo largo del período de protección, menos información ha sido reseñada sobre los cambios en las características del suelo resultantes de la protección a la quema y pastoreo. Por ello, el principal objetivo de esta contribución es presentar una comparación de los principales indicadores de calidad de suelos en la sabana protegida de la EBL en relación a una sabana aledaña sometida a la quema y pastoreo característico de estas sabanas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en la Estación Biológica de Los Llanos, ubicada a 8 km al sur de Calabozo (8° 56' N, 67° 25' O), Estado Guárico, la cual desde su creación en 1964 se encuentra protegida de la quema y pastoreo. El clima del área de estudio es megatérmico (Aw) con un período lluvioso que se inicia en el mes de mayo y finaliza en diciembre. Los promedios anuales de precipitación y temperatura registran valores de

1334 mm y 27,5 °C, respectivamente. Los suelos de la zona son ácidos, de muy baja fertilidad natural, textura entre franco-arenosa a arcillo-franco-arenosa (Hernández-Valencia y López-Hernández, 2002). En general, cerca de la superficie se presenta una capa de grava cementada, con alto contenido de óxidos de hierro, modernamente clasificada como contacto petroférico (USDA-NRCS, 2003) y que lo ubica en el gran grupo de los Haplustox (Hernández-Valencia y López-Hernández, 2002). La vegetación típica es de sabanas arboladas bien drenadas con *Trachypogon* sp. como género dominante en el estrato herbáceo y *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides* y *Byrsomina crassifolia* en el estrato leñoso.

Se seleccionó un área representativa de la sabana bajo quema y pastoreo en los últimos 25 años (SN) y otra dentro de la EBL (aproximadamente 150 m de distancia) protegida de la quema y pastoreo (SP) durante el mismo tiempo. En ambas sabanas se seleccionaron 10 sitios al azar, en donde se realizaron los ensayos *in situ* de capacidad de campo (Anderson e Ingram, 1993), y se obtuvo igual número de muestras de suelo en los primeros 15 cm para realizar los análisis de laboratorio. Una porción de las muestras de suelos se secaron a temperatura ambiente, se tamizaron y homogenizaron para los restantes análisis físicos y químicos. Otra porción se refrigeró a 4 °C para posterior realización de análisis bioquímicos y microbiológicos.

A cada muestra de suelo se le determinó pH en una relación 1:2,5 (suelo:agua), materia orgánica por el método de combustión húmeda y nitrógeno total por el método de Kjeldahl (Anderson e Ingram, 1993). El fósforo disponible fue extraído con bicarbonato de sodio 0,5 N, el fósforo orgánico por la diferencia entre el contenido de fósforo extraído con H₂SO₄ 0,1 N en muestras suelos bajo combustión a 600 °C por dos horas y sin combustión (Saunders y Williams, 1955) y el fósforo total por digestión con una mezcla de ácido perclórico al 60 %. La determinación de P en los extractos se hizo con el método colorimétrico del complejo vanado-molibdato (Anderson e Ingram, 1993). Las bases cambiables (Ca, K, Na y Mg) se extrajeron con acetato de amonio y su cuantificación se logró con el uso de espectrofotometría de absorción atómica, mientras que el aluminio intercambiable fue extraído con

una solución de KCl 1M y determinado por titulación con hidróxido de sodio 0,1 M (Anderson e Ingram, 1993). Los análisis físicos realizados fueron: textura por el método del hidrómetro, densidad aparente y porcentaje de humedad (Anderson e Ingram, 1993).

El N microbiano fue determinado por el método de fumigación-extracción con cloroformo libre de alcohol como la diferencia en el N total extraído entre los suelos fumigados y no fumigados empleando el factor Kn 0,68 (Sparling y West, 1988). Igualmente, el C microbiano fue determinado por el método de fumigación-extracción (Vance et al., 1987) como la diferencia entre en el C extraído en suelos fumigados y sin fumar usando el factor Kc 0,38. El fósforo microbiano fue determinado con el método de fumigación-extracción con cloroformo de acuerdo a Hedley et al. (1982) usando el factor Kp 0,40.

La actividad de la enzima fosfatasa ácida, la cual es liberada por las raíces y microorganismos y actúa como catalizador en la mineralización del fósforo orgánico a inorgánico en el suelo, fue determinada colorimétricamente como la formación de PNF (p-nitrofenol) a partir de la hidrólisis de PNF-F (p-nitrofenil fosfato). Para ello se incubó 1 g de suelo fresco con PNF-F por una hora en buffer universal modificado a pH 6,5 (Tabatabai y Bremner, 1969).

