

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS

**Patrones de Diversidad Florística, Estructural y Funcional
de las Leñosas de la Sabana en un Gradiente Ambiental**

(Tesis Doctoral)

Tesista: Tania Zambrano
zamtania@ula.ve

Tutor: Dr. Juan Silva

Mérida Noviembre 2003

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes, para conocer y emitir veredicto sobre la **TESIS DOCTORAL** presentada por **Tania Praxedes Zambrano Guerrero** para optar al título de **Doctor en Ecología Tropical** y que se titula:

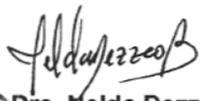
“Patrones de diversidad florística, estructural y funcional de las leñosas de la sabana en un gradiente ambiental”

hacemos constar que hoy 20 de noviembre de 2003, a las 3:30 p.m, nos constituimos como jurado, siendo presidente del mismo el Dr. Juan F. Silva. Luego de considerar las observaciones de cada miembro del jurado, autorizamos la presentación pública de la tesis. Luego, a las 4:00 p.m. se dio curso al acto público de sustentación de esta Tesis en el salón A-07 de la Facultad de Ciencias. Una vez concluida la presentación, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere y seguidamente su presidente invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. Una vez concluida la sustentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que:

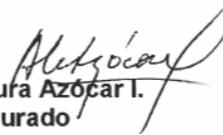
SE APRUEBA LA TESIS DOCTORAL PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN.


Dr. Juan F. Silva A.
Tutor




Dra. Nelda Dezzee
Jurado


Dr. Miguel Plonczak
Jurado


Dra. Aura Azócar I.
Jurado


Dr. Mario Farfán
Jurado

La Tesis “Patrones de Diversidad Florística, Estructural y Funcional de las Leñosas de la Sabana en un Gradiente Ambiental” fue financiada por el IAI a través del Proyecto Ricas (CRN No. 040), CONICIT-Proyecto 98003404, CDCHT de la ULA, y por una beca del CONICIT.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi profundo agradecimiento a todas aquellas personas e instituciones que me brindaron apoyo académico, económico y espiritual, para la realización de esta tesis.

Al ICAE por haberme dado la oportunidad de cursar estudios doctorales, y a todo su personal docente, técnico y administrativo.

A la profesora Aura Azócar por sus enseñanzas y su apoyo financiero a través de RICAS.

Al profesor Mario Fariñas por los conocimientos impartidos en la parte estadística.

Al profesor Juan Silva por su Tutoría, sus comentarios y sugerencias.

A Coromoto Erazo por su apoyo en la realización de los experimentos y la amistad brindada.

Al profesor Roberto Skwierinski del Laboratorio de Fijación Biológica del Nitrógeno, por el gran apoyo brindado en la realización de las pruebas experimentales.

Al Ing. Forestal Vicente Garay y Perito Forestal Luis Felipe Mora, del Laboratorio de Semillas Forestales del INDEFOR por la colaboración brindada en la determinación de la densidad de la madera, de las muestras recolectadas.

A Nancy Gavidia e Idalba Guadua, por el apoyo brindado.

A mi amiga Melangel Tacoronte por su amistad, y sus sabios consejos.

Al CONICIT, IAI-RICAS, CEP, y CDCHT, por el apoyo financiero brindado;

A mi madre, consejera, y gran soporte de mi vida;

A mis hijas Tania y Virginia, y

A mis hermanos.

Tabla de Contenido

Resumen	10
CAPITULO 1	14
Introducción General	14
CAPITULO 2.....	18
Area de estudio	18
Geología	18
Génesis de la Formación Mesa	19
Evolución Geomorfológica: Los Sistemas Morfogenéticos	20
Sistemas de relieve	22
Sistema de relieve las Piñas	23
Sistema de glacis coluvial y abanicos de explayamientos.....	24
Sistema de terrazas y mesa conservada en el sector sur.....	25
Precipitación	26
CAPITULO 3.....	28
Patrones de diversidad fisonómica, florística y estructural y sus relaciones ambientales.	28
Introducción	28
Objetivo General.....	29
Objetivos Específicos	29
Hipótesis	29
Materiales y Métodos	30
Area de estudio	30
Análisis de datos	38
Resultados.....	39
Patrones de diversidad florística en leñosas de la sabana	39
Distribución de las especies en el gradiente ambiental.....	39

Patrones Estructurales en las Leñosas de la Sabana	42
Sabana Abierta del Cerrito	43
Mata del Intercerrito	44
Sabana abierta del intercerrito	44
Sabana Arbolada de la Llanura coluvial	45
Sabana Arbolada de la Llanura coluvial Tigra	46
Sabana Arbolada de la Mesa Laterítica	47
Patrones estructurales de las poblaciones de leñosas en la sabana	48
Curatella americana	49
Bowdichia virgilioides	50
Byrsonima crassifolia	51
Casearia sylvestris	53
Byrsonima coccolobaefolia	53
Godmania macrocarpa	53
Byrsonima verbascifolia	53
Patrones estructurales de las especies del estrato leñoso de la sabana	54
Suelos	55
Ordenamientos	61
Interpretación de los Ordenamientos	68
Discusión	70
CAPITULO 4	73
Atributos vitales de las especies y patrones funcionales de las leñosas de la sabana	73
Introducción	73
Objetivo General	77
Objetivos Específicos	77
Materiales y Métodos	77

Area de estudio	77
Resultados.....	80
Otros atributos vitales de las especies	87
Ordenamientos Grupos de Respuestas y Especies.....	91
Discusión	93
CAPITULO 5.....	96
La latencia de las semillas, atributo funcional en las leñosas de la sabana.....	96
Introducción	98
Objetivos	100
Materiales y Métodos	100
Resultados.....	102
Pruebas de Viabilidad y Germinación.....	105
Discusión	108
CAPITULO 6.....	111
Patrones de de distribución de biomasa y crecimiento en dos especies de leñosas de la sabana estacional.....	111
Resumen	111
Introducción	113
Objetivo General.....	114
Objetivos Específicos	114
Hipótesis	114
Materiales y Métodos	115
Resultados.....	117
Discusión	130
CAPITULO 7.....	134
Discusión General	134
Referencias.....	137

Lista de Tablas

Tabla 3.1 Especificación de bloques y parcelas establecidas en el área de estudio en el PNAG.....	32
Tabla 3.2 Identificación de las parcelas de muestreo en el PNAG.....	36
Tabla 3.3: Parcelas con muestreo de suelos en el PNAG.....	37
Tabla 3.4 Índices de diversidad* por formas de relieve/fisonomía.....	39
Tabla 3.5. Densidad* individuos/ha y porcentual ¹ de las especies del estrato leñoso de la sabana en el gradiente ambiental-fisonómico.....	41
Tabla 3.6 Cambios en la participación porcentual de las especies en el gradiente ambiental-fisonómico. Diferencias significativas se indican en negrita.....	41
Tabla 3.7 Distribución porcentual ¹ de los individuos en categorías de diámetro y altura en el gradiente ambiental-fisonómico.....	42
Tabla 3.8 Diferencias estadísticas en la frecuencia de individuos según categorías diamétricas y de altura en el gradiente ambiental-fisonómico.....	43
Tabla 3.9 Estructura de Sabana Abierta del Cerrito*.....	43
Tabla 3.10 Estructura de la mata en el intercerrito*.....	44
Tabla 3.11 Estructura de la sabana abierta en el intercerrito*.....	45
Tabla 3.12 Estructura de la sabana arbolada en la llanura coluvial*.....	45
Tabla 3.13 Estructura de la sabana arbolada en la llanura coluvial-Tigra*.....	47
Tabla 3.14 Estructura de la sabana arbolada en la mesa laterítica*.....	47
Tabla 3.15 Cambios en la distribución porcentual del diámetro en la base de las especies en el gradiente.....	48
Tabla 3.16 Cambios en la distribución porcentual de la altura total de las especies en el gradiente.....	49
Tabla 3.17 Características texturales de los suelos muestreados en el PNAG.....	56
Tabla 3.18 Granulometría de las arenas de las muestras de suelos en el PNAG.....	58
Tabla 3.19 Estatus nutricional de las muestras de suelo en el PNAG.....	59
Tabla 3.20 Correlación de las especies del estrato leñoso de la sabana con las variables ambientales.....	67
Tabla 4.1 Especies seleccionadas para la toma de atributos vitales en el PNAG.....	79

Tabla 4.2. Los atributos vitales de las especies y forma de medición	79
Tabla 4.3 Distribución porcentual ¹ del atributo clonalidad según la condición adulto y rebrote en individuos clonales y no clonales del gradiente ambiental-fisonómico.	81
Tabla 4.4 Cambios en la distribución porcentual del atributo clonalidad según la condición adulto y rebrote del gradiente ambiental-fisonómico.....	81
Tabla 4.5. Distribución porcentual ¹ del espesor de corteza en categorías, en el gradiente ambiental.	82
Tabla 4.6 Diferencias en las frecuencias del espesor de corteza.....	82
Tabla 4.7. Distribución porcentual ¹ del atributo clonalidad a nivel de las poblaciones de leñosas.	83
Tabla 4.8 Distribución porcentual ¹ del atributo no clonalidad a nivel de las poblaciones de leñosas.	84
Tabla 4.9. Cambios en la distribución porcentual de la clonalidad según la condición de adulto y rebrote por especie, en el gradiente ambiental-fisonómico.....	85
Tabla 4.10 Cambios en la distribución porcentual del atributo espesor de corteza en las especies del gradiente ambiental-fisonómico.....	86
Tabla 4.11 Cambios en la distribución porcentual de espesor de corteza en las especies del gradiente ambiental-fisonómico.	87
Tabla 4.12 Estadísticas de la densidad de la madera en los grupos de especies – PNAG.	88
Tabla 4.13 Estadísticas del área foliar en los grupos de especies – PNAG.....	88
Tabla 4.14 Estadísticas del contenido de humedad foliar (LWC) en los grupos de especies–PNAG.	89
Tabla 4.15 Estadísticas del área foliar específica (SLA) en los grupos de especies-PNAG.	89
Tabla 4.16 Estadísticas del peso de semillas en los grupos de especies –PNAG.....	90
Tabla 5.1 Viabilidad en semillas de <i>C. americana</i> a diferentes tiempos de almacenamiento.	106
Tabla 5.2 Viabilidad en semillas de <i>C. vitifolium</i> a diferentes tiempos de almacenamiento.	106
Tabla 5.3 Germinación de <i>C. americana</i> en el tratamiento 'T3A'	107
Tabla 5.4 Porcentaje de germinación de <i>C. americana</i> en los tratamientos 'T4' y 'T5'....	107

Lista de Figuras

Fig. 2.1. Imagen del Sector Norte del PNAG.....	24
Fig. 2.2 Promedios de pluviosidad mensual en el PNAG.....	27
Fig. 3.1 Ubicación del área de estudio en el PNAG	31
Fig. 3.2 Esquema de la transecta (parcela).....	33
Fig. 3.3 Esquema de método de control de ubicación de árboles en sub-parcelas	35
Fig. 3.4 Distribución de alturas de <i>C. americana</i> en las formas de relieve – PNAG.	50
Fig. 3.5 Distribución diamétrica de <i>C. americana</i> en las formas de relieve –PNAG.	50
Fig. 3.6 Distribución de alturas de <i>B. virgiliooides</i> en las formas de relieve-PNAG	51
Fig. 3.7 Distribución diamétrica de <i>B. virgiliooides</i> en las formas de relieve-PNAG.....	51
Fig. 3.8 Distribución de alturas en <i>B. crassifolia</i> en las formas de relieve-PNAG	52
Fig. 3.9 Distribución diamétrica de <i>B. crassifolia</i> en las formas de relieve-PNAG.	52
Fig. 3.10 Perfil esquemático del área de estudio en el PNAG.	61
Fig. 3.11 Ordenamiento de las parcelas de muestreo en base a la matriz de densidades identificadas por su forma de relieve.	62
Fig. 3.12 Ordenamiento de las parcelas en base a la matriz de densidades, identificadas por su fisonomía.	63
Fig. 3.13. Ordenamiento de las especies en el plano DCA.....	64
Fig. 3.14 Correlación de las variables ambientales en el plano DCA	65
Fig. 4.1 Atributos de respuesta en el plano DCA.....	91
Fig. 4.2 Cluster de los grupos de especies.....	92
Fig. 5.1 Semillas de <i>C. americana</i> mostrando la carúncula	102
Fig. 5.2. a) y b) Semillas de <i>C. americana</i> mostrando los cortes de escarificación manual.	103
Fig.5.3. Semilla de <i>C. americana</i> escarificada germinando	104
Fig. 5.4. Plántula de <i>C. americana</i> de 15 días.....	104
Fig.5.5 Planta de <i>C. americana</i> de un mes	105

Fig. 5.6. Dinámica de la germinación en semillas de <i>C. americana</i> con dos tiempos de almacenamiento en el tratamiento 'T3A'.....	107
Fig. 5.7. Dinámica de la germinación en semillas de <i>C. americana</i> con diferentes tiempos de almacenamiento en los tratamientos 'T4' y 'T5'.	108
Fig. 5.8. Plántulas de <i>C. americana</i> de 34 días en el tratamiento 'T5'	108
Fig. 6.1 <i>C. vitifolium</i> de 165 días mostrando el xylopodio	126
Fig. 6.2. <i>C. americana</i> de 165 días	127
Fig. 6.3. <i>C. americana</i> de 620 días mostrando el xylopodio y brotes basales	128
Fig. 6.4. <i>C. vitifolium</i> de 620 días mostrando el xylopodio	129
Fig. 6.5. <i>C. americana</i> mostrando el hábito arrosetado	130

Resumen

En el estudio de los “Patrones de Diversidad Florística, Funcional y Estructural de las Leñosas de la Sabana en un Gradiente Ambiental”, nos planteamos por una parte el entendimiento de la multiplicidad de factores y procesos que a lo largo del tiempo han modelado un mosaico de ambientes geomorfológicos y pedológicos, que en el área de estudio ubicada en la región de los Llanos Altos Centrales de Venezuela, centro-sur del estado Guárico, Parque Nacional Aguaro-Guariquito, secuencian el sistema de relieve de mesas del Cuaternario, fuertemente disectadas en el sector norte, pasando por un glacis coluvial ligeramente inclinado en el sector medio, hasta un valle de terrazas escalonadas en el sector sur. A partir de ese gradiente de heterogeneidad ambiental, se definen las formas de relieve representadas por los Cerritos e Intercerritos de las mesas disectadas en el sector norte, la llanura coluvial del sistema glacis coluvial y abanicos de explayamientos, y la mesa laterítica del sistema de terrazas, mesa conservada y valles en el sector sur; formas de relieve desarrolladas sobre suelos polifásicos, en su mayoría bien drenados y distróficos; y con grandes extensiones de sabanas estacionales, con densidades de leñosas variables. En este gradiente la posición topográfica de los suelos y sus propiedades texturales, tienen incidencias contrastantes en la disponibilidad de agua en el suelo, la cual pareciera tener un efecto claro en los patrones fisonómicos, florísticos, estructurales y funcionales de las leñosas. La aproximación metodológica general del Proyecto abarcó aspectos descriptivos, y experimentales. La parte descriptiva consistió en el estudio comparativo de la diversidad a lo largo del gradiente y su relación con la heterogeneidad ambiental, así como también la respuesta funcional de las leñosas a la heterogeneidad ambiental y la frecuencia de fuego en términos de los atributos vitales de las especies; en tanto que la parte experimental se focalizó en la determinación de la viabilidad, longevidad y germinación de semillas y la distribución de biomasa y crecimiento de plantas producidas en condiciones experimentales. Presentamos nuestros resultados en términos de los ordenamientos de las parcelas de muestreo y las especies en el gradiente ambiental, la relación de las especies y los atributos vitales de las especies con la heterogeneidad ambiental y la frecuencia de fuego, la relación entre la disponibilidad de nutrientes (manipulados experimentalmente) con los patrones de distribución de biomasa y crecimiento de dos especies, obtenidas a partir de semillas sometidas a tratamientos pregerminativos para acelerar el proceso de germinación por quiebre de la latencia; y obtuvimos lo siguiente:

- 1) la heterogeneidad ambiental quedó expresada en el comportamiento diferencial de las variables pendiente, composición granulométrica y textural del suelo y profundidad del granzón basal a lo largo del gradiente;
- 2) las interacciones ambientales determinaron la dinámica y disponibilidad de agua en el suelo, la cual pareciera tener un efecto claro en los patrones fisonómicos, que en términos generales se asociaron a condiciones en la oferta de recursos distintas, y explicarían la coincidencia del gradiente

ambiental con el gradiente fisonómico: sabana abierta en el cerrito, sabana parque en el intercerrito y sabana arbolada en la llanura coluvial y mesa laterítica;

- 3) los patrones de diversidad de las leñosas de la sabana también están respondiendo a las variaciones ambientales, desde menos diversidad florística, estructural y funcional en las condiciones que provocan un mayor stress hídrico, a un incremento de la diversidad en las condiciones ambientales que propician una mejor disponibilidad de agua en el suelo;
- 4) La frecuencia de fuego, se presenta vinculada con las estrategias de evasión, tolerancia y regeneración de las leñosas de la sabana, y las cuales se manifiestan en los atributos vitales de las especies, y en la arquitectura de las comunidades de leñosas. Atributos como la capacidad de rebrote, el diámetro y el espesor de corteza se presentan relacionados con la frecuencia de fuego, mostrando variaciones desde una arquitectura simpódica con abundantes rebrotes basales, porte bajo, espesor de corteza fino, en las condiciones de mayor frecuencia de fuego, a una arquitectura predominantemente monopódica, conformada por individuos de porte alto, diámetro y espesor de corteza grueso en los sitios donde la frecuencia de fuego se supone menor como en las matas;
- 5) Atributos como el área foliar específica, área foliar y contenido de humedad foliar, se presentan vinculados con la disponibilidad de agua en el suelo; y tienden a incrementar en las condiciones que propician una mejor oferta de agua; atributos que se reflejan en grupos funcionales, mayormente restringidos a las matas.
- 6) Otros atributos como la tasa de crecimiento relativo (RGR), pareciera ser un rasgo distintivo entre las especies de los grupos funcionales. En condiciones experimentales, el incremento en la oferta de nutrientes en los rangos manipulados, afectó positiva y significativamente la tasa de crecimiento de la especie del grupo de las mesófilas (*Cochlospermum vitifolium*), mientras que la tasa de crecimiento de la especie del grupo de las esclerófilas (*Curatella americana*) permaneció insensible a la oferta de nutrientes; y
- 7) atributos como la quiescencia y latencia de las semillas, aseguran una mayor longevidad de las semillas, de importancia para el mantenimiento de poblaciones por esta vía, en las condiciones de la sabana estacional.