Para el análisis de los resultados se realizaron comparaciones de media con una prueba de t de Student entre las variables estudiadas bajo cada condición.

RESULTADOS

Cambios físicos debido a la protección a la quema y el pastoreo

La protección contra la quema y el pastoreo afectó significativamente la densidad aparente y la capacidad de campo del suelo. En la sabana protegida se evidenció una menor densidad aparente que está asociada a la restricción del pastoreo y la compactación que éste produce. Como consecuencia de una menor compactación y mayor espacio poroso, la capacidad de almacenamiento de agua fue mayor en condiciones de protección (Cuadro 1), aunque ello también pudiera estar relacionado con un mayor contenido de materia orgánica en el suelo de la SP (Cuadro 2). Características más permanentes

como la composición granulométrica (arena, limo y arcilla) fue similar en ambos tipos de sabanas (Cuadro 1), lo que además asegura que diferencias en otras características físicas, químicas y biológicas del suelo son producto del manejo y no de los atributos texturales.

Cuadro 1. Características físicas de suelos de sabanas protegidas y no protegidas

Variable	Sabana protegida	Sabana no protegida
Arcilla (%)	22,5 a	25,3 a
Limo (%)	14,3 a	12,6 a
Arena (%)	63,2 a	62,1 a
Densidad aparente (g·cm ⁻³)	1,51 b	1,66 a
Capacidad de campo (% peso)	16,5 b	15,0 a

Letras iguales para una misma variable indican que no existen diferencias significativas entre las medias evaluadas según la prueba de t ($P \leq 0,05$)

Cambios químicos debido a la protección a la quema y el pastoreo

También los parámetros químicos fueron significativamente afectados en la SP respecto a la SN. Los valores de bases intercambiables totales fueron bajos en ambos suelos (0,34 y 0,57 cmol·kg⁻¹ en SN y SP, respectivamente); sin embargo, el mayor contenido de bases cambiables en SP, puede explicar el pH ligeramente más alto en SP de 6,00 unidades respecto a 5,75 unidades en SN (Cuadro 2). Los valores de capacidad de intercambio catiónico efectivo fueron muy bajos, como corresponde a suelos altamente meteorizados, no encontrándose diferencias significativas entre los suelos comparados. Por el contrario y ajustándose a los valores de pH, la acidez intercambiable también fue menor en la sabana protegida (Cuadro 2).

Los valores de carbono orgánico en SP superaron los valores para SN (Cuadro 2), lo cual se relaciona con la restricción de la quema y mayores aportes de materia orgánica al suelo. Ello también justifica los mayores valores de N total en SP (529 µg·g⁻¹), los cuales superaron significativamente los correspondientes a SN (458 µg·g⁻¹). Para el P disponible no se observaron cambios, aunque sí para el P orgánico y el P total, el cual también fue superior en la SP (Cuadro 2).

Cambios en la biomasa microbiana y actividad fosfatásica debido a la protección a la quema y el pastoreo

En correlación con sus contenidos de carbono orgánico, los valores de carbono microbiano en la zona protegida fueron más altos que los valores registrados en la sabana no protegida (Cuadro 3).

Un patrón similar fue observado para el N microbiano en donde la SP registró valores superiores en comparación a la SN. Por su parte, los valores de P microbiano no mostraron diferencias significativas entre ambos manejos, al igual que la actividad de la enzima fosfatasa ácida.

Cuadro 2. Características químicas de suelos de sabanas protegidas y no protegidas

Variable	Sabana protegida	Sabana no protegida
pH	6,00 a	5,75 b
Materia orgánica (%)	1,63 a	1,32 b
C total (%)	9450 a	7660 b
P disponible ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	3,2 a	3,5 a
P orgánico ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	65,5 a	56,3 b
P total ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	165 a	145 b
N total ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	529 a	458 b
Ca intercambiable ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,21 a	0,18 b
Mg intercambiable ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,16 a	0,07 b
K intercambiable ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,10 a	0,04 b
Na intercambiable ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,10 a	0,05 b
Total bases intercambiables ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,57 a	0,34 b
Aluminio intercambiable ($\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo)	0,62 a	0,72 b

Letras iguales para una misma variable indican que no existen diferencias significativas entre las medias evaluadas según la prueba de t ($P\leq 0,05$)

Cuadro 3. Características bioquímicas y microbiológicas de suelos de sabanas protegidas y no protegidas