CAPITULO 1

Introducción General

Los patrones de diversidad de leñosas y herbáceas en las sabanas neotropicales son regulados por las interacciones de una serie de factores como el clima, el suelo, el fuego y el pastoreo (Sarmiento 1990; Archer 1990, 1995; Solbrig 1991, Medina y Silva 1990). Esta diversidad de factores y procesos actúan a diferentes escalas espacio-temporales (Archer 1989; Scholes y Archer 1997) y ponen de manifiesto la heterogeneidad ambiental, variable que afecta tanto la disponibilidad de recursos como la disponibilidad de agua en el suelo (Goldstein y Sarmiento 1987; Skarpe 1991; Skarpe 1992) y ello a su vez determina los patrones de diversidad de leñosas de la sabana (Medina y Silva 1990).

A la escala del paisaje las variaciones espaciales en la geomorfología, suelos, precipitación o el régimen de perturbaciones, han sido citadas como los factores que afectan la diversidad de leñosas y gramíneas e influyen su relativa proporción (Archer 1995). En el ámbito regional, los procesos geomorfológicos y edáficos (Medina y Silva 1990) actuando de manera homogénea, han dado lugar, en algunas grandes áreas, al desarrollo de una fisonomía particular, como es el caso de las sabanas de los Llanos del Orinoco y las llanuras aluviales de la región de Apure. En otros casos, como las sabanas del piedemonte de Barinas, la heterogeneidad de procesos da como resultado un mosaico de fisonomías de sabanas (Sarmiento et al., 1971; Silva et al., 1971). Por ejemplo, las variaciones en la duración de la disponibilidad estacional del agua en el suelo ha permitido la diferenciación de tres tipos: sabanas estacionales, hiperestacionales y semiestacionales (Sarmiento 1990; Sarmiento 1996). Estas variaciones estacionales se presentan vinculadas no sólo a las fluctuaciones interanuales de las precipitaciones, sino también a las características geomorfológicas-pedológicas del sustrato (Goodland y Pollard 1973; Lopes y Cox 1977; Pivello y Coutinho 1996). En el caso del componente leñoso de la sabana, la cantidad de agua disponible en los horizontes profundos del suelo, durante la estación seca, está directamente relacionada con la densidad del estrato leñoso (Sarmiento 1990), y la contribución de este estrato en términos de altura, cobertura o densidad en la estructura del ecosistema, permite la diferenciación fisonómica de la sabana (Sarmiento y Monasterio 1971) en sabana pastizal sin leñosas que superen la altura del estrato herbáceo, la sabana abierta donde el estrato leñoso no supera el 2% de cobertura y la sabana cerrada donde la cobertura no es mayor del 15%. En el caso específico de las sabanas de Venezuela, que ocupan aproximadamente una tercera parte del territorio (300.000 km²), el estrato leñoso está conformado en su mayor parte por árboles de porte bajo y achaparrado, de densidad variable dentro de la matriz herbácea, con predominio de las leñosas siempre-verde típicas como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgilioides* entre otras. Otro grupo fisonómico, muy frecuente en los llanos centrales de Venezuela, es la sabana parque, constituida por leñosas

agrupadas en islas boscosas o “matas” de composición florística variable, predominando en general las especies como *Copaifera officinalis*, *Cassia moschata*, *Cochlospermum vitifolium*, y *Xylopia aromatica*, entre otras, y en su mayoría deciduos (Goldstein et al. 1990). Por ello, la sabana tropical de los llanos de Venezuela, tienen una amplia connotación por su diversidad en tipos ecológicos, fisonómicos, estructurales, y funcionales; regulados por una cantidad de factores y procesos entre los cuales la estacionalidad en la disponibilidad de agua en el suelo figura como uno de los condicionantes principales, y de alto significado ecológico para los componentes o tipos funcionales del ecosistema (Goldstein y Sarmiento 1987; Sarmiento 1984).

Otro factor que aparece reseñado ampliamente en la literatura, también como determinante de la sabana, es el fuego (Frost et al., 1983), en especial como regulador de la densidad del componente leñoso (San José y Fariñas 1983); sin embargo, existe poca evidencia experimental, al nivel de las sabanas tropicales, del rol del fuego en la relación leñosa/herbácea. En la literatura los estudios con exclusión del fuego han mostrado un considerable incremento de la densidad del estrato leñoso (San José y Fariñas, 1983, 1991). Estos trabajos son generalmente, citados como evidencia del efecto del fuego sobre la estructura del ecosistema sabana (Solbrig et al., 1996; Scholes y Archer, 1997); sin embargo, la falta de un control experimental adecuado en esos estudios no permite diferenciar con precisión los efectos directos del fuego de otros factores intervinientes (Silva et al. 2001).

Fuegos recurrentes inducen secuencias sucesionales en la vegetación y también causan ajustes en la abundancia relativa de las especies, e incluso pueden producir extinción local de ciertas especies (Noble y Slatyer 1980). En el caso de las sabanas estacionales de Venezuela que se queman regularmente cada año (Silva et al. 1990), el predominio de árboles siempreverdes, característicos de estas sabanas, está relacionado con su resistencia al fuego (San José y Fariñas 1983). Estas especies poseen adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten mantener un balance de CO₂ positivo, durante la época seca (San José 1977). Otros atributos de las especies, como la resistencia térmica asociada al espesor de corteza (Guedes 1993), la propagación clonal (Hoffman 1998) y la capacidad de rebrotar a partir de órganos subterráneos (Mooney 1977; James 1984; Medina y Silva 1990; Gignoux et al. 1997) son atributos importantes en la determinación de la ocurrencia de especies en áreas sujetas a quemaduras recurrentes. También la presencia de estructuras subterráneas en el suelo como el xylopodio, observado en algunas leñosas de la sabana puede estar relacionada con el fuego (González 1967). La influencia del fuego, sobre la sabana parece determinar que muchas de las leñosas sean consideradas como pirófilas (Coutinho 1982; Guillon 1983, Sarmiento 1983). Por el contrario, los árboles deciduos, con ciclos fenológicos asociados con la estación de lluvias, se presentan como más sensibles al fuego y por lo tanto se excluyen del grupo de leñosas que regularmente habitan como elementos aislados de las sabanas quemadas (San José y Fariñas 1983).

Este conjunto de atributos, ha sido también citado en la literatura de relevancia funcional con relación al disturbio (Weiher et al. 1999; Bond y Midgley 2001; McIntyre y Lavorel 2001). El enfoque funcional ha ganado en años recientes, considerable interés y su uso como herramienta de clasificación de la vegetación, y de desarrollo de modelos de predicción de la respuesta de la vegetación en escenarios de cambios globales se ha generalizado (Díaz. et al 2002). Un rasgo común de esos trabajos es la relación que se establece entre atributo, estructura y función del ecosistema en estudio, por ejemplo la relación funcional entre los atributos de las especies y el disturbio es analizada por McIntyre et al. (1999); Kleyer (1999). Este último aspecto se establece a varios niveles; a la escala del paisaje se analiza la frecuencia de la distribución de grupos de atributos en los gradientes ambientales (Kleyer 1991; McIntyre et al., 1995; Díaz et al., 1998); a la escala global con el uso de modelos se busca predecir las respuestas de los patrones de vegetación a los cambios climáticos (Prentice et al. 1992; Box 1996).

Nuestro estudio planteó por una parte, el entendimiento de la multiplicidad de factores y procesos que a lo largo del tiempo han modelado las formas de relieve en el área de estudio (Cap. 2), y los cuales han dado como resultado la diversidad de patrones florísticos, estructurales y funcionales del ecosistema que se observan en la actualidad. Sin este conocimiento previo sería muy difícil tratar de dar interpretaciones aceptables para explicar la heterogeneidad ambiental, reflejada en los patrones de diversidad de las leñosas. Por otra, se planteó también la caracterización de los patrones de diversidad de las leñosas y los procesos que los modulan con relación al patrón textural del suelo (Cap.3) en un gradiente ambiental representado por cinco formas de relieve, ubicadas en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, estado Guárico. También quisimos estudiar la respuesta funcional de las leñosas de la sabana a la heterogeneidad ambiental y la frecuencia de fuego en términos de los atributos vitales de las especies (Cap. 4); la latencia de las semillas, y su significado funcional (Cap.5); y los patrones de distribución de biomasa y crecimiento de algunas leñosas de la sabana (Cap. 6).

La aproximación metodológica general abarcó aspectos descriptivos y experimentales. La parte descriptiva consistió en el estudio comparativo de la diversidad florística, estructural y funcional de la vegetación leñosa de la sabana estacional a lo largo de un gradiente textural que reveló un patrón de disponibilidad de agua en el suelo, representado por cinco formas de relieve, y a la vez sometidas a quemadas frecuentes. La aproximación experimental se focalizó en la realización de experimentos para conocer la viabilidad, longevidad y germinación de semillas y la distribución de biomasa y crecimiento de plantas producidas en condiciones experimentales.

Cabe señalar que este estudio forma parte de los Proyectos “Estudio Comparativo de los Efectos de Cambios Globales sobre la Vegetación de dos Ecosistemas: Alta Montaña y Sabana Tropical” financiado por el Instituto Interamericano para la Investigación en Cambio Global (IAI); y del Proyecto “La Conservación y los Patrones Espaciales de la Diversidad Vegetal a diferentes Escalas” financiado por

Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, FONACIT, en el marco de la Agenda Biodiversidad.

CAPITULO 2

Area de estudio

El sitio objeto del estudio se encuentra ubicado en la región de los Llanos Altos Centrales de Venezuela, centro-sur del estado Guárico, cerca de la localidad de Calabozo, y pertenece al Parque Nacional Aguaro-Guariquito jurisdicción de los municipios Infante y Miranda, entre los $7^{\circ} 32'$ y $7^{\circ} 72'$ de Longitud Oeste y $9^{\circ} 52'$ a $9^{\circ} 80'$ de Latitud Norte. La zona se caracteriza por presentar un sistema de relieve predominantemente de mesas disectadas por fallas, caños, cárcavas, cerritos e intercerritos, cubiertas por una variedad de sedimentos de naturaleza coluvio-aluvial, depositados a diferentes profundidades y de composición granulométrica diversa, lo que provoca una gama de diferenciación de fisonomías contrastantes entre el bosque, la sabana parque y la sabana arbolada, que varían en diversidad, densidad y composición florística. La sabana parque constituida por matas dispersas, la sabana abierta, con leñosas dispersas en la matriz herbácea, y la sabana arbolada con leñosas formando un estrato importante.

Geología

Las formaciones que afloran en el área de estudio son la Formación Chaguaramas del Terciario: Mioceno temprano medio y la Formación Mesa del Cuaternario: Pleistoceno. La litología de la formación Chaguaramas está constituida esencialmente por alternancia irregular de arenas lutitas y lignitos con arcillas y conglomerados de guijarros arcillosos (LEV 1997). En cuanto a la formación Mesa la litología consiste de arenas de grano grueso y gravas, conglomerados rojos a casi negro, y arenas blanco amarillentas, rojo y púrpura (LEV 1997). La no-compactación de las arenas y el espesor mucho más débil de la mesa en la región constituyen las principales diferencias con respecto a los sedimentos de mesa encontrados en los llanos orientales (Berthois y Roa Morales 1971).

Un análisis granulométrico de los sedimentos de la Formación Mesa en el estado Guárico realizado por Berthois y Roa Morales (1971) y COPLANARH 1974b mostraron la siguiente constitución:

- a) los cantos rodados ubicados preferentemente en las partes de pendientes altas de las mesas, conforman un material muy heterométrico de espesor variable constituido por piedras, guijarros, gravas, mezclado en una matriz arcillo-arenosa;
- b) la fracción de gravas mayores de 2 mm y generalmente cementadas por óxidos de Fe;
- c) la fracción arcillas sin grava entre 0,064 y 0,25 mm, provenientes en su mayoría de los depósitos del Oligoceno-Mioceno;

- d) la fracción de arenas finas, medias y gruesas entre 0,063 a 2 mm, presentes en los horizontes superficiales de la formación. Los sedimentos más característicos están formados por arenas medias y finas en proporción del 60-80% de las arenas totales;
- e) las areniscas del Oligoceno-Mioceno; y
- f) la fracción de arcillas mayores de 0,05 mm.

En cuanto a las fracciones de limo, una de las características de la formación Mesa es la baja proporción de este sedimento, que en promedio se encuentra entre 10 – 15%.

Génesis de la Formación Mesa

La génesis de la Formación Mesa es aún controversial. Según Juana de González (1946), la formación es producto de una sedimentación fluvio-deltaica y paludal resultado de un extenso delta que avanzaba hacia el este en la misma forma que avanza hoy el delta del río Orinoco. Sin embargo, por la naturaleza detrítica, terrestre y sin fósiles marinos de los sedimentos. Zinck y Urriola (1970) consideran que la formación es producto de depósitos torrenciales y aluviales, aportados por los ríos provenientes de las cordilleras del Norte: Interior Central y Oriental (Vivas 1992); y puesto en evidencia en la zona por el predominio del mayor grosor de los sedimentos en las áreas cercanas a la cordillera y también por la naturaleza torrencial aluvial y heterométrica de los sedimentos de la mesa (Zinck y Urriola 1970). Al norte de Espino los aluviones de la formación están constituidos por cantos rodados de areniscas y areniscas cuarcíticas dentro de una matriz rojo-amarillenta poco consolidada (Vivas 1992). Un sedimento muy parecido y con disminución paulatina del tamaño de los aluviones desde el norte hacia el sur reportan para los llanos de Calabozo (Sarmiento y Monasterio 1970). En el sector Norte del PNAG se observan estos cantos, encima del substrato terciario.

Los factores climáticos y paleoclimáticos que desencadenaron los mecanismos erosivos y de transporte masivo de sedimentos y dieron como resultado la deposición de la Formación Mesa¹ corresponden a condiciones climáticas asociadas a la primera oscilación del Cuaternario a comienzos del Pleistoceno (Zinck y Urriola 1970), caracterizados por condiciones semiáridas que provocaron la erosión de las vertientes, y la degradación de la cobertura boscosa, alternando con períodos húmedos que causaron erosión lineal y disección profunda del terreno (Bigarella et al. 1969). Por otra parte, Bull (1977) considera que estas formas de relieve aluvial, están vinculadas a la actividad tectónica a partir de levantamientos orogénicos, que crearon importantes desniveles entre la zona de

¹ El nombre de mesa se asigna tanto a la formación geológica como a la forma de relieve resultante de los procesos morfogenéticos.

ablación, representada por la Serranía del Interior, y la zona de recepción (Zinck y Urriola 1970).

Las mesas constituyen el rasgo más sobresaliente del paisaje de los Llanos Centrales y originalmente fueron depósitos modelados en terrazas y abanicos aluviales coalescentes (Vivas 1992). Ello lo evidencia la naturaleza heterométrica de su substrato.

Además del relieve de mesa característico, en el área se distinguen otras paleoformas del Cuaternario ampliamente extendidas y que en secuencia conforman la mesa o altiplanicie dominante, de la cual parte ligeramente inclinado y suavemente ondulado el glacis coluvial que, a su vez entra en contacto con un valle más o menos amplio formado por terrazas escalonadas (Vivas 1992). Los estudios de Sarmiento y Monasterio (1971) en los llanos de Calabozo hacen mención a la secuencia: mesa, glacis coluvial (los autores denominan a esta forma llanura coluvial) y terrazas. Toda la evolución cuaternaria está representada en secciones o secuencias de tal naturaleza, desde el Pleistoceno Inferior, correspondiente a las mesas, pasando por los glacis coluviales del Pleistoceno Medio y Superior hasta los niveles de terrazas que van desde el Q3, hasta el Q1 y Q0 (Vivas 1992).

Evolución Geomorfológica: Los Sistemas Morfogenéticos

Posterior a la deposición de la formación Mesa, ocurrieron una serie de movimientos tectónicos que se reflejaron en hundimientos, escalones de mesa y basculamientos, los cuales modificaron los sistemas morfogenéticos originales, cambiaron el patrón de la red de drenajes y crearon condiciones para la morfogénesis de nuevos sistemas, favorecidos por las condiciones bioclimáticas antiguas y vigentes. Las fosas tectónicas u hundimientos locales contribuyeron a aislar las mesas actuales, las que a su vez fueron afectadas por basculamientos o torcimientos que causaron ondulaciones en estas (Zinck y Urriola 1970, COPLANARH 1974a, 1974b).

Las condiciones creadas por la tectónica favorecieron el desencadenamiento de dos procesos morfodinámicos: el escurrimiento difuso y la erosión regresiva (Zinck y Urriola 1970; COPLANARH 1974a, 1974b). Estos procesos morfodinámicos cuya intensidad ha variado en función del substrato y los resultados de la tectónica, afectaron las formas originales y crearon una diversidad de ambientes geomorfológicos y pedológicos.

Por la acción de la erosión regresiva se entallaron zonas de fondo cóncavo y rebordes suavemente inclinados (Zinck y Urriola 1970). Estas zonas ubicadas en posiciones más bajas con respecto a las mesas constituyen zonas de recepción de los coluvios provenientes de las partes más altas. Sobre estas nuevas unidades deposicionales y edáficas, originadas por coluviación y erosión regresiva se formaron los suelos coluviales (Zinck y Urriola 1970, COPLANARH 1974a, 1974b) constituidos por sedimentos provenientes de los horizontes superficiales

de la formación mesa, en las partes altas, y que por efecto de la erosión laminar han sido removidos, transportados y depositados en estos sitios. En consecuencia, debido a la naturaleza dinámica del proceso, favorecido por las condiciones climáticas antiguas y actuales, los suelos coluviales son polifásicos caracterizados por varias fases de remoción, transporte, depósito y pedogénesis (COPLANARH 1974a, 1974b).

La nueva fase de evolución pedogenética de los coluviones, debida a los procesos de meteorización, varía en función de la edad y del medio receptor (COPLANARH 1974a, 1974b). La mayoría de los suelos coluviales identificados en la región de los llanos centro-orientales se ubica en el orden de los entisoles (Quartzipsamments), que según la definición son suelos aparentemente recientes y poco evolucionados, aunque en las condiciones de la dinámica pedogenética prevalente en la región y ya expuestas, le confieren a los suelos coluviales un grado avanzado de evolución, desarrollados a partir de sedimentos lixiviados, y por lo tanto empobrecidos en minerales.

Otra característica del área lo constituye el fenómeno de induración, proceso relacionado con la dinámica de óxido reducción del Fe y el cual se manifiesta de diferentes formas: coraza laterítica, matriz de suelos que aumenta de consistencia a medida que el proceso se acentúa, pasando de matriz de color grisáceo, al inicio del proceso, a matriz con moteos en el estado intermedio, hasta matriz endurecida con aureolas goetíticas y nódulos hematíticos, y finalizando con el acorazamiento total del material (Malagón y Ochoa 1980). Estos últimos reflejan la mayor expresividad del fenómeno y el máximo contenido de Fe '23-35%' (Malagón y Ochoa 1980).

Los encorazamientos ferrugíneos o "arrecifes" se acentúan por la estacionalidad climática contrastante. La mayor expresión del proceso ocurre debido a los cambios de capilaridad en la zona de contacto entre las dos fases sedimentarias. Así, durante la época húmeda se produce la movilización de los minerales ferromagnesianos (anfíboles, piroxenos, limonita) presentes en las rocas del Terciario y Mesa, la textura esencialmente arcillosa del substrato terciario favorece por una parte la saturación estacional y la concentración de los sesquióxidos de Fe solubles; y por otra parte la porosidad del material de Mesa favorece la circulación de las soluciones de Fe y Mn, y la penetración del aire durante la estación seca y por consiguiente la oxidación de los sesquióxidos de Fe.

En el área de estudio la dinámica del Fe y su relación morfológica con los perfiles del suelo tiene su expresión en la secuencia de moteos del perfil, y por la presencia de nódulos y concreciones; producidos por el ascenso del Fe a través de niveles freáticos fluctuantes y el lavado del Fe de horizontes superiores (Monasterio y Sarmiento 1968). En otros casos, aflora en forma muy local, específicamente en la zona de contacto de la formación Mesa con las rocas del substrato del Terciario (COPLANARH 1974a, 1974b).

En general se puede resumir que los procesos morfodinámicos que se desencadenaron por la acción de la tectónica, y favorecidos por las condiciones climáticas estacionales contrastantes antiguas y vigentes, contribuyeron a crear una diversidad de ambientes geomorfológicos y pedológicos cuyos resultados más resaltantes en el área de estudio lo constituyen:

- 1) truncamiento de suelos en los sitios de mayor pendiente (por ejemplo en el Sector Norte del PNAG): remoción de los horizontes superficiales más sueltos, y exposición del horizonte Bt más coherente y endurecido;
- 2) suelos coluviales en zonas de recepción de coluvios (pie de ondulaciones, glacis coluviales y valles), por ejemplo en los Sectores Platanal, Agua Blanca y Mocapra. Por efecto del truncamiento, ya citado, los suelos coluviales se desarrollan a partir de material retomado de los horizontes afectados por la ablación, es decir es un material que ya ha sufrido transformación pedológica y que se encuentra en nueva fase de evolución pedogenética;
- 3) afloramientos ferrugíneos por ejemplo en el tope de las ondulaciones del sector Norte del PNAG, y en los escalones superiores de las terrazas del sector Mejo; y puestos en inversión de relieve por su resistencia (COPLANARH 1974a, 1974b);.y
- 4) desferruginización casi completa: glacis coluvial (por ejemplo al inicio del sector Platanal): lavado o lixiviado parcial o total de los óxidos de hierro, siempre presentes en la formación Mesa, por la acción del agua de lluvia, escurrimiento difuso, o resurgimiento de aguas infiltradas;

En conclusión, podemos decir que el área de estudio, a pesar de su aparente uniformidad, encierra una gran heterogeneidad ambiental resultante de la interacción de una serie de factores y procesos que han modelado un mosaico de ambientes geomorfológicos y pedológicos, sobre los cuales se desarrollan los patrones florísticos, funcionales y estructurales de la sabana, fisonomía predominante en el área de estudio.

Sistemas de relieve

El PNAG forma parte de las altiplanicies de la región de los Llanos del Orinoco de Venezuela conformado en el área de estudio por sabanas del tipo estacional (Sarmiento 1983), y está constituida por acumulaciones sedimentarias antiguas de la Formación Mesa de origen Plioceno-Pleistoceno Inferior (Zinck y Urriola 1970), con suelos polifásicos, en su mayoría bien drenados y distróficos; y sobre los cuales se encuentran grandes extensiones de sabanas con densidades variables de leñosas. El parque abarca una extensión de 5.857 km², y el área de interés ocupa aproximadamente un 40% de la superficie total del parque, y se caracteriza por presentar una densidad de drenaje alta y un sistema de relieve compuesto por mesas fuertemente disectadas con relieve ondulado en sector norte, zonas

más o menos llanas que ocupan la posición central o intermedia y los restos de mesas planas pocos disectadas hacia el sector Sur-Oriental. En toda el área se diferencia un mosaico de fisonomías desde el pastizal, bosque de galería, morichales, matas a sabanas arboladas con diferentes grados de densidad del estrato leñoso.

Con base en la fotointerpretación realizada del PNAG a partir de fotografías de la misión 112 del año 1978 escala 1:50.000 y de las cartas catastrales del sector, del año 1998 a escala 1:25.000 elaboradas por la Oficina Nacional de Catastro de Tierras y Aguas, se sectorizó el área de estudio tomando en consideración el sistema de relieve, diferenciándose:

- 1) el sistema de relieve las Piñas en el sector norte del PNAG;
- 2) el sistema de glacís coluvial y abanicos de explayamientos en el sector medio del PNAG; y
- 3) el sistema de terrazas, mesa conservada y valles en el sector sur-este correspondiente al área de Mejo.

Los tres conjuntos de paisajes encierran características litológicas, topográficas, pedológicas y fisonómicas diferentes, que a continuación intentamos describir.

Sistema de relieve las Piñas

El sistema de relieve las Piñas ocupa la posición norte del PNAG (Fig. 2.1) con relieve fuertemente ondulado y disectado por el entalle de los ríos que tienen sus nacientes en este sector. Las características morfológicas de este paisaje están vinculadas con la tectónica ocurrida a principios del pleistoceno; y con la erosión hídrica provocada por el entalle de los ríos. La tectónica ocasionó el levantamiento de este escalón de mesa y marcó la divisoria de aguas entre la red de drenaje que desagua hacia el río Orituco por el norte y la red que drena hacia el sur (Sarmiento y Monasterio 1971).

A medida que los drenes de los Ríos San José, Quebrada Rajana y Quebrada Amarilla por el oeste, Quebrada Calabocito y Quebrada Platanal por el centro y río Agua Blanca y Mocapra por el este se encajonaron y alargaron por erosión regresiva a lo largo de las líneas de menor resistencia, las superficies de mesa comprendidas entre los drenes se modelaron en ondulaciones muy amplias cuya pendiente general ha aumentado por el entalle de los ríos (COPLANARH 1974a, b), conformando un sistema de cerros, intercerritos, cañadas y caños (Sarmiento y Monasterio 1971). Las alturas absolutas de los cerros varían entre 130 y 240 m.s.n.m (Sarmiento y Monasterio 1971). Las superficies más bajas son superficies planas, de fondo cóncavo, rebordes suavemente inclinados, y ancho variable, denominadas por Sarmiento y Monasterio (1970) 'intercerritos'; y los cuales constituyen sitios receptores de los coluviones provenientes de las partes más altas y arrastrados por el escurrimiento difuso (Zinck 1980).

En esta zona la pedregosidad es alta, debida a la naturaleza heterométrica de los cantos de la formación Mesa que afloran en superficie. En algunos sitios del sector se observan afloramientos de la formación Chaguaramas, sobre la cual se disponen los cantos de Mesa dentro de una matriz rojo-amarillenta poco consolidada y siempre ubicados en posición topográfica alta. Los suelos en las posiciones altas son muy delgados o no existen, debido al truncamiento provocado por la erosión. En consecuencia la fisonomía predominante del sector la conforma la sabana pastizal, donde el componente leñoso es muy poco importante o no existe. En los sitios receptores de coluvios 'intercerritos', los suelos son mas profundos, pero debido a la naturaleza franco arenosa del material no se alcanza a desarrollar una sabana arbolada. En los sitios de recepción de agua ubicados entre los 'cerritos e intercerritos' del sistema se desarrollan islas boscosas o 'matas' de diferentes diámetros (Sarmiento y Monasterio 1970).

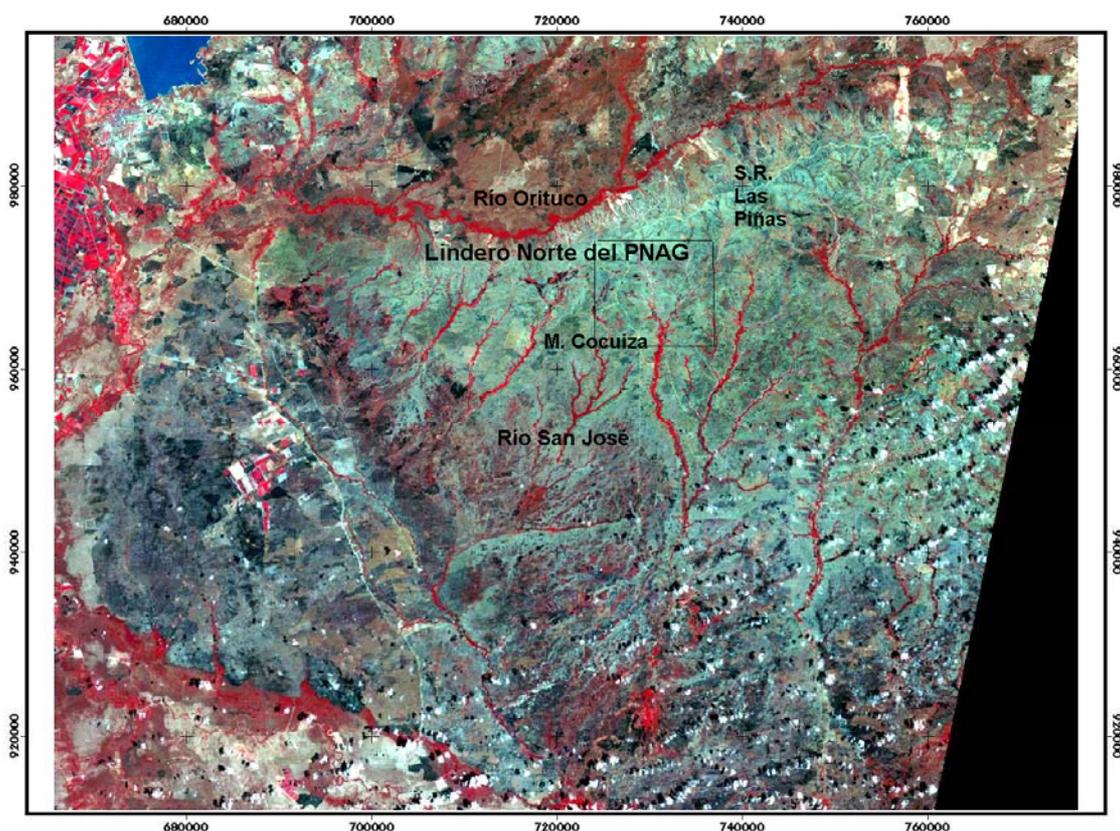


Fig. 2.1. Imagen del Sector Norte del PNAG

Sistema de glacís coluvial y abanicos de explayamientos

El sistema de glacís coluvial y abanicos de explayamiento en los sectores Patanal, Agua Blanca y Mocapra, se ubica en el sector medio del PNAG. El glacís coluvial llamado por Sarmiento y Monasterio (1971) 'llanura coluvial' para hacer referencia a una 'forma de relieve plana con transiciones graduales desde las áreas de suave ondulación y mayor drenaje, hasta las zonas levemente

deprimidas', conforma un sistema cuyo inicio en el área Platanal está marcado por ondulaciones suaves, y va descendiendo progresivamente hasta alcanzar pendientes muy suaves a planas raramente superiores al 2% al final de una extensa zona de explayamiento terminal.

Las quebradas Amarilla, Calabocito, Platanal, río Agua Blanca provenientes del sector norte y el río Mocapra se encajan en estas llanuras. Debido al escurrimiento superficial y fuerza de gravedad desde los sitios de mayor pendiente, esta zona constituye un sitio de recepción de coluvios. El material de la formación Mesa: arcillas, cantos y ripio ha sido completamente erosionado en esta zona, no existen más sino en la divisoria de las aguas, en las partes altas que separan las cuencas de los ríos (Berthois y Roa Morales 1971).

El sector está caracterizado por una variabilidad en el sistema deposicional tanto en la secuencia vertical del perfil del suelo como en el plano horizontal. En el plano deposicional horizontal las partículas finas tales como las arcillas, limos y arenas finas, han sido transportadas hacia áreas de menor pendiente como por ejemplo los drenes principales, quedándose en los sectores de coluviación de mayor pendiente las arenas gruesas o medias y las gravas. En el corte vertical del suelo se pueden diferenciar en los primeros 100 cm, la presencia de las capas superficiales de los sedimentos de la mesa, caracterizados por texturas finas, sueltas, de tipo arenoso francoso a francoarenoso y de espesor variable.

Los procesos formadores de los suelos en el sector están vinculados al escurrimiento difuso, y a la coluviación o arrastre de sedimentos provenientes de las partes más altas. En consecuencia los suelos característicos del sector son suelos coluviales formados por material retomado de los horizontes superficiales de la formación Mesa y por lo tanto empobrecidos en minerales por los procesos de lixiviación. Los resurgimientos locales de aguas de lluvias infiltradas en la superficie han causado en algunos sectores la defurriginización puesto en evidencia por la presencia de horizontes de color blanco (COPLANRH 1974a).

La fisonomía predominante en el sector es la sabana arbolada, y el bosque de galería en las márgenes de los ríos.

Sistema de terrazas y mesa conservada en el sector sur

El sistema de terrazas y mesa conservada en el área de Mejo, ubicada al sur del sitio de estudio, se diferencia por estar conformado por un sistema de mesas poco disectadas de las cuales la más prominente es la mesa de Corozo Viejo, y una serie de escalones o niveles de terrazas diferenciadas a partir de las cabeceras de los ríos El Valle y San Bartolo. Se desconoce si estos escalones o niveles de mesa corresponden a terrazas fluviales de edades crecientes, o si por el contrario se trata de gradas tectónicas.

Este sistema guarda cierta relación con la unidad de relieve 'mesa laterítica' descrita por Sarmiento y Monasterio (1971). La mayor parte del sector está

caracterizado por la presencia de arenas rojas y lateritas de la formación Mesa. En los escalones superiores de las terrazas se observan afloramientos de la coraza ferrugínea, en proceso de desmantelamiento. La génesis de los suelos en el sector está vinculada a los procesos de óxido-reducción del Fe, puestos en evidencia por las características morfológicas de los suelos: moteos rojizos intensos, presencia de la coraza ferrugínea y los horizontes argílicos.

La fisonomía de la sabana varía desde sabana arbolada densa, y bosque de galería en los valles de los ríos, a sabana abierta y pastizal en los niveles más altos de la mesa.

Precipitación

Para el análisis pluviométrico se contó con los registros provenientes de las siguientes estaciones cercanas al área de estudio:

- 1) Estación Biológica de los Llanos: registros de los años 69 al 97
- 2) Estación Palenque: registros del 53-97
- 3) Estación El Calvario: registros del 53-82 y
- 4) Estación El Rastro: registros de los años 59-82.

El análisis de las series de registros de las cuatro estaciones (Fig. 2.2) dan un promedio anual de precipitación de 1.166 mm, de los cuales el 89% (1.041 mm) ocurren en los meses de mayo a octubre, el 9% (108 mm) en los meses de abril y noviembre, y sólo el 2 % (17 mm) del total de las precipitaciones caen en los meses de diciembre a marzo. Este patrón de comportamiento de las precipitaciones pone de manifiesto la marcada estacionalidad del clima, con un período seco que dura tres meses, un período húmedo de cinco meses y un período intermedio entre los meses de abril y noviembre.

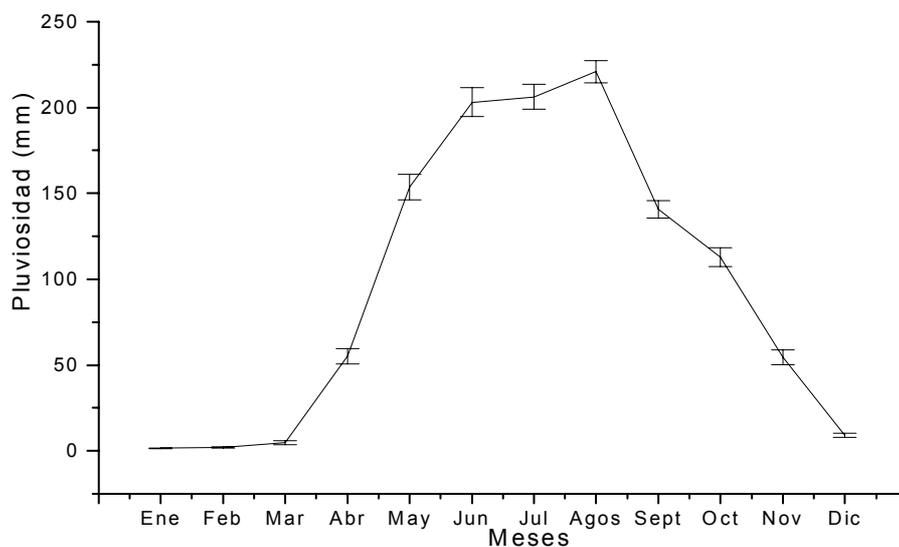


Fig. 2.2 Promedios de pluviosidad mensual en el PNAG.