Variable	Sabana protegida	Sabana no protegida
C microbiano ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	153 b	113 a
N microbiano ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	17,3 b	10,2 a
P microbiano ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	8,9 a	9,0 a
Actividad de fosfatasas ácidas ($\mu\text{g PNP}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	2,4 a	2,2 a

Letras iguales para una misma variable indican que no existen diferencias significativas entre las medias evaluadas según la prueba de t ($P\leq 0,05$)

DISCUSIÓN

Además de la influencia de condiciones específicas de tipo climático y edáfico, el origen y mantenimiento de las sabanas ha sido relacionado con la presencia de quemados de vegetación (Medina y Silva, 1990). Por esta razón, se podría considerar que la protección a la quema que se ha mantenido en la EBL, no es la usual del resto de las sabanas de *Trachypogon* en los alrededores de la EBL, así como en otras que se desarrollan al norte del Orinoco. Se ha demostrado que la protección contra las quemados de vegetación y el pastoreo de bovinos en los terrenos de EBL han producido un incremento en la densidad de árboles (Thielen et al., 2008), especialmente de

especies deciduas (San José y Fariñas, 1983), las cuales podrían suministrar mayor cantidad de materia orgánica y de mayor contenido nutricional al suelo respecto a las especies siempreverdes (Montes y Medina, 1977). Por otra parte, se ha sugerido que los árboles también pueden mejorar el contenido nutricional del suelo superficial al actuar como bombas de nutrientes transportados desde el subsuelo a la superficie, o bien como trampas de nutrientes cuando su follaje captura los nutrientes contenidos en la precipitación o el contenido en el polvo y las cenizas suspendidos en la atmósfera (Tamayo, 1971). Confirmación de estas hipótesis lo constituyen los trabajos de Kellman (1979) y Susach (1984), quienes han encontrado un enriquecimiento en el suelo

superficial bajo el dosel de árboles de sabanas, mientras que Belsky et al. (1995) demostraron lo mismo para el contenido de carbono microbiano y nitrógeno total.

Estos hallazgos apoyarían a los conseguidos en este estudio para la SP, donde los valores de pH y los contenidos de materia orgánica, nitrógeno total, bases cambiables, P orgánico, P total, y C y N microbiano fueron más altos y los de aluminio intercambiable más bajos respecto a la SN. Adicionalmente, en la SN, los aportes de materia orgánica y nutrientes al suelo fueron menores a la SP, por las quemaduras frecuentes que favorecen la transferencia de nutrientes hacia la atmósfera. A este respecto, Hernández-Valencia y López-Hernández (2002) encontraron que la quema en las sabanas de Calabozo es muy eficiente en la combustión del material vegetal epigeo, ya que más de un 90 % de la biomasa epigea y de los nutrientes en éstas son liberados a la atmósfera como gases y cenizas, reduciendo así los aportes de materia orgánica al suelo. No obstante, los mismos autores sostienen que las pérdidas de Ca y Mg pueden ser restituidas a través de las precipitaciones (Montes y San José, 1987), y las de N a través de la fijación atmosférica (López-Hernández et al., 2006).

Además de los aportes de materia orgánica al suelo por el componente epigeo, también es importante considerar los aportes por las raíces, más cuando están constituyen en los ecosistemas de sabanas, un compartimiento importante de almacenamiento de materia orgánica. San José et al. (1982) encontraron que luego de la quema, una mayor proporción del carbono asimilado por las plantas del estrato herbáceo de las sabanas de la EBL es dirigido a la producción de nuevo follaje que se vuelve a quemar durante la época seca en detrimento de la producción y de los aportes de materia orgánica al suelo por parte de las raíces. Ello también justificaría por qué el contenido de materia orgánica en los suelos de la Estación Biológica de los Llanos (1,63 %) fue levemente superior que los valores encontrados en la sabana no protegida de quema y pastoreo (1,32 %). Sin embargo, Güerere (1992) registró un contenido ligeramente menor de carbono orgánico en la Estación Biológica (1,09 %) respecto a la sabana sometida a quema y pastoreo (1,15 %). En la EBL ha sido reportada una mayor actividad de termiteros y de hormigas (San José et al., 1989),

que podría contribuir a disminuir los niveles de C en el suelo, al acelerar los procesos de descomposición-mineralización (López-Hernández, 2003).