Las barras verticales representan las desviaciones estándar con respecto al promedio mensual del total de las series de años utilizados.

Los registros de evapotranspiración potencial se tomaron del Anuario Climatológico del estado Guárico del año 68 en las estaciones: Guanapito, Mayalito, Qda. Honda, El Rastro, Río Verde y El Sombrero. Las seis estaciones arrojan un promedio de 2.544 mm de evapotranspiración potencial anual. Durante el período húmedo (mayo a octubre) se evapora el 40 % del total anual (1.025 mm); en el período seco (diciembre a marzo) se evapora el 42% (1.074 mm) y durante el período intermedio (abril y noviembre) se evapora sólo el 18% (445 mm).

El promedio anual de temperatura es de 27,5 °C, tomando como referencia la Estación Biológica de los Llanos, con una diferencia de 3°C entre la media del mes más frío 'julio-agosto, 26-27°C' y la del mes más cálido 'marzo-abril 28,5-30°C' (Monasterio y Sarmiento 1968).

CAPITULO 3

Patrones de diversidad fisonómica, florística y estructural y sus relaciones ambientales.

Introducción

Los patrones de diversidad fisonómica, florística, estructural y funcional de las sabanas tropicales son producto de una heterogeneidad de procesos entre los cuales la disponibilidad de agua en el suelo y el fuego figuran como los determinantes más importantes (Sarmiento et al., 1971; Silva et al., 1971; Goldstein y Sarmiento 1987; Medina y Silva 1990); afectando a su vez la composición, estructura y función de las sabanas venezolanas (Sarmiento 1990; Medina y Siva 1990). La disponibilidad de agua en el suelo, vinculada a la estacionalidad hídrica, depende de otros factores como la geomorfología (Barros 1990), la topografía (Gerrard 1981; Knapp et al. 1993); y la textura del suelo (Clapp y Hornberger 1978; Cosby et al. 1984; Saxton et al. 1986; Dodd y Lauenroth 1997; Sing et al. 1998); entre otros. Por ejemplo en el Cerrado los cambios en la fisonomía y composición florística que ocurren en el caso del continuo: campo limpo, campo sujo, cerrado y cerrado, están asociados con diferencias geomorfológicas y edáficas, factores que influyen en la fertilidad y en la disponibilidad de agua en el suelo (Goodland y Pollard 1973; Lopes y Cox 1977; Pivello y Coutinho 1996). También a lo largo de una toposecuencia la disponibilidad de agua en el suelo puede variar dependiendo de la ubicación del perfil del suelo (Knapp et al. 1993), debido a la diferenciación textural provocada por cambios en las condiciones de infiltración, el transporte diferencial del material erodado y la redeposición de materia orgánica (Gerrard 1981); y ello provoca variaciones en la densidad y cobertura leñosa (Milchunas et al. 1989). El estudio de Singh et al. (1998) en pastizales semiáridos también reconoce la importancia de la variabilidad textural del suelo como factor que gobierna la capacidad de almacenamiento de agua; e influencia los patrones de distribución de las leñosas dominantes de la sabana estacional (Smith 2002). Por otra parte, la discontinuidad textural, dentro del perfil del suelo, también juega un rol importante en los patrones de disponibilidad de agua (Dodd y Lauenroth 1997). Estos autores encontraron que la presencia a profundidad de partículas más finas produce, probablemente, una acumulación del agua, debido a la mayor capacidad de almacenamiento de estas. Por el contrario, las texturas gruesas en superficie presentan una mayor capacidad de infiltración hacia horizontes más profundos y una baja retención de humedad.

El presente estudio abarcó el análisis de los patrones de diversidad fisonómica, florística, y estructural del estrato leñoso de la sabana, y su relación con la textura del suelo, en un gradiente ambiental representado por cinco formas de relieve, dispuestas en el sector norte y medio del PNAG (ver descripción del área: Cap. 2).

En el estudio de los patrones de diversidad florística, de las leñosas de la sabana se asumió que la catena de suelos (o gradiente topográfico) constituido por las formas de relieve: cerrito, intercerrito, llanura coluvial y mesa laterítica: formas prevalentes en el área de estudio en el Parque Nacional Aguaro Guariquito, revelan un gradiente de disponibilidad de agua en el suelo, relacionado con la posición topográfica de los suelos y sus propiedades texturales. Esta presunción se hizo con base a evidencias aportadas por estudios realizados en la materia en otras regiones y otros ecosistemas con climas estacionales donde la textura afectó la disponibilidad de agua en el suelo e influyó en los patrones de diversidad de la vegetación, como por ejemplo, las sabanas africanas (Knoop y Walker 1985; Seghier 1995); las sabanas de Texas (Archer 1995); las sabanas de sitios semiáridos (Sing et al. 1998), las sabanas estacionales de los llanos de Venezuela (Smith 2002), entre otros. También en observaciones preliminares de campo se detectaron cambios en la fisonomía del paisaje con las variaciones en las formas de relieve antes señaladas. Estos cambios, desde la sabana abierta en el Cerrito, sabana parque en el intercerrito, a sabana arbolada densa en la llanura coluvial y valles de la mesa laterítica, podrían estar relacionados con la disponibilidad de agua en el suelo; y aunque el objetivo principal del estudio no contempló el estudio de la dinámica del agua en el suelo, se pudieron hacer inferencias válidas sobre su patrón de comportamiento con el análisis de las variaciones texturales del suelo en las diferentes formas de relieve y su relación con la composición y estructura del estrato leñoso de la sabana.

Objetivo General

Analizar los cambios en diversidad que ocurren en las comunidades de leñosas de la sabana estacional en relación con la heterogeneidad ambiental a lo largo de un gradiente de variación geomorfológico-pedológico.

Objetivos Específicos

- 1) Caracterizar los patrones fisonómicos, florísticos y estructurales del estrato leñoso de la sabana con relación a las formas de relieve y el patrón textural del suelo.
- 2) Caracterizar e identificar las variables ambientales, en estudio que pudieran considerarse responsables de determinar los patrones de diversidad del estrato leñoso de la sabana.
- 3) Identificar correlaciones entre las especies del estrato leñoso de la sabana con variables ambientales.

Hipótesis

1. La heterogeneidad ambiental determina gradientes texturales que influyen en la disponibilidad de agua en el suelo que, a la escala topográfica o

catena de suelos generan patrones de diversidad en el componente leñoso de la sabana.

2. La diversidad florística y la riqueza de especies decrecen con la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo (escalas topográfica o catena de suelos)
3. La tolerancia a niveles restrictivos de disponibilidad de agua en el suelo, determinados por la heterogeneidad ambiental, varía entre las especies del estrato leñoso de la sabana; y cuando estos niveles ocurren sólo un subconjunto de especies estará presente.

Materiales y Métodos

Area de estudio

El PNAG abarca una extensión de 5.857 km² dentro de los cuales se pueden diferenciar a grosso modo dos grandes zonas:

- 1) la zona ubicada entre el lindero norte del parque y los 9° 36' de latitud N, abarca aproximadamente un 40 % de la superficie total. Esta zona se caracteriza por presentar una densidad de drenaje alta y un sistema de relieve desde mesas fuertemente disectadas en el sector nor-occidental, llanura coluvial en el sector medio, a mesas pocos disectadas en el sector centro oriental; con un mosaico de fisonomías desde el pastizal, bosque de galería, morichales, matas y sabanas arboladas con diferentes grados de densidad del estrato leñoso; y
- 2) la zona ubicada aproximadamente a partir de los 9°36' de latitud Norte hacia el lindero sur del parque en la confluencia del río Guariquito, abarca aproximadamente un 60% de la superficie del parque. Esta zona se caracteriza por la presencia de la llanura aluvial con sedimentos de naturaleza aluvial y eólica. La densidad del drenaje es muy baja debido a las desnivelaciones de poca amplitud y también por efecto de la porosidad del material. La mayor parte está sujeta a inundación estacional durante la época de lluvias, con desaparición casi por completo del componente leñoso de la sabana y predominio del componente herbáceo. En algunas áreas se observan médanos como por ejemplo los médanos de Gómez con acumulaciones de materiales eólicos. Al nivel de la desembocadura del río Guariquito con el río Orinoco, la pendiente del terreno es muy baja.

El área de estudio se ubicó dentro de la primera zona del PNAG (Fig. 3.1) debido a la diversidad de patrones florísticos, estructurales y funcionales que se observan en el componente leñoso de la sabana y su variación con respecto a las formas de relieve. El área abarca aproximadamente un 5% de esta zona y en general se caracteriza por un contraste entre el sector norte con relieve fuertemente ondulado

y disectado, las zonas más o menos llanas que ocupan la posición central o intermedia y los restos de mesas planas pocos disectadas hacia el Sur.

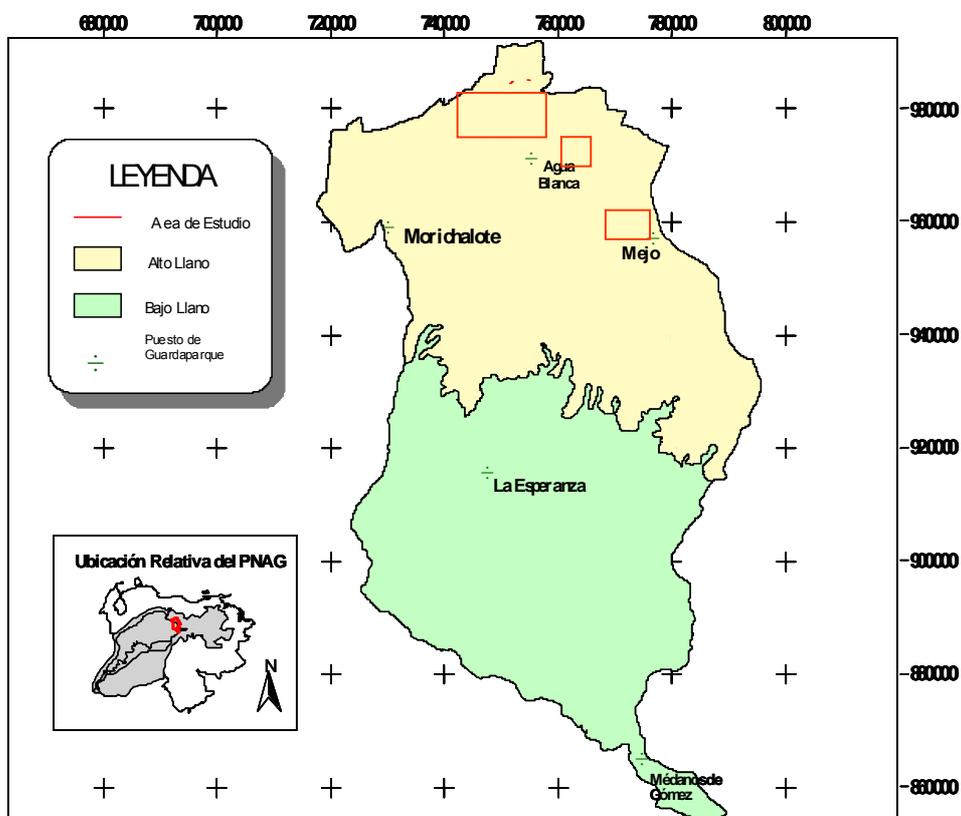


Fig. 3.1 Ubicación del área de estudio en el PNAG

(Cortesía del Dr. Dirk Thielen)

A partir de material cartográfico elaborado por la Oficina Nacional de Catastro de Tierras y Aguas se define en el área de estudio un gradiente de variación ambiental, conformado por las siguientes formas de relieve:

- 1) los Cerritos e Intercerritos del sistema de relieve las Piñas en el sector norte del PNAG;
- 2) la llanura coluvial del sistema glacis coluvial y abanicos de explayamientos en el sector medio del PNAG; y
- 3) la mesa laterítica conformada por el sistema de terrazas, mesa conservada y valles, en el sector sur-oriental.

En la llanura coluvial se diferencié el sector la Tigra, por su ubicación en los sitios más bajos del gradiente considerado.

En las formas de relieve se delimitaron bloques atendiendo a la fisonomía de la vegetación y la accesibilidad al bloque. La delimitación del bloque se hizo de manera virtual, debido a que no se materializó en el terreno, los mismos sólo sirvieron de referencia para la selección de las parcelas de muestreo. En la tabla 3.1 se especifican los bloques delimitados en cada sector y el número de parcelas establecidas por bloque.

Tabla 3.1 Especificación de bloques y parcelas establecidas en el área de estudio en el PNAG.

Sector	Relieve	Bloque	Dimensiones	Area (km ²)	No. parcelas
Norte (Las Piñas)	Crto e Intcrto	I	9 x 3	27	7
Central (Platanal)	Llcolv	II	4 x 5	20	5
Central (Tigra-Mocapra)	Llcolv	III	4 x 5	20	5
Centro-Oriental (Mejo)	Mltrca	IV	4 x 5	20	6
Leyenda:				87	23
Crto: Cerrito					
Intcrto: Intercerrito					
Llcolv: Llanura coluvial					
Mltrca: Mesa laterítica					

En cada bloque se geo-referenciaron las coordenadas del punto de inicio y final del bloque con respecto a la latitud y longitud. En una tabla de números aleatorios se seleccionaron 10 números de cuatro dígitos comprendidos en el rango de las coordenadas UTM con respecto a la latitud y longitud. Los números aleatorios seleccionados se llevaron a coordenadas del punto de inicio de las parcelas de muestreo.

Las coordenadas del punto de inicio de las parcelas se introdujeron en el GPS. A partir de lo cual se comenzó rastreo de las coordenadas de las parcelas. De los 10 puntos de muestreo obtenidos por bloque sólo se seleccionaron tres para la materialización de las parcelas en el terreno. Las parcelas se seleccionaron atendiendo a los siguientes criterios: 1) distanciamiento entre parcelas, y 2) accesibilidad. Se estableció como criterio un distanciamiento mínimo entre parcelas de 50 m. El criterio de accesibilidad se tomó en cuenta debido a la presencia de cercas en el terreno que impedían el paso.

La parcela temporal de muestreo tiene forma de transecta y abarcó una superficie de 0,1 hectárea (100 m x 10 m). La parcela se subdividió en 10 sub-parcelas de registro de 100 m² (10m x 10 m) cada una para efectos de control en el registro de datos, y particularmente en lo que se refiere al control del borde. La sub-parcela abarcó una longitud de 10 m a lo largo de la pica central y 5 m a cada lado de la pica central (Fig. 3.2).

Cada parcela de muestreo se ubicó de acuerdo al diseño determinado en la selección aleatoria. Por consiguiente, la ubicación consistió en la localización del punto de inicio de acuerdo a las coordenadas UTM previamente escogidas en la selección aleatoria.

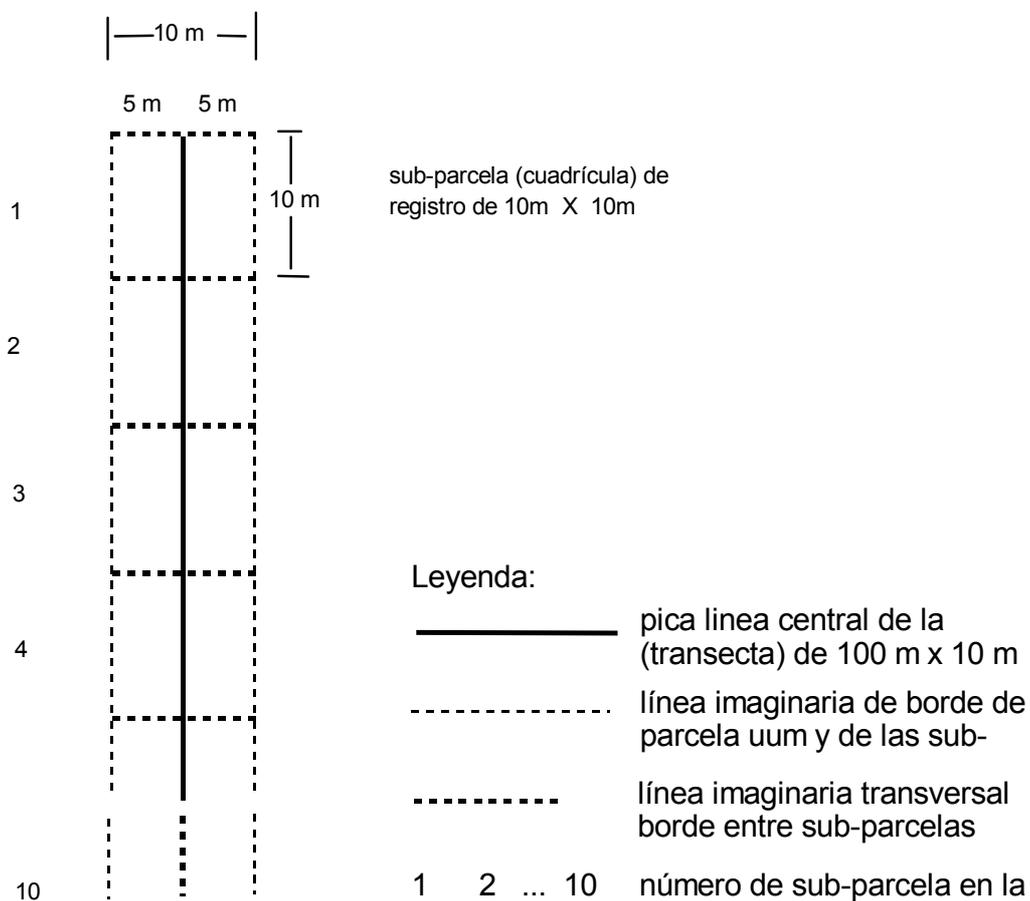


Fig. 3.2 Esquema de la transecta (parcela)

con la subdivisión en sub-parcelas de 100 m² en el establecimiento de parcelas de muestreo en el Parque Nacional Aguaro Guariquito.

El establecimiento de una parcela consistió en la materialización temporal de la línea central con cabillas colocadas cada 10 m hasta el final de la transecta en 100 m, la medición y registro del componente leñoso a partir de 1 cm de diámetro basal en cuadrículas de 10 m x 10 m, y el registro de las coordenadas UTM en el punto de inicio de la parcela y la documentación de la parcela.

En cada cuadrícula el procedimiento consistió en:

- 1) la ubicación del primer árbol a medir según especificación del criterio de diámetro en la base (diámetro ≥ 1 cm) y la ubicación dentro de la parcela y

sub-parcela manteniendo el control de bordes laterales y transversales al inicio y final de cada sub-parcela y siguiendo el patrón de avance;

- 2) la identificación y registro del nombre común de la especie;
- 3) la medición y registro del diámetro en la base, con cinta metálica con precisión de un decimal;
- 4) la medición y registro de la altura total con hipsómetro;
- 5) la medición y registro del espesor de corteza en pulgadas con un medidor de espesor de corteza; y
- 6) la ubicación del siguiente árbol y repetición de los pasos 2 a 7, operación ésta que se repite hasta el último árbol de la sub-parcela.

La delimitación en los bordes laterales (paralelos a la línea central, se hizo colocando una cabilla con cinta plástica anaranjada a 5 m a cada lado del punto de inicio y final. Las dos cabillas de los bordes laterales se fueron corriendo al punto de inicio de la siguiente sub-parcela una vez levantada la anterior. Los bordes transversales que delimitan cada cuadrícula no se delimitaron con cabillas.

Para la primera sub-parcela, un integrante del equipo de trabajo se colocó en el punto final de la parcela ubicado a 10 m (Fig. 3.3). Desde esa perspectiva se determinó cuáles árboles entran en la sub-parcela, y se transmitió esta información al resto del equipo, encargado de las anotaciones y mediciones.

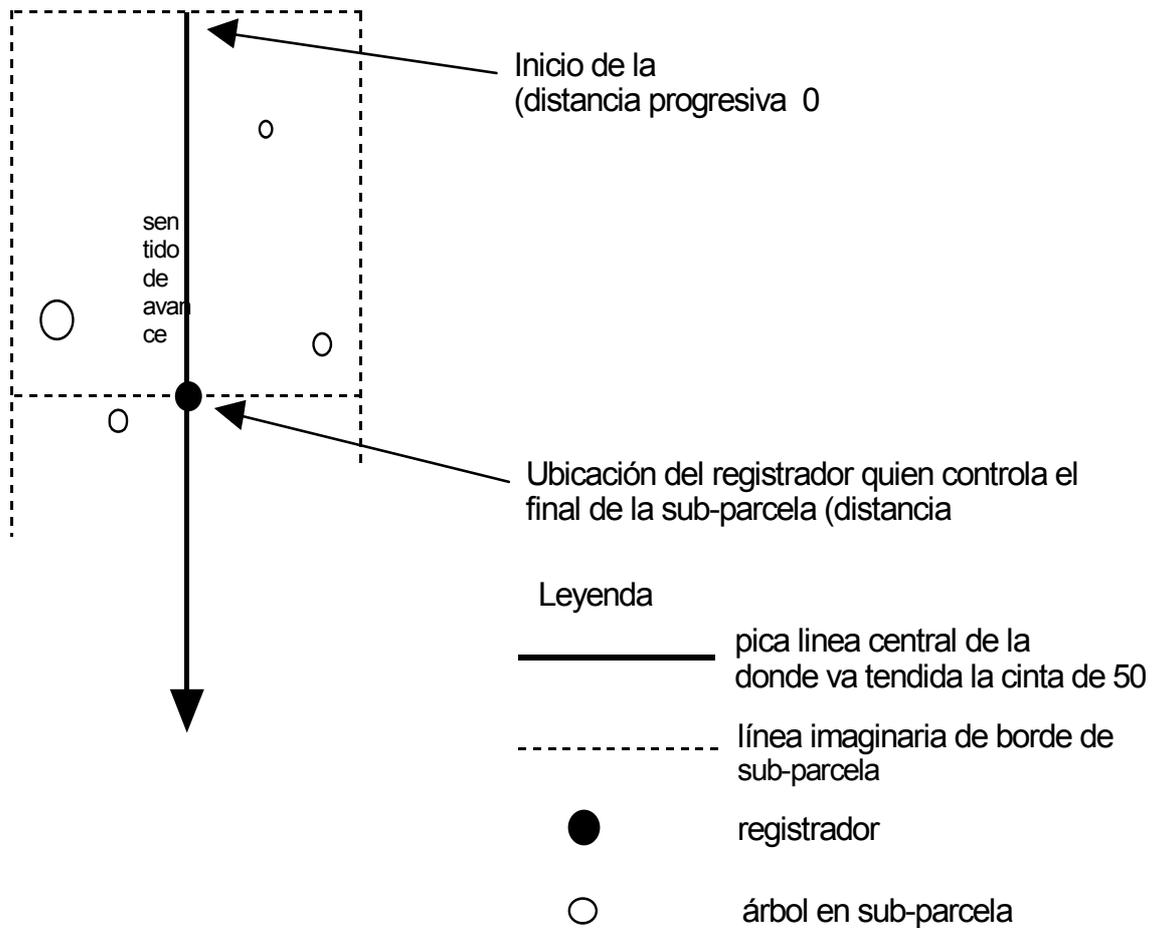


Fig. 3.3 Esquema de método de control de ubicación de árboles en sub-parcelas

(cuadrículas de 10 m x 10 m) en el establecimiento de parcelas de muestreo en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito.

La documentación consistió en el registro de las coordenadas UTM, la información sobre la pendiente, altitud, y detalles relevantes de la parcela en cuanto a: forma de relieve, fisonomía, y otros aspectos de interés para el estudio.

Para la definición de las fisonomías se utilizaron algunos criterios de Sarmiento y Monasterio (1971) en el estudio de los llanos de Calabozo; diferenciándose las siguientes:

- 1) sabana abierta: sabana con árboles y arbustos dispersos;
- 2) sabana arbolada: sabana donde los árboles ya forman por su abundancia un estrato importante en la comunidad, y la cobertura total de leñosas resulta superior al 25 %; y

- 3) sabana parque: mosaico de sabana y bosque con la sabana como elemento más importante, ó tipo fisonómico compuesto por dos unidades ecológicamente diferentes: la sabana y las matas.

En la Tabla 3.2 se identifican las parcelas de muestreo, establecidas en el PNAG.

Tabla 3.2 Identificación de las parcelas de muestreo en el PNAG.

Parcela No.	Coordenadas UTM		Altitud m.s.n.m	Forma Relieve	Fisonomía	Sector
	Latitud	Longitud				
P1	976242	734653	285	Crto	Sabrt	Norte (Las Piñas)
P2	976657	735355		Intcrto	Sabrt	Norte (Las Piñas)
P3	978140	737409	287	Intcrto	Sparque	Norte (Las Piñas)
P4	977975	737740	331	Intcrto	Sparque	Norte (Las Piñas)
P5	979380	746348	302	Intcrto	Sabrt	Central (Platanal)
P6	974307	750282	241	Llcolv	Sarbl	Central (Platanal)
P7	976220	748722	257	Llcolv	Sarbl	Central (Platanal)
P8	978332	748244	309	Llcolv	Sarbl	Central (Platanal)
P9	978910	739038		Crto	Sabrt	Norte (Las Piñas)
P10	961461	730464		Intcrto	Mata	Norte (Las Piñas)
PT11	959608	772274	275	Mltrtca	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)
PT12	959877	772375		Llcolv	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)
PT14	959540	768553	291	Mltrtca	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)
PT13	961981	772987	294	Mltrtca	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)
PT15	959357	768741	321	Mltrtca	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)
PT16	976215	750223	271	Llcolv	Sarbl	Central (Platanal)
PT17	974085	752004	290	Llcolv	Sarbl	Central (Platanal)
PT18	970512	759596	235	Llcolv	Sparque	Central (Platanal)
PT19	970488	759615	264	Llcolv	Sarbl	Central (Tigra)
PT20	970602	759813	236	Llcolv	Sarbl	Central (Tigra)
PT21	969062	759893	243	Llcolv	Sarbl	Central (Tigra)
PT22	968639	759774	271	Llcolv	Sarbl	Central (Tigra)
PT23	950445	771860	300	Mltrtca	Sarbl	Sur-Oriental (Mejo)

Leyenda:

1) Forma de relieve

2) Fisonomía

Crto: Cerrito

Sabrt: Sabana abierta

Intcrto: Intercerrito

Sarbl: sabana arbolada

Llcolv: Llanura coluvial

Sparque: Sabana parque

Llcolv-T: Llanura coluvial Tigra

Mltrtca: Mesa laterítica

En cada parcela también se registraron las variables ambientales relacionadas con la forma de relieve, altitud y pendiente. Paralelamente se efectuó un levantamiento

de suelos mediante calicatas y/o barrenos hasta un m de profundidad, realizados sólo en 12 de las 23 parcelas de muestreo del área de estudio (Tabla 3.3). La descripción del perfil del suelo se hizo de la manera tradicional (Malagón 1982), también se tomó en cuenta la profundidad del granzón basal de la Formación Mesa.

Tabla 3.3: Parcelas con muestreo de suelos en el PNAG.

Parcela No.	Calicata y/o barreno	Forma de Relieve	Fisonomía
P9	C1	Crto	Sabrt
P1	C3	Crto	Sabrt
P10	C2	Intcrto	Mata
P5	B5	Intcrto	Sabrt
P7	B 7	Llcolv	Sarbl
P22	BTG18	Llcolv-T	Sarbl
P18	BTG1	Llcolv	Sparque
P20	BTG13	Llcolv-T	Sarbl
P14	BMJ1	Mlirtca	Sarbl
P23	BMJ8	Mlirtca	Sarbl
P13	BMJ5	Mlirtca	Sarbl
P11	BMJ3	Mlirtca	Sarbl

Lectura: C: calicata B: barreno
 Crto: Cerrito Sabrt: sabana abierta
 Intcrto: Intercerrito Sarbl: sabana arbolada
 Llcolv: Llanura coluvial Sparque: sabana parque
 Llcolv-T: Llanura coluvial Tigra
 Mlirtca: mesa laterítica

En las muestras de suelos recolectadas se hizo el análisis granulométrico para la determinación de las fracciones de arena gruesa, arena media, arena fina y arcilla-limo a diferentes profundidades así como también se determinó el pH, bases cambiables y acidez cambiante.

El análisis granulométrico realizado en el Laboratorio de Geomorfología del Instituto de Geografía consistió en pasar una muestra de 200 g de suelo por una serie de tamices de varios diámetros a fin de discriminar las fracciones de arenas gruesas, medias, finas y de limos y arcillas contenidas en la muestra. Los diámetros de tamices utilizados fueron los siguientes:

tamiz > 0,050 mm para las fracciones de limo y arcilla;

tamices entre 0,063 y 0,200 para las fracciones de arena fina;

tamices entre 0,250 y 0,500 para las fracciones de arena media; y

tamices entre 0,630 y 2,000 mm para las fracciones de arena gruesa.

Los análisis químicos se hicieron en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía.

Análisis de datos

Los datos del muestreo de vegetación se procesaron por forma de relieve y fisonomía dentro de forma de relieve. Los datos de abundancia por parcela se llevaron a densidad por hectárea, y se construyó una matriz de composición florística de 23 parcelas x 11 especies. La matriz se analizó a través del análisis de correspondencias linealizado 'DCA' (Gauch 1981). Esto permitió el ordenamiento de las parcelas a partir de las especies que la integran, así como también la identificación de las principales tendencias de variación del estrato leñoso de la sabana con respecto a las formas de relieve, fisonomías y composición de especies. Los datos de las variables ambientales relacionados con la composición granulométrica del suelo a diferentes profundidades, profundidad del granzón basal, altitud y pendiente de los sitios de muestreo, se utilizaron para la construcción de la matriz de variables ambientales (12 parcelas x 21 variables ambientales). Como no se disponían de datos de suelos en todas las parcelas, la correlación entre la matriz ambiental y de vegetación se hizo sobre la base de una matriz florística de 12 parcelas x 11 especies. Ambas matrices se analizaron por el método de ordenación 'DCA' con la finalidad de obtener una aproximación de los principales factores ambientales que causarían los patrones de diversidad del estrato leñoso de la sabana. La relación de las especies con los factores ambientales y la significancia estadística de esta correlación se analizó a través de la prueba de correlación de Pearson.

Se determinaron las densidades y frecuencias de las especies en las formas de relieve y fisonomías, así como también la distribución de los individuos por especie en categorías de altura y diámetro. Las diferencias en las frecuencias de las categorías se evaluaron a través de tablas de contingencia.

Resultados

Patrones de diversidad florística en leñosas de la sabana

Los resultados que a continuación se presentan muestran los patrones de diversidad de especies especificados por formas de relieve y fisonomías.

Tabla 3.4 Índices de diversidad* por formas de relieve/fisonomía

Índices	Forma de Relieve/Fisonomía						
	Crto	Intcrto		Intcrto	Llcolv	Llcol-T	Mltrtca
	Sabrt	Sabrt	Mta	Sparque	Sarbl	Sarbl	Sarbl
No. especies (S)	3	4	9	9	6	4	5
Simpson (D)	0,52	0,82	0,20	0,18	0,24	0,32	0,31
Shannon (H')	0,83	0,40	1,84	1,88	1,56	1,23	1,32
N° Hill (N2)	1,94	1,22	5,38	5,71	4,14	3,09	3,19

Leyenda:

1) Forma de relieve:

Crto: cerrito; Intcrto: intercerrito;

Llcolv: llanura coluvial;

Llcol-T: llanura coluvial Tigra

Mltrtca: Mesa laterítica

2) Fisonomía:

Sabrt: Sabana abierta

Mta: mata

Sarbl: sabana arbolada

* Índices calculados con hoja de cálculo elaborada por el profesor S. Segnini sobre la base de un n = 2 por forma de relieve.

La diversidad de especies en las formas de relieve y fisonomías dentro de formas de relieve (Tabla 3.4) se expresan a través del número de especies, los índices de Shannon, Simpson y Hill No. 2. En la secuencia sabana abierta-sabana arbolada-sabana parque, se observa un incremento de la diversidad (Hill No. 2). Un análisis por separado de cómo varía la diversidad en las fisonomías de las formas de relieve, se observó que la sabana abierta del cerrito es más diversa que la del intercerrito, y la sabana arbolada registra mayor diversidad en la llanura coluvial.

Distribución de las especies en el gradiente ambiental

La distribución de especies del estrato leñoso de la sabana en el gradiente ambiental-fisonómico (Tabla 3.5) experimentó variaciones altamente significativas ($p < 0,001$ —Tabla 3.6). Observándose los siguientes patrones:

- 1) hay especies que aparecen mayormente restringidas a una fisonomía y forma de relieve como el caso de *Byrsonima verbascifolia* en la sabana abierta del cerrito;

- 2) otras por el contrario a pesar de tener un amplio rango de distribución entre las formas de relieve y fisonomías, predominan en una determinada fisonomía como el caso de *Casearia sylvestris* en la sabana abierta del intercerrito, *Byrsonima crassifolia* en la llanura coluvial Tigra y *Godmania macrocarpa* en la mesa laterítica;
- 3) algunas se restringen a una fisonomía en particular como *Xylopia aromatica* y *Zanthoxylum spp.* en la mata;
- 4) otras con amplio rango de distribución en las formas de relieve y fisonomías muestran un patrón de distribución preferencial en la sabana arbolada como el grupo de las pirófilas conformado por *Bowdichia virgilioides*, *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, las cuales alcanzaron proporciones significativamente mayores en la sabana arbolada.
- 5) llama la atención que *Godmania macrocarpa*, especie decidua generalmente considerada de mata, aparece con densidades mucho más altas en la sabana arbolada.

Con respecto a los totales de densidad registrados en las fisonomías no se registraron diferencias sensibles, lo cual llama la atención si tomamos en cuenta la definición de los tipos fisonómicos.

Tabla 3.5. Densidad* individuos/ha y porcentual¹ de las especies del estrato leñoso de la sabana en el gradiente ambiental-fisonómico.

Especie	Formas de Relieve-Fisonomías											
	Crto		Intcrto				Llcolv		Llcolv-T		Mlirtca	
	Sabrt	%	Sabrt	%	Mta	%	Sarbl	%	Sarbl	%	Sarbl	%
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	360	67					8	2				
<i>Bowdichia virgilioides</i>	125	23	31	9	71	34	210	41	154	29	105	23
<i>Byrsonima crassifolia</i>			17	5	24	12	38	7	180	34	48	10
<i>Curatella americana</i>			14	4	38	18	150	30	118	22	158	34
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>			4	1	11	5			12	2	24	5
<i>Casearia sylvestris</i>	50	10	282	81	4	2	74	15	56	11	60	13
<i>Godmania macrocarpa</i>					9	4	28	5			69	15
<i>Xylopia aromática</i>					11	5						
<i>Zanthoxylum spp.</i>					33	16						
Total/FIS	535		349		202		508		520		464	
Total /FR	535			551			508		520			

* Suma de los totales de los individuos de las especies por forma de relieve y fisonomía multiplicados por el factor de área.

¹ Con respecto al total de individuos por forma de relieve-fisonomía.