Los termiteros de especies forrajeras como las que se encuentran en EBL, poseen un contenido de materia orgánica varias veces superior a los del suelo circundante y esta acumulación de C orgánico ocurre a expensa del C existente en los alrededores del termitero (López-Hernández, 2001). Si bien, este último resultado parece contradictorio, hay que resaltar que la información existente en la literatura al respecto es variable. Así, Brookman-Amisshah et al. (1980) para sabanas de Ghana reportaron un incremento en el contenido de materia orgánica en sabanas sometidas a quema, mientras que en una monografía sobre el papel del fuego en sabanas, Frost y Robertson (1985) señalaron que en muchos casos no se presentan diferencias significativas en el contenido de C orgánico entre sabanas sometidas al fuego y sabanas protegidas. En buena medida es muy posible que estas inconsistencias estén relacionadas con la época de toma de muestras, ya que la entrada de materia orgánica en las cenizas (no completamente oxidadas) al ecosistema es muy heterogénea y presenta un conjunto de factores asociados, tales como velocidad y turbulencia del viento que afectan la deposición de cenizas en el suelo (Hernández-Valencia y López-Hernández, 2002).

Los valores obtenidos de densidad aparente son indicadores de la compactación del suelo, así como del drenaje y la aireación. En la SP se encontró una menor densidad aparente, ya que en ausencia de pisoteo del ganado y debido a la actividad de las raíces y la fauna del suelo se mejora la estructuración y aumenta la porosidad y la capacidad de retención de agua. También el mayor contenido de materia orgánica en los suelos de la sabana protegida puede favorecer a una mayor capacidad de almacenamiento de agua debido a las características hidrofílicas de la materia orgánica (Brady y Weil, 2002). El mayor almacenamiento de agua en la SP le confiere a las plántulas de los árboles mayor capacidad para competir con las hierbas por agua, espacio y nutrientes (Medina y Silva, 1990) lo que puede llevar a cambios estructurales en la comunidad, como evidentemente han estado ocurriendo y se

reflejan en los resultados sobre el incremento en el componente arbóreo encontrados por diferentes autores (San José y Fariñas, 1983).

En el caso de las características biológicas, el incremento en la capacidad de almacenamiento de agua, así como los mayores contenidos de materia orgánica y nutrientes favorecerían la actividad microbiológica, tal como se encontró para el C y N microbiano. Sin embargo, no se obtuvo lo mismo para el P microbiano y la actividad de fosfatasa ácida y ello coincide también con la ausencia de diferencias en el contenido de P disponible entre los dos tipos de sabanas. A este respecto, se ha propuesto que la estabilización y mineralización del C y N ocurre a través de mecanismos diferentes que la estabilización y mineralización del P. La mineralización del C y N están estrechamente relacionados y es un proceso estrictamente catabólico que lleva a la formación de ATP dentro de la célula de los microorganismos. Por su parte, la mineralización de P es catalizada por la enzima fosfatasa, cuya producción por parte de las plantas y microorganismos es favorecida cuando los contenidos de P soluble en el suelo son bajos (McGill y Cole, 1981).

CONCLUSIONES

La protección a la quema y el pastoreo durante más de 25 años produjo una mejora en la calidad física, química y biológica del suelo. En la sabana protegida del fuego y pastoreo la compactación fue menor, lo cual procura una mayor capacidad de almacenamiento de agua en el estrato superficial del suelo. Por otra parte, el contenido de bases cambiables, C y N en el suelo y en la biomasa microbiana es más alto, debido a mayores aportes de materia orgánica y nutrientes al suelo.

LITERATURA CITADA

1. Anderson, J. e I. Ingram 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: A handbook of methods. C.A.B. International. U.K. 219 p.
2. Belsky, A.J., S.M. Mwonga, R.G. Amundson, J.M. Duxbury y A.R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their under canopy environments in high and low-rainfall savannas. *J. Appl. Ecol.* 30:143-155.
3. Brady, N. y R.R. Weil. 2002. The nature and properties of soils. 13 Edic. Prentice Hall. New Jersey. USA. 598p.
4. Brookman-Amisshah, J., J.N. Hall, M.D. Swaine e Y.J. Attakorah. 1980. A reassessment of a fire protection experiment in North Eastern Ghana savanna. *J. App. Ecol.* 17: 85-99.
5. Coutinho, L.M. 1988. Influencia del fuego en el cerrado del Brasil. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 145: 61-83.
6. Fariñas, M. y J.J. San José. 1985. Cambios en el estrato herbáceo de una parcela protegida del fuego y el pastoreo durante 23 años. *Acta. Cient. Venez.* 36: 199-200.
7. Frost, P.G.H. y F. Robertson. 1985. The ecological effects of fire in savannas. *In: Walker, B.H. (ed.). Determinants of tropical savannas.* IRL Press. Oxford, U.K. pp. 93-140.
8. Güerere, I. 1992. Comparación de parámetros químicos, físicos y de la biomasa microbiana del suelo entre una sabana protegida del fuego y una sabana quemada anualmente. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Biología. UCV. Caracas. 45 p.
9. Hedley, M.J., J.W.B. Stewart y S. Chahuan. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46: 970-976.
10. Hernández-Valencia, I y D. López-Hernández. 1999. Efectos de la quema sobre el ciclo del fósforo en una sabana de *Trachypogon*. *Ecotropicos* 12: 3-7.
11. Hernández-Valencia, I y D. López-Hernández. 2002. Pérdida de nutrientes por la quema de vegetación en una sabana de *Trachypogon*. *Rev. Biol. Trop.* 50: 1013-1019.
12. Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical trees. *J. Ecol.* 67: 565-577.