Leyenda:

1) Forma de relieve:

Crto: cerrito

Intcrto: Intercerrito

Llcolv: Llanura coluvial

Llcolv-T: Llanura coluvial Tigra

Mlirtca: Mesa laterítica

2) Fisonomía:

Sabrt: Sabana abierta

Sarbl: Sabana arbolada

Mta: Mata

Tabla 3.6 Cambios en la participación porcentual de las especies en el gradiente ambiental-fisonómico. Diferencias significativas se indican en negrita.

Especie	Formas de Relieve - Fisonomías		
	χ^2	g.l	p
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	2175,6	1	< 0,0001
<i>Bowdichia virgilioides</i>	47,9	5	< 0,0001
<i>Byrsonima crassifolia</i>	91,7	4	< 0,0001
<i>Curatella americana</i>	247,8	4	< 0,0001
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	25,5	3	< 0,0001
<i>Casearia sylvestris</i>	3199,3	5	< 0,0001
<i>Godmania macrocarpa</i>	36,3	2	< 0,0001
<i>Xylopia aromática</i>	-----	-----	-----
<i>Zanthoxylum spp.</i>	-----	-----	-----

Patrones Estructurales en las Leñosas de la Sabana

La estructura de la comunidad de leñosas de la sabana en términos de categorías de altura y diámetro (Tabla 3.7) experimentó variaciones altamente significativas ($p < 0,001$ -Tabla 3.8) en el gradiente. Detectándose los siguientes patrones:

- 1) en la sabana abierta predominio de individuos de porte bajo, diámetros pequeños e intermedios;
- 2) en la mata los individuos se encontraron regularmente distribuidos en las categorías diamétricas, y mayor proporción de individuos de porte intermedio y alto; y
- 3) en la sabana arbolada los individuos se encontraron regularmente distribuidos en las categorías de diámetro y altura.

Tabla 3.7 Distribución porcentual ¹ de los individuos en categorías de diámetro y altura en el gradiente ambiental-fisonómico.

FR-FIS	Categorías de diámetro (cm)			Categorías de altura (m)			Densidad Ind/ha
	< 5	5-10	> 10	< 1	1-5	> 5	
Crto-sabrt	36	50	15	91	9	0	535
Intcrto-sabrt	72	20	8	89	9	2	349
Intcrto-mata	26	27	48	28	44	29	209
Llcolv:sarb	26	26	48	52	34	14	508
Llcolv-T:sarb	42	20	38	57	26	17	526
Mlstrca-sarb	33	25	42	49	37	14	467

¹ Con respecto al total por FR-FIS

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

Crto-sabrt: cerrito sabana abierta

Intcrto-sabrt: intercerrito sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito mata

Llcolv-sarb: llanura coluvial-sabana arbolada

LlcolT-sarb: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mlstrca-sarb: mesa laterítica-sabana arbolada

Tabla 3.8 Diferencias estadísticas en la frecuencia de individuos según categorías diamétricas y de altura en el gradiente ambiental-fisonómico.

Diferencias significativas se indican en negrita.

FR -FIS				
Atributo	Clases	χ^2	g.l	p
Diámetro *	< 5	155,8	5	< 0.0001
	5-10	136,9	5	< 0.0001
	> 10	97,8	5	< 0.0001
Altura total	< 1	275,3	5	< 0.0001
	1-5	107,3	5	< 0.0001
	> 5	44,4	5	< 0.0001

Leyenda:

* en la base

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

En cuanto al comportamiento de las especies en el gradiente ambiental-fisonómico se diferenciaron los siguientes patrones estructurales:

Sabana Abierta del Cerrito

En la sabana abierta del cerrito la estructura vertical de la comunidad se caracteriza en orden de importancia de acuerdo a la densidad por la presencia de *B. verbascifolia*, *B. virgilioides* y *C. sylvestris*. En esta comunidad (Tabla 3.9), la gran mayoría de los individuos en las tres especies están por debajo de un metro de altura, con excepción del 40% de los individuos de *B. virgilioides* que se encuentran en la categoría siguiente de 1 a 5 m.

En la distribución diamétrica la mayoría de los individuos de *B. verbascifolia* y de *B. virgilioides* están en la categoría intermedia (5-10 cm) en tanto que la mayoría de individuos de *C. sylvestris* se encuentra en la categoría mas pequeña (< de 5 cm).

Tabla 3.9 Estructura de Sabana Abierta del Cerrito*

Especie	Altura (m)		Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	< 5	5-10	> 10	
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	100		38	51	11	360
<i>Bowdichia virgilioides</i>	60	40	12	56	32	125
<i>Casearia sylvestris</i>	100		80	20	0	50

* % del total de individuos en cada categoría.

Mata del Intercerrito

En la mata se encontraron las siguientes especies en orden decreciente de acuerdo a la densidad: *B. virgilioides*, *C. americana*, *Zanthoxylum sp.*, *B. crassifolia*, *B. coccolobaefolia*, *Xylopiya aromatica*, *G. macrocarpa*, *C. sylvestris*, *Copaifera officinalis*, *Genipa caruto* y *Cochlospermum vitifolium*, estas tres últimas con muy bajas densidades en esta fisonomía (2 ind/ha c/u) por lo cual no nos referiremos a ellas en la descripción de la estructura de la comunidad.

Tabla 3.10 Estructura de la mata en el intercerrito*

Especie	Altura (m)				Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	5-7	> 7	< 5	5-10	> 10	
<i>Bowdichia virgilioides</i>	34	28	25	13	16	29	55	71
<i>Curatella americana</i>	24	47	6	24	12	18	70	38
<i>Zanthoxylum spp.</i>	33	40	7	20	42	12	46	33
<i>Byrsonima crassifolia</i>	36	36	18	10	50	30	20	24
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	40	60	0	0	60	40	0	11
<i>Xylopiya aromática</i>	0	80	0	20	0	45	55	11
<i>Godmania macrocarpa</i>	0	100	0	0	56	44	0	9
<i>Casearia sylvestris</i>	0	100	0	0	50	50	0	4

* % del total de individuos en cada categoría.

En la Tabla 3.10 puede verse que en la mata las cuatro especies más abundantes, están bien representados en todas las categorías de altura y diámetro y además la mayoría de los árboles tienen diámetro mayor de 10 cm. La distribución de alturas en las demás especies es discontinua, con la mayoría o totalidad de los individuos en la clase intermedia de 1 a 5 m. La distribución de diámetros es más continua; los arbolitos de *G. macrocarpa* y *C. sylvestris* tienen diámetros menores de 10 cm. Sabana abierta del Intercerrito.

Sabana abierta del intercerrito

La sabana abierta del intercerrito se encuentra constituida por las siguientes especies en orden de importancia, de acuerdo a la densidad: *C. sylvestris*, *B. virgilioides*, *B. crassifolia*, *C. americana* y *B. coccolobaefolia* (Tabla 3.11).

Tabla 3.11 Estructura de la sabana abierta en el intercerrito*

Especie	Altura (m)			Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	5-7	< 5	5-10	> 10	
<i>Casearia sylvestris</i>	98	2	0	83	17		282
<i>Bowdichia virgilioides</i>	64	29	7	21	36	43	31
<i>Byrsonima crassifolia</i>	63	38	0	38	38	24	18
<i>Curatella americana</i>	17	50	33	17		83	13
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	50	50	0	50	50		4

* % del total de individuos en cada categoría.

Las tres especies más abundantes presentan predominio de alturas menores de un m. La distribución diamétrica está mejor representada en las tres categorías, excepto en *C. sylvestris* con la casi totalidad de los individuos con diámetros pequeños (< 5 cm). La distribución de altura de *C. americana* es más continua, con mayor recuencia de individuos de porte mediano y alto y diámetros grandes (> 10 cm).

Sabana Arbolada de la Llanura coluvial

En la llanura coluvial (Tabla 3.12) aparece integrada en orden de importancia de acuerdo a la densidad por *B. virgilioides*, *C. americana*, *C. sylvestris*, *B. crassifolia*, *G. macrocarpa* y *B. verbascifolia*.

Tabla 3.12 Estructura de la sabana arbolada en la llanura coluvial*

Especie	Altura (m)				Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	5-7	> 7	< 5	5-10	> 10	
<i>Bowdichia virgilioides</i>	45	33	12	10	15	32	52	210
<i>Curatella americana</i>	25	59	15	1	7	20	73	150
<i>Casearia sylvestris</i>	97	3	0	0	89	8	3	74
<i>Byrsonima crassifolia</i>	79	16	5	0	37	37	26	38
<i>Godmania macrocarpa</i>	79	21	0	0	14	50	36	28
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	100	0	0	0	100	0	0	8

* % del total de individuos en cada categoría.

La especie más abundante, *B. virgilioides*, aparece bien distribuida en altura y con más de la mitad de los individuos con diámetro superior a 10 cm. Otras dos especies, *C. americana* y *B. crassifolia*, también muestran buena distribución en las clases menores de 7 m. Las demás especies tienen la mayoría o totalidad de los individuos con tamaños menores de 5 m. Llama la atención que en esta sabana arbolada, *G. macrocarpa* tiene más de una tercera parte de sus individuos con diámetros superiores a los 10 cm.

Sabana Arbolada de la Llanura coluvial Tigra

En la llanura coluvial Tigra (Tabla 3.13) el orden de importancia con respecto a la densidad es: *B. crassifolia* > *B. virgilioides* > *C. americana* > *C. sylvestris* > *B. coccolobaefolia* > *C. moschata* > *G. macrocarpa* y *G. caruto*. Estas tres últimas con muy baja densidad (2 ind/ha) cada una, por lo cual no nos referiremos a ellas en la descripción de la estructura de la comunidad.

Tabla 3.13 Estructura de la sabana arbolada en la llanura coluvial-Tigra*

Especie	Altura (m)				Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	5-7	> 7	< 5	5-10	> 10	
<i>Byrsonima crassifolia</i>	69	19	8	4	56	16	29	180
<i>Bowdichia virgilioides</i>	61	23	10	5	39	26	35	154
<i>Curatella americana</i>	22	44	29	5	5	22	73	118
<i>Casearia sylvestris</i>	100	0	0	0	96	4	0	56
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	0	100	0	0	0	67	33	12

* % del total de individuos en cada categoría.

Las tres especies más abundantes *B. crassifolia*, *B. virgilioides* y *C. americana* están bien distribuidas en todas las categorías de diámetro y altura, excepto en *C. americana* con predominio de diámetros grandes (> 10 cm). Las otras dos especies presentan la casi totalidad de los individuos en una categoría de altura y diámetro excepto *B. coccolobaefolia* con diámetros mejor distribuidos en las categorías diamétricas intermedia y superior.

Sabana Arbolada de la Mesa Laterítica

La estructura de la comunidad (Tabla 3.14) aparece integrada en orden de importancia de acuerdo a la densidad por *C. americana*, *B. virgilioides*, *G. macrocarpa*, *C. sylvestris*, *B. crassifolia*, *B. coccolobefolia*, *C. moschata* y *G. caruto*; estas dos últimas con muy bajas densidades (2 ind/ha) cada una.

Tabla 3.14 Estructura de la sabana arbolada en la mesa laterítica*

Especie	Altura (m)				Diámetro (cm)			Ind/ha
	< 1	1-5	5-7	> 7	< 5	5-10	> 10	
<i>Curatella americana</i>	22	56	18	4	3	25	72	158
<i>Bowdichia virgilioides</i>	55	28	12	5	30	31	38	105
<i>Godmania macrocarpa</i>	68	32	0	0	68	32	0	68
<i>Casearia sylvestris</i>	95	5	0	0	88	8	3	60
<i>Byrsonima crassifolia</i>	63	17	15	6	27	25	48	48
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	0	100	0	0	13	22	65	23

* % del total de individuos en cada categoría.

En la comunidad, *C. americana* y *B. virgilioides* están bien representadas en las categorías de altura y diámetro. En el resto de las especies la distribución de alturas es más discontinua con la casi totalidad de los individuos en la categoría de menor altura, excepto *B. coccolobaefolia* con la totalidad de los individuos en la categoría de 1 a 5 m. Sin embargo, la distribución diamétrica de estas especies es más continua con excepción de *C. sylvestris* con la casi totalidad de los individuos con diámetros pequeños.

Patrones estructurales de las poblaciones de leñosas en la sabana

Las proporciones de especies en categorías de diámetro y altura mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$ -Tablas 3.15-3.16) a lo largo del gradiente ambiental en la mayoría de las especies, los cuales se reflejan en patrones estructurales que difieren entre las especies, así como también entre formas de relieve o fisonomías, y que a continuación presentamos a partir de gráficos. Cabe destacar, que en la forma de relieve intercerrito, asociado con fisonomía de parque, se quiso conocer el efecto de la mata sobre la estructura de las poblaciones, por lo que también se graficaron por separado las distribuciones de altura y diámetro en la sabana abierta y mata.

Tabla 3.15 Cambios en la distribución porcentual del diámetro en la base de las especies en el gradiente.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributos	Categorías		FR -FIS		
	Atributos	Especie	χ^2	g.l	p
DIAMETRO EN LA BASE	< 5 cm		139,6	1	< 0,0001
	5-10 cm	<i>Byrsonima verbascifolia</i>	----	-----	----
	>10 cm		----	-----	----
	< 5 cm		49,9		< 0,0001
	5-10 cm	<i>Bowdichia virgilioides</i>	26,4	5	< 0,0001
	>10 cm		16,7		< 0,005
	< 5 cm		48,2		< 0,0001
	5-10 cm	<i>Byrsonima crassifolia</i>	38,7	4	< 0,0001
	>10 cm		34,7		< 0,0001
	< 5 cm		19,3		< 0,0007
	5-10 cm	<i>Curatella americana</i>	18,7	4	< 0,0009
	>10 cm		4,0		< 0,4
	< 5 cm		42		< 0,0001
	5-10 cm	<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	121,1	4	< 0,0001
	>10 cm		48,8		< 0,0001
	< 5 cm		41,01		< 0,0001
	5-10 cm	<i>Casearia sylvestris</i>	256,0		< 0,0001
	>10 cm				
< 5 cm		171,5	2	< 0,0001	
5-10 cm	<i>Godmania macrocarpa</i>	13,7		< 0,0001	
>10 cm		----	----	----	

Tabla 3.16 Cambios en la distribución porcentual de la altura total de las especies en el gradiente.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributos	Niveles		χ^2	FR -FIS	
	Atributos	Especie		g.l	p
ALTURA TOTAL	< 1 m		34,7	5	< 0,0001
	1-5 m	<i>Bowdichia virgilioides</i>	13,8	5	< 0,017
	> 5 m		53,5	4	< 0,0001
	< 1 m		45,7	4	< 0,0001
	1-5 m	<i>Byrsonima crassifolia</i>	36,5	4	< 0,0001
	> 5 m		115,4	3	< 0,0001
	< 1 m		3,9	4	< 0,4
	1-5 m	<i>Curatella americana</i>	11,04	4	< 0,03
	> 5 m		30,9	4	< 0,0001
	< 1 m		52,5		< 0,0001
	1-5 m	<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	67,6	3	< 0,0001
	> 5 m		-----	-----	-----
	< 1 m		0,65	4	< 0,9
	1-5 m	<i>Casearia sylvestris</i>	3237,7		< 0,0001
	> 5 m		-----	-----	-----
< 1 m		3,3	1	< 0,07	
1-5 m	<i>Godmania macrocarpa</i>	347,2	2	< 0,0001	
> 5 m					

Curatella americana

C. americana observa patrones contrastantes a lo largo del gradiente ambiental-fisonómico: no está presente en el cerrito, registra una proporción significativamente menor en la sabana abierta del intercerrito e incrementa significativamente en la sabana arbolada (Tablas 3.5-3.6). Sin embargo, la estructura de tamaños en categorías de altura (Fig. 3.4) y diámetro (Fig. 3.5) es muy similar en el gradiente; mostrando muy poca sensibilidad a los cambios en las formas de relieve y fisonomías.

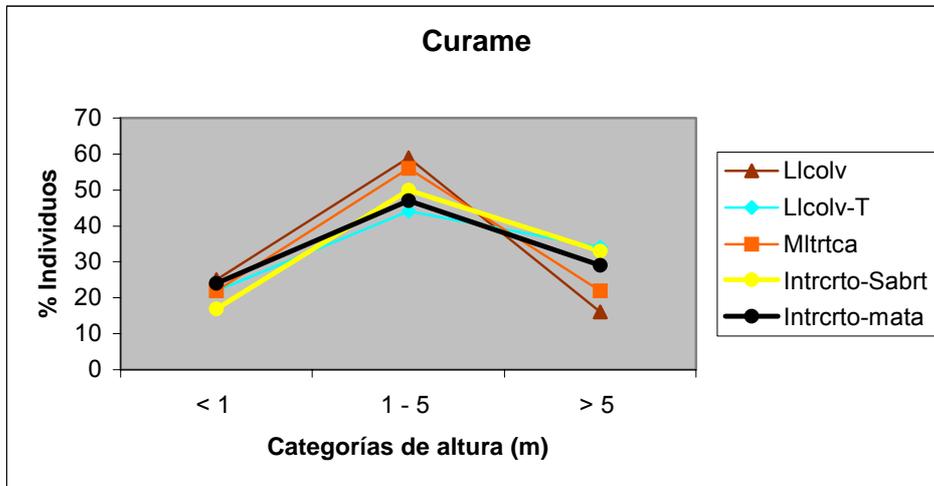


Fig. 3.4 Distribución de alturas de *C. americana* en las formas de relieve PNAG.

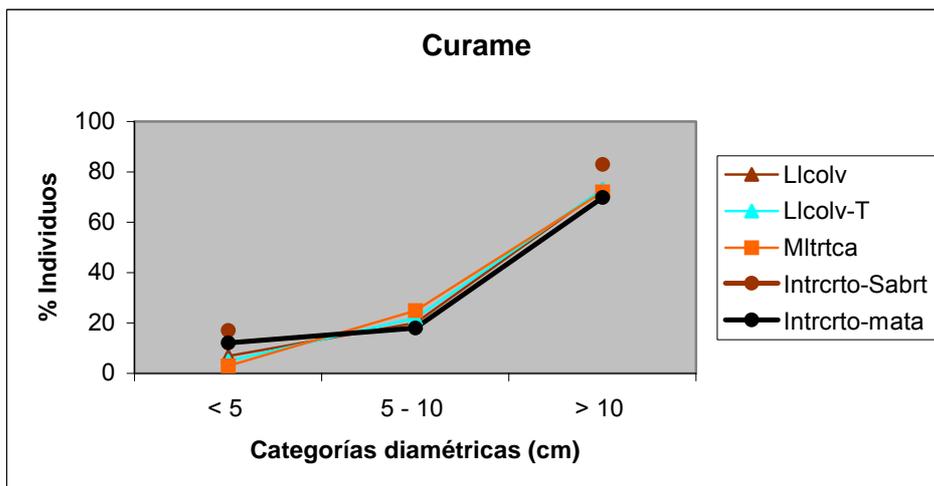


Fig. 3.5 Distribución diamétrica de *C. americana* en las formas de relieve –PNAG.

Bowdichia virgilioides

B. virgilioides registró en la sabana abierta del intercerrito una proporción de individuos significativamente menor (Tablas 3.5-3.6). La distribución de alturas (Fig. 3.6) mostró diferencias altamente significativas a lo largo del gradiente en las categorías menor de un metro y mayor de cinco metros (Tabla 3.16), con la mata con la menor proporción de individuos de porte bajo y la mayor en individuos de porte alto. En la distribución diamétrica (Fig. 3.7) llamó la atención en el cerrito el predominio de individuos en la categoría de diámetros intermedios (5-10 cm), con una proporción significativamente mayor que la categoría menor.

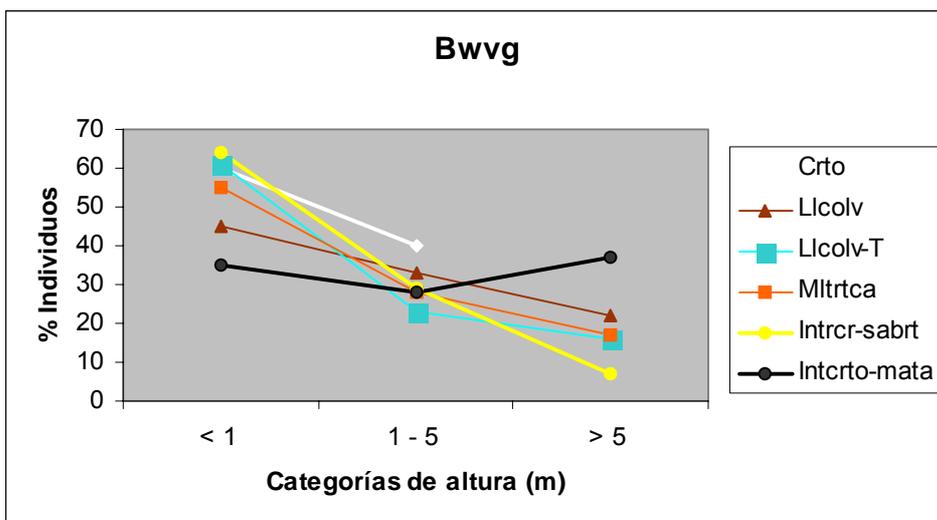


Fig. 3.6 Distribución de alturas de *B. virgilioides* en las formas de relieve-PNAG

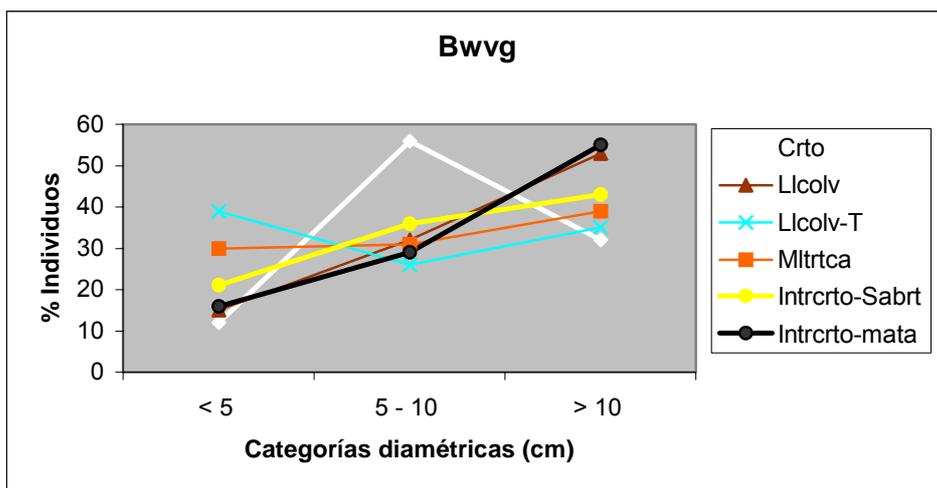


Fig. 3.7 Distribución diamétrica de *B. virgilioides* en las formas de relieve-PNAG.

Byrsonima crassifolia

B. crassifolia observa densidades contrastantes y significativas en el gradiente ambiental (Tablas 3.5-3.6), está ausente en el cerrito y registra la mayor proporción significativa en la llanura coluvial-Tigra. El patrón estructural de *B. crassifolia* en categorías de altura (Fig. 3.8) se mantiene similar en las formas de relieve con excepción del intercerrito. Un análisis separado de la mata y la sabana abierta del intercerrito reveló que en la mata se presentó tanto el menor porcentaje de individuos de porte pequeño (<1 m) como el mayor porcentaje de tamaños grandes. Por el contrario en la sabana abierta de esta forma de relieve los tamaños grandes (> 5 m) están ausentes. La distribución diamétrica de la especie (Fig. 3.9) muestra patrones que difieren significativamente en el gradiente

Casearia sylvestris

C. sylvestris observa densidades contrastantes a lo largo del gradiente ambiental registrando en la sabana abierta del intercerrito la mayor proporción estadísticamente significativa (Tablas 3.5-3.6). La distribución estructural de la especie en categorías de altura y diámetro no muestra variaciones en el gradiente ambiental; excepto en la mata con proporciones significativamente mayores de individuos con alturas y diámetros intermedios. En el resto del gradiente predominaron los individuos en la categoría de altura y diámetro más pequeña.

Byrsonima coccolobaefolia

B. coccolobaefolia presentó densidades muy bajas en el gradiente (Tabla 3.5), encontrándose ausente en el cerrito y en la llanura coluvial, alcanzando en la mesa laterítica la mayor densidad. El patrón de distribución de diámetros y alturas presentó variaciones significativas a lo largo del gradiente (Tabla 3.15-3.16), y sólo en la mesa laterítica los individuos se encontraron distribuidos en las tres categorías, con predominio de individuos de diámetros grandes (> 10 cm).

Godmania macrocarpa

G. macrocarpa presentó densidades muy bajas en el gradiente, excepto en la sabana arbolada de la mesa laterítica donde registró una proporción de individuos significativamente mayor (Tablas 3.5-3.6). La distribución de alturas y diámetros presentó diferencias significativas en el gradiente, alcanzando en la sabana arbolada de la mesa laterítica el predominio de individuos de porte alto y diámetros intermedios.

Byrsonima verbascifolia

B. verbascifolia se caracterizó por presentarse restringida en la sabana abierta del cerrito en proporciones altas (Tabla 3.5). La distribución de alturas se caracterizó por el predominio de individuos en la categoría de menor porte. La distribución diamétrica observó un patrón más regular con individuos en las tres categorías.

Patrones estructurales de las especies del estrato leñoso de la sabana

La estructura de la comunidad de leñosas en el área de estudio presenta variaciones a lo largo del gradiente ambiental tanto en la composición de especies, como en la participación individual de las especies en términos de densidad; y en la distribución porcentual del número de individuos en las categorías de altura y diámetro. En términos generales la estratificación vertical y diamétrica tiende al aumento a lo largo de las formas de relieve, debido por una parte a la presencia de estratos de mayor altura y diámetro, así como también por el incremento en la proporción de individuos que ocupan estratos de mayor altura y diámetro. En las condiciones ambientales que condicionan un mayor stress hídrico como las que caracterizan el cerrito, la comunidad de leñosas se presenta con menos complejidad estructural y predominio de una especie como el caso de *B. verbascifolia* en el cerrito, asociado con la fisonomía de sabana abierta. En estas comunidades la estructura vertical de la comunidad está constituida por un solo estrato de altura donde la totalidad de los individuos llegan hasta la altura del estrato herbáceo (< 1 m) y sólo superada por un bajo porcentaje de individuos de *B. virgilioides* distribuidos de manera muy dispersa (Tabla 3.9). En condiciones ambientales intermedias como las que se presentan en algunos sectores del intercerrito y la llanura coluvial, llanura coluvial Tigra y mesa laterítica, asociados con la fisonomía de sabana parque y sabana arbolada, aumenta la complejidad estructural de la comunidad, debido a la aparición de nuevas especies, así como también por el registro de un mayor porcentaje de las especies comunes en estratos de altura que superan la altura del estrato herbáceo (> 1 m) y de mayor diámetro (Tablas 3.10, 3.12-3.14). Sin embargo pueden presentarse situaciones diferentes a esta tendencia general que se manifiestan por la presencia de un alto porcentaje de las especies comunes en la categoría de diámetros intermedios y grandes (> de 10 cm) y estratos de altura de menor porte (< de 1 m); como por ejemplo *B. virgilioides*, *B. crassifolia* y *G. macrocarpa* en la llanura coluvial. Condiciones que pudieran estar más relacionadas con la frecuencia del fuego que con la heterogeneidad ambiental y la disponibilidad de agua en el suelo. También en el gradiente ambiental pueden presentarse patrones caracterizados por un alto porcentaje de individuos en los estratos de altura más pequeños y categorías diamétricas también pequeñas, como por ejemplo *B. crassifolia* en la llanura coluvial Tigra. Situaciones que pudieran estar relacionadas con los procesos regenerativos de las especies.

En cuanto a los patrones estructurales de las poblaciones de leñosas a lo largo de las formas de relieve, estos en general observan pocas variaciones, mostrando en algunos casos un comportamiento insensible o muy poco sensible a las variaciones ambientales, notorio en el caso de *C. americana*, donde las distribuciones de altura y diámetro en las cinco formas de relieve casi coinciden (Figs. 3.4-3.5). Sin embargo en otras especies las distribuciones de tamaños presentan diferencias entre las formas de relieve, como por ejemplo la distribución diamétrica de *B. virgilioides* en el cerrito en la categoría de diámetros intermedios difiere del resto (Fig. 3.7). También las distribuciones de altura y diámetro de *B.*

crassifolia presentan diferencias entre las formas de relieve (Figs. 3.8-3.9). La distribución diamétrica de *C. sylvestris* en la mesa laterítica también resultó sensiblemente diferente del resto. Especies como *B. coccolobaefolia*, y *G. macrocarpa* mostraron patrones diferentes entre las formas de relieve, por lo que se dificulta extraer alguna relación. Para efectos comparativos de cómo variaron los patrones estructurales de las especies en la mata, se observó en el caso de *C. americana* un comportamiento insensible, similar al mostrado entre las formas de relieve asociadas con sabana arbolada. En *B. virgilioides* el efecto de la mata se hizo mas notorio en la distribución de alturas (Fig. 3.6), registrándose en esta menor frecuencia de individuos de porte pequeño y mayor de individuos de porte alto (> 5 m). En *B. crassifolia* el efecto fue similar (Fig. 3.8). Por el contrario en *C. sylvestris* el efecto de la mata se hizo mas notorio en la distribución de los diámetros en especial de los intermedios.

Suelos

En la Tabla 3.17 se presentan las características texturales de los suelos muestreados en el área de estudio, en la Tabla 3.18 se especifican los porcentajes granulométricos de las arenas y en la Tabla 3.19 se dan los valores obtenidos en cuanto al estatus nutricional de la muestras de suelo.

Tabla 3.17 Características texturales de los suelos muestreados en el PNAG

Calicata y/o barreno	Horizontes del perfil	Profundidad (cm)	Granzón basal (prof.)	Color Matríz	Textura	Inclusiones
C1	H1	0-15	Granzón	5YR 5/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm
	H2	15-40		5YR 5/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm
	H3	40-100		5YR 6/8	FAa	Cuarzo de 5 a 30 mm
C2	H1	0-33		10YR 3/8	aF	no se observan
	H2	33-75		7.5YR 6/8	FAa	cuarzo muy poco
	H3	75-100		5YR 6/8	FAa	cuarzo y ripio <= 5 mm
C3	H1	0-40	Ripio	5YR 5/8	FAa	ripio muy abundante <=20 mm;
	H2	40-100		5YR 6/8	A	ripio y cuarzo < 3mm, poco.
C4	H1	0-75	Granzón	5YR 6/1	F	
	H2	75-120		5YR 8/1	FAa	cuarzo de 5 - 42 mm abundante
B5	H1	0-15		10YR 3/1	Fa	
	H2	15-30		10YR 5/3	Fa	
	H3	30-40		7.5YR 5/4	Fa	
	H4	40-50		7.5YR 5/4	Fa	cuarzo < 5 mm muy poco
	H5	50-90		5YR 5/8	Fa	cuarzo < 5 mm muy poco
B7	H1	0-10	Ripio abundante	10YR 4/1	Fa	
	H2	10-20		10YR 4/1	Fa	
	H3	20-30		10YR 5/2	Fa	ripio <= 10 mm y cuarzo < 5mm
	H4	30-50		10YR 6/2	FAa	ripio y cuarzo < 5 mm poco
	H5	50-60		5YR 7/2	FA	ripio y cuarzo < 5 mm poco
	H6	60-70		5YR 7/2	Aa	ripio y cuarzo < 5 mm poco
	H7	70-80		5YR 7/3	FA	ripio y cuarzo < 5 mm poco
	H8	80-90		5YR 8/1	FAa	ripio y cuarzo < 5 mm poco
BTG18	H1	0-10		10YR 4/3	aF	granzón < 5 mm muy poco
	H2	10-20		10YR 4/3	aF	granzón < 5 mm muy poco
	H3	20-30		7.5YR 4/4	aF	granzón < 5 mm muy poco
	H4	30-40		7.5YR 4/4	aF-Fa	granzón < 5 mm muy poco
	H5	40-50		7.5YR 4/4	Fa	granzón < 5 mm muy poco
	H6	50-60		10YR 5/4	Fa	no se observan
	H7	60-70		10YR 5/6	Fa	no se observan
	H8	70-80		10YR 6/6	Fa	no se observan
	H9	80-90		10YR 6/6	Fa	granzón < 5 mm muy poco
BTG1	H1	0-30		5YR 6/6	Fa	ripio y cuarzo < 2 mm muy poco
	H2	30-60		7.5YR 6/8	FAa-Fa	ripio y cuarzo de 3 mm poco
	H3	60-90		7.5YR 6/8	FAa-Fa	ripio y cuarzo <= 5 mm poco
BTG13	H1	0-15		5YR 7/2	Fa	
	H2	15-30		5YR 7/2	Fa	
	H3	30-40		7.5YR 8/2	Fa	
	H4	40-50		5YR 7/2	Fa	
	H5	50-60		5YR 7/3	Fa	ripio < 5 mm muy poco
	H6	60-70		5YR 7/3	Fa	ripio < 5 mm poco
	H7	70-80		5YR 7/4	Fa	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H8	80-90		5YR 7/3	Fa	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H9	90-100		5YR 7/3	FAa	cuarzo < 5 mm mod., form. ripio

...continúa

Calicata y/o barreno	Horizontes del perfil	Profundidad (cm)	Granzón basal (prof.)	Color Matriz	Textura	Inclusiones
BMJ8	H1	0-20		10YR 4/3	F	no se observan
	H2	20-30		10YR 5/6	Fa	cuarzo < 3mm muy poco
	H3	30-40		7.5YR 6/6	Fa	cuarzo < 3mm muy poco
	H4	40-50		7.5YR 6/6	FA	cuarzo < 3mm muy poco
	H5	50-60		7.5YR 6/6	FA	cuarzo < 3mm muy poco
	H6	60-70		7.5YR 6/6	FA	cuarzo < 3mm muy poco
	H7	70-80		7.5YR 6/6	FA	cuarzo < 3mm muy poco
	H8	80-90		7.5YR 7/8	FA	cuarzo < 3mm muy poco
	H9	90-100		7.5YR 7/8	FA	cuarzo < 3mm muy poco
BMJ5	H1	0-15		7.5YR 5/4	Fa	no se observan
	H2	15-30		7.5YR 6/8	Fa	no se observan
	H3	30-40		7.5YR 6/8	FA	no se observan
	H4	40-50		7.5YR 6/8	FA	no se observan
	H5	50-60		7.5YR 6/8	FA	no se observan
	H6	60-70		7.5YR 6/8	FA	cuarzo < 3 mm muy poco
	H7	70-80		7.5YR 6/8	FA	cuarzo y ripio < 3 mm m.p
	H8	80-90		7.5YR 6/8	FA	cuarzo y ripio < 3 mm m.p.
	H9	90-100	Granzón y ripio	7.5YR 6/8	FA	ripio < 10 mm m. abdnte
BMJ3	H1	0-15		7.5YR 5/4	Fa	cuarzo < 2 mm muy poco
	H2	15-30		7.5 YR 5/8	Fa	ripio < 5 mm mod.
	H3	30-40		7.5 YR 5/8	FA	ripio < 5 mm mod.
	H4	40-50		7.5 YR 5/8	FA	ripio < 5 mm poco
	H5	50-60		7.5 YR 6/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H6	60-70		7.5 YR 6/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H7	70-80		7.5 YR 6/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H8	80-90		7.5 YR 6/8	FA	ripio y cuarzo < 5 mm mod.
	H9	90-100	Ripio muy abundante	7.5 YR 6/8	FA	ripio <= 10 mm m. abund. envuelto en matriz amarillenta

Leyenda:

F: Franco

Fa: Franco arenoso

FA: Franco arcilloso

FAa: Franco arcillo-arenoso.