13. López-Hernández, D. 2001. Nutrient dynamics (C, N, P) in termites mound of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco Llanos (Venezuela). *Soil Biol. Biochem.* 33: 747-753.
14. López-Hernández, D. 2003. La actividad de la macrofauna (termitas y oligoquetos) en los suelos de sabana. *Venesuelos* 11(1-2): 15-25.
15. López-Hernández, D., Hernández-Hernández, R.M. y M. Brossard. 2005. Historia del uso reciente de las sabanas de América del Sur. *Estudios de casos en sabanas del Orinoco. Interciencia* 30: 623-630.
16. López-Hernández, D., S. Santaella y P. Chacón. 2006. Contribution of nitrogen-fixing organisms to the N budget in *Trachypogon* savannas. *Europ. J. Soil. Sci.* 42: 43-50.
17. McGill, W.B y C.V. Cole. 1981. Comparative aspects of C, N, S and P cycling through soil during pedogenesis. *Geoderma* 26: 267-286.
18. Medina, E. y J. Silva. 1990. Savannas of Northern South America: A steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *J. Biogeog.* 17: 403-413.
19. Montes, R. y E. Medina. 1977. Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behavior. *Geo. Eco. Trop.* 1: 295-307.
20. Montes, R. y J.J. San José. 1987. Flujo de nutrientes en un bosque de la sabana de *Trachypogon* de los Llanos del Orinoco: Precipitación y lavado foliar. *In: J.J. y Montes, R. (eds.). La capacidad bioproductiva de sabanas. San José, Centro Internacional de Ecología Tropical. Unesco/CIET. Caracas. pp. 254-279.*
21. San José, J.J., Berrade, F.J. Ramírez. 1982. Seasonal changes of growth, mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* savanna grass. *Acta Oecol. Ecol. Plant.* 3: 347-358.
22. San José, J.J. y M. Fariñas. 1983. Changes in tree density and species composition in protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
23. San José, J.J., R. Montes, P.A. Stansly y B.L. Bentley. 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building *Nasute* termites in *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21: 353-358.
24. Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. *In: F.B. Golley y E. Medina (eds.). Ecological Studies. Tropical Ecological Systems. Springer Verlag. New York, USA. pp. 223-250.*
25. Saunders, W.M.H. y E.G. Williams. 1955. Observations on the determination of total organic phosphorus in soils. *J. Soil. Sci.* 6: 254-257.
26. Sparling, G.P. y A.W. West. 1988. Modifications to the fumigation-extraction technique to permit simultaneous extraction and estimation of soil microbial C and N. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 19(3): 327-344.
27. Susach, F. 1984. Caracterización ecológica de las sabanas de un sector de los Llanos Bajos Centrales de Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 663p.
28. Tabatabai, M.A. y J.M. Bremner. 1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 1: 301-307.
29. Tamayo, F. 1971. Notas sobre la ecología de las sabanas. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.* 119/120: 158-178.
30. Thielen, D.R., San José, J.J., Montes, R.A. y R. Laird. 2008. Assessment of land use changes on woody cover and landscape fragmentation in the Orinoco savannas using fractal distribution. *Ecol. Indic.* 8: 224-238.
31. US Department of Agriculture-Natural

- Resources Conservation Service (USDA-NRCS). 2003. Keys to Soil Taxonomy. Washington. USA. 332 p.
32. Vance, E.D., D.C. Brookes y D.S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.* 19: 703-707.
33. Vuattoux, R. 1976. Contribution a l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan, série C*, tome XII, 35-63.