Tabla 3.18 Granulometría de las arenas de las muestras de suelos en el PNAG

Calicata y/o barreno	Horizontes	Granulometria (%)				Profundidad (cm)
		ag	am	af	AL	
C1	H1	11	15	17	56	0-15
	H2	11	13	18	58	15-40
	H3	11	15	21	52	40-100
C2	H1	8	29	47	16	0-33
	H2	3	18	29	50	33-75
	H3	4	12	32	52	75-100
C3	H1	13	4	29	54	0-40
	H2	0	0	2	98	40-100
C4	H1	7	15	23	56	0-75
	H2	28	25	9	38	75-120
B5	H1	31	15	20	34	0-15
	H2	16	27	18	38	15-30
	H3	16	27	17	40	30-40
	H4	14	21	19	46	40-50
	H5	13	23	18	46	50-90
B7	H1	9	25	35	30	0-10
	H2	7	22	37	34	10-20
	H3	16	16	33	36	20-30
	H4	6	16	28	50	30-50
	H5	8	14	22	56	50-60
	H6	6	13	26	54	60-70
	H7	7	15	22	56	70-80
	H8	8	20	18	54	80-90
BTG18	H1	1	19	64	16	0-10
	H2-H3	1	22	27	50	10-30
	H4	1	15	65	19	30-40
	H5-H6	0	15	62	22	40-60
	H7	0	22	51	27	60-70
	H8-H9	1	18	55	26	70-90
BTG1	H1-H3	14	42	23	20	0-30
	H4-H6	17	36	22	24	30-60
	H7-H9	13	25	18	44	60-90
BTG13	H1-H3	4	29	35	32	0-30
	H4-H6	4	26	31	39	30-60
	H7-H9	8	36	19	36	60-90
	H10	8	27	20	45	90-100
BMJ8	H1-H2	5	33	25	37	0-20
	H3	5	27	23	44	20-30
	H4	7	25	22	46	30-40
	H5	6	22	21	50	40-50
	H6-H7	6	20	21	53	50-70
BMJ5	H8-H10	6	18	23	54	70-100
	H1	2	24	44	30	0-15
	H2-H3	2	21	38	39	15-30
	H4	2	18	31	49	30-40
	H5-H7	2	14	27	57	40-70
	H8-H9	2	11	28	58	70-90
BMJ3	H10	4	12	29	56	90-100
	H1	2	18	47	32	0-15
	H2-H3	3	14	39	45	15-30
	H4-H5	2	11	33	54	30-50
	H6	2	10	33	56	50-60
	H7-H9	1	10	33	56	60-90
	H10	3	10	31	56	90-100

Leyenda:

ag: arena gruesa

am: arena media

af: arena fina

AL: arcilla - limo

Tabla 3.19 Estatus nutricional de las muestras de suelo en el PNAG.

Calicata y/o barreno	Horizontes	Bases cambiables (meq/100 g)			Acidez (meq/100 g)	pH (H ₂ O)	Suma bases	Relación Bases/Al	Status nutricional ¹ del suelo
		Ca	Mg	K	Al				
C1	H1	0,63	0,2	0,01	1,2	4,57	0,84	0,7	* hiperdistrófica
	H2	0,9	0,28	0,01	1,6	4,58	1,19	0,7	* distrófica
	H3	1,24	0,82	0,06	0,2	5,38	2,12	10,6	distrófica
C2	H1	0,46	0,12	0,00	0,6	4,48	0,58	1,0	hiperdistrófica
	H2	0,42	0,03	0,00	1,2	4,43	0,45	0,4	** hiperdistrófica
	H3	0,7	0,18	0,01	0,8	4,63	0,89	1,1	hiperdistrófica
C3	H1	0,31	0,12	0,05	1,6	4,67	0,48	0,3	** hiperdistrófica
	H2	0,15	0,16	0,01	1,4	4,8	0,32	0,2	** hiperdistrófica
C4	H1	0,93	0,27	0,01	2,2	4,32	1,21	0,6	* distrófica
	H2	0,25	0,14	0,01	1,8	4,54	0,40	0,2	** hiperdistrófica
B5	H1	0,69	0,25	0,00	1	4,79	0,94	0,9	* hiperdistrófica
	H2	0,49	0,16	0,02	1	4,79	0,67	0,7	* hiperdistrófica
	H3	0,44	0,13	0,01	1	4,66	0,58	0,6	* hiperdistrófica
	H4	0,27	0,08	0,10	1	4,67	0,45	0,5	* hiperdistrófica
	H5	0,81	0,26	0,01	1,2	4,78	1,08	0,9	* distrófica
B 7	H1	0,8	0,21	0,00	0,4	5,07	1,01	2,5	distrófica
	H2	0,72	0,21	0,01	0,4	5,18	0,94	2,4	hiperdistrófica
	H3	0,65	0,28	0,00	0,4	5,03	0,93	2,3	hiperdistrófica
	H4	0,57	0,43	0,01	1,8	4,79	1,01	0,6	* distrófica
	H5	0,29	0,32	0,01	1,6	4,89	0,62	0,4	* hiperdistrófica
	H6	0,41	0,42	0,01	1,6	4,8	0,84	0,5	* hiperdistrófica
	H7	0,2	0,44	0,00	1,6	5,01	0,64	0,4	** hiperdistrófica
	H8	0,64	0,33	0,01	1,6	5,03	0,98	0,6	* hiperdistrófica
BTG18	H1	1,04	0,54	0,04	0	5,02	1,62		distrófica
	H4	0,39	0,28	0,02	1	4,79	0,69	0,7	* hiperdistrófica
	H8	0,26	0,3	0	1,2	4,39	0,56	0,5	* hiperdistrófica
BTG1	H1	0,59	0,32	0,06	0	5,02	0,97		hiperdistrófica
	H2	0,41	0,37	0,03	1,2	4,68	0,81	0,7	* hiperdistrófica
	H3	0,27	0,37	0,02	1,2	4,7	0,66	0,6	* hiperdistrófica
BTG13	H1	0,6	0,3	0,02	0	5,1	0,92		hiperdistrófica
	H4	0,63	0,45	0,01	0,4	4,8	1,09	2,7	distrófica
	H9	0,48	0,44	0,02	3	4,52	0,94	0,3	** hiperdistrófica
BMJ8	H1	0,18	0,13	0,02	1	4,17	0,33	0,3	** hiperdistrófica
	H4	0,03	0,02	0	1,8	4,34	0,05	0,0	** hiperdistrófica
	H8	0,04	0,02	0,02	1,6	4,89	0,08	0,1	** hiperdistrófica
BMJ5	H1	0,48	0,3	0,06	0,4	4,72	0,84	2,1	hiperdistrófica
	H4	0,26	0,24	0,02	2	4,28	0,52	0,3	** hiperdistrófica
	H8	0,16	0,22	0,02	2,8	4,28	0,4	0,1	** hiperdistrófica
BMJ3	H1	1,1	0,55	0,09	0		1,74		distrófica
	H4	0,44	0,5	0,04	1,8	4,4	0,98	0,5	* hiperdistrófica
	H8	0,2	0,37	0,02	1,8	4,55	0,59	0,3	** hiperdistrófica

Leyenda:

¹ Sarmiento (1990)

* Toxicidad del Al

** Toxicidad extrema del Al

En la Fig. 3.10 se presenta en forma esquemática y muy simplificada las cinco formas de relieve en estudio, con las fisonomías predominantes en cada una, y los perfiles de suelo. Esta área con base en los resultados de los análisis de los perfiles de suelo (Tablas 3.17-3.19) presenta las siguientes características:

- 1) la sabana abierta con predominio de *Byrsonima verbascifolia* y en forma aislada *Bowdichia virgilioides*, se presenta en los cerritos ubicados en el sector norte del PNAG, sobre relieve ondulado, con suelos fuertemente erosionados, con afloramiento del granzón basal de la formación Mesa, y concreciones de ripio. La textura de los suelos en los sitios más disectados es FAa de espesor variable, descansando sobre un horizonte arcilloso.
- 2) la sabana parque se presenta en los intercerritos también ubicados en el sector norte del PNAG conformando un mosaico entre sabana abierta, y matas. La sabana abierta aparece como grupos discretos con predominio de *Casearia sylvestris* dentro de la matriz herbácea, desarrollados sobre suelos moderadamente profundos y texturas franco-arenosas. Las matas también conforman un grupo discreto, con especies típicas tanto del estrato leñoso de la sabana como de las matas, desarrolladas sobre pequeñas depresiones, con suelos polifásicos, de texturas arenoso-francosas de profundidad variable, y generalmente ocupando los horizontes superficiales del suelo, descansando sobre una capa de granzón basal y ripio, envuelto en una matriz FAa; y
- 3) la sabana arbolada desarrollada sobre suelos coluviales característicos de las formas de relieve de la llanura coluvial, llanura coluvial Tigra en el sector central del PNAG; y mesa laterítica en el sector sur-oriental, ubicados sobre sitios ligeramente inclinados, típicos receptores de coluvios provenientes de los sitios mas altos; desarrollados sobre suelos polifásicos, con horizontes de texturas franco-arenosas a arena francosas de espesor variable, descansando sobre horizontes franco arcillosos a franco arcilloso arenosos, con concreciones de ripio.

ambiental con la mesa laterítica con la mayor proporción de individuos de diámetros grandes (> 10 cm)

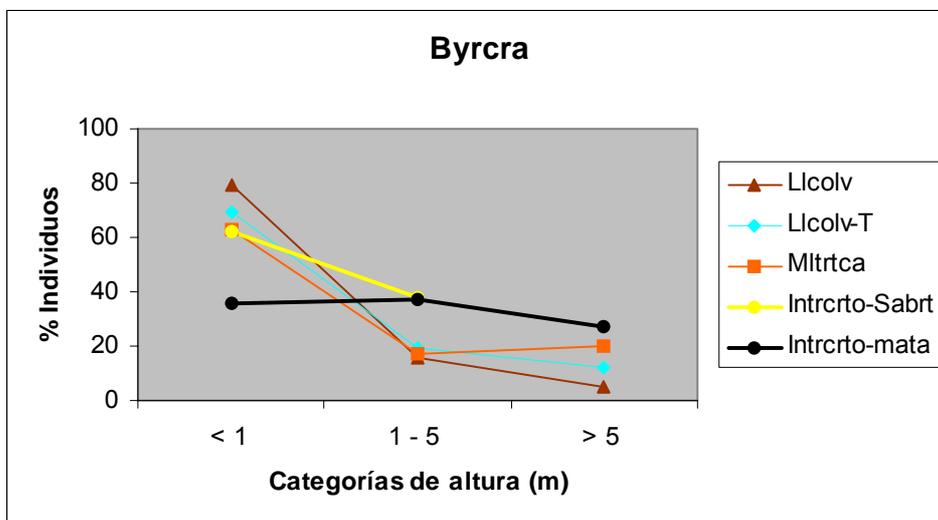


Fig. 3.8 Distribución de alturas en *B. crassifolia* en las formas de relieve-PNAG

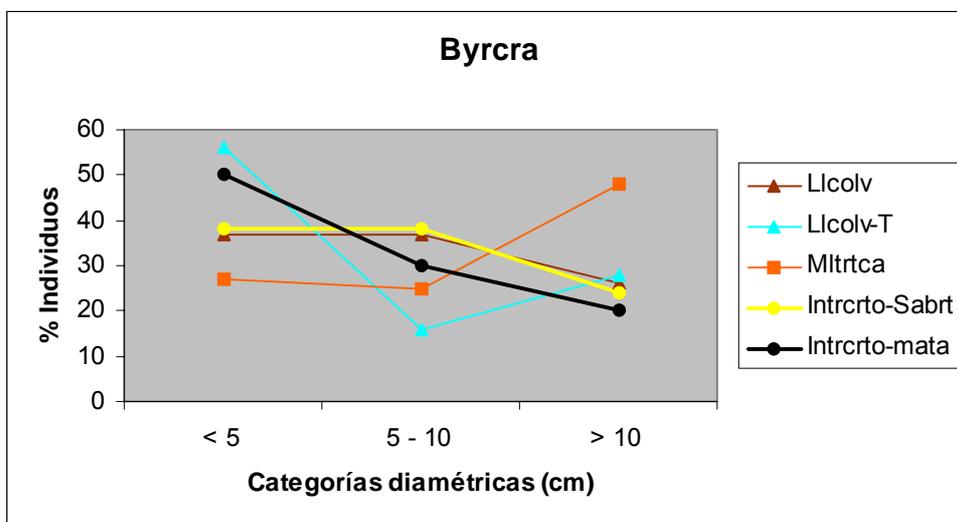


Fig. 3.9 Distribución diamétrica de *B. crassifolia* en las formas de relieve-PNAG.

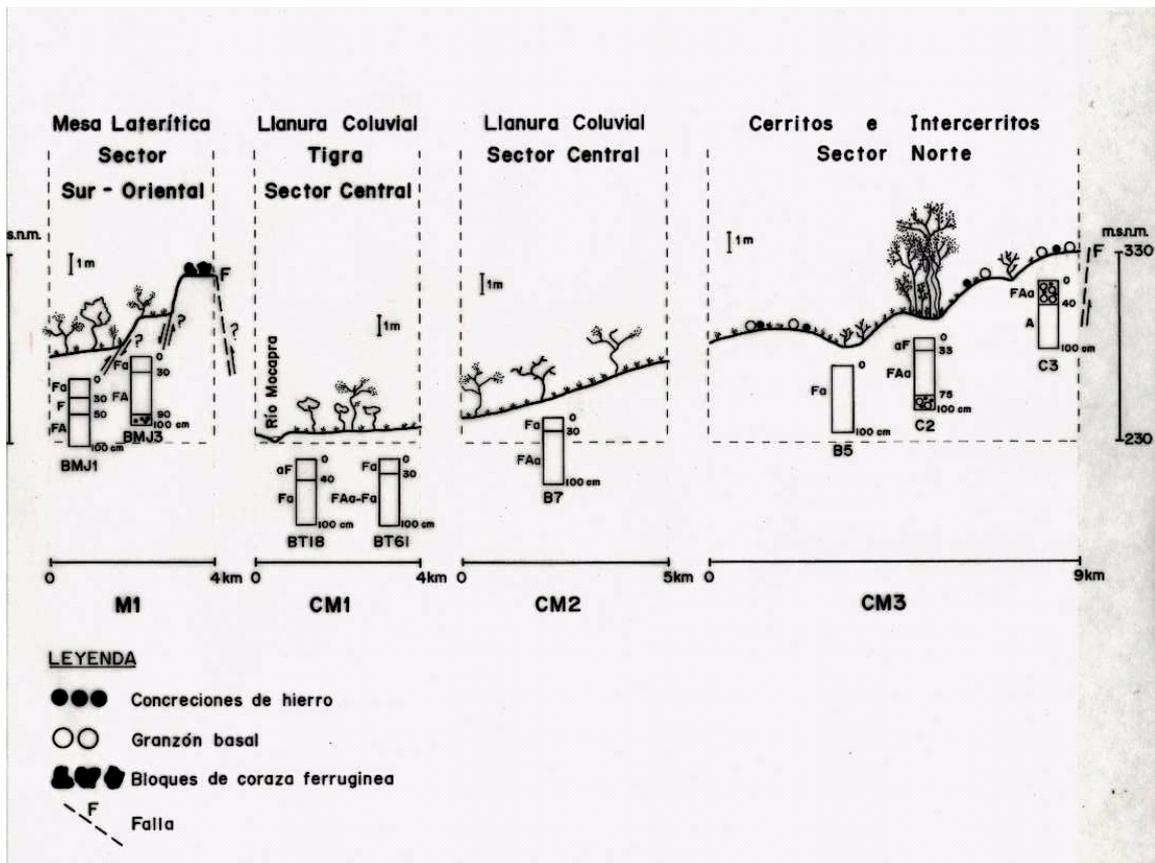


Fig. 3.10 Perfil esquemático del área de estudio en el PNAG.

Ordenamientos

La Figura 3.11 presenta el ordenamiento de veintidós parcelas de muestreo cada una identificada según la forma de relieve a la cual pertenece. El patrón que se puede extraer de esta figura es la separación en el extremo derecho del plano de dos parcelas del cerrito, mientras que dos del intercerrito lo hacen hacia el extremo superior. Las restantes 18 parcelas provenientes de la llanura coluvial, llanura coluvial Tígra y mesa laterítica se agrupan hacia el extremo izquierdo del plano. En la identificación de las parcelas por su fisonomía (Fig. 3.12) el patrón se hace más claro, en efecto, el gran grupo de dieciocho parcelas ubicadas en el extremo izquierdo está constituido por 16 sabanas arboladas y 2 sabanas parque, mientras que las cuatro parcelas que se separaron hacia los extremos superior y derecho del plano constituyen sabanas abiertas. Esta diferenciación fisonómica es producida por la composición de especies (Fig. 3.13), que en el caso de la sabana abierta el patrón diferencial de agrupamiento es ocasionado por *Byrsonima verbascifolia* (Byrver) ubicada en el extremo derecho del plano, y *Casearia sylvestris* (Cassyl) en el extremo superior. *B. verbascifolia* alcanzaría sus mayores

densidades en las sabanas abiertas de cerrito, y *C. sylvestris* en las sabanas abiertas del intercerrito. El grupo principal de especies dispuesto a la izquierda del plano conformado por *Curatella americana* (Curame), *Genipa caruto* (Genica), *Byrsonima coccolobaefolia* (Byrcoc), *Byrsonima crassifolia* (Byrcra), y *Casia moschata* (Casmos) corresponden a las sabana arbolada y de parque. Estas especies alcanzarían sus óptimos en la sabana arbolada de la llanura coluvial, llanura coluvial Tigra y mesa laterítica; y la sabana parque del intercerrito. *Zanthoxylum* (Zantxy) y *Copaifera officinalis* (Copoff), especies típicas de las matas conforman un grupo separado del anterior. Las especies *Godmania macrocarpa* (Godmac) y *Bowdichia virgilioides* (Bowvir) caen fuera del primer cuadrante donde se ubicaron todas las parcelas de muestreo.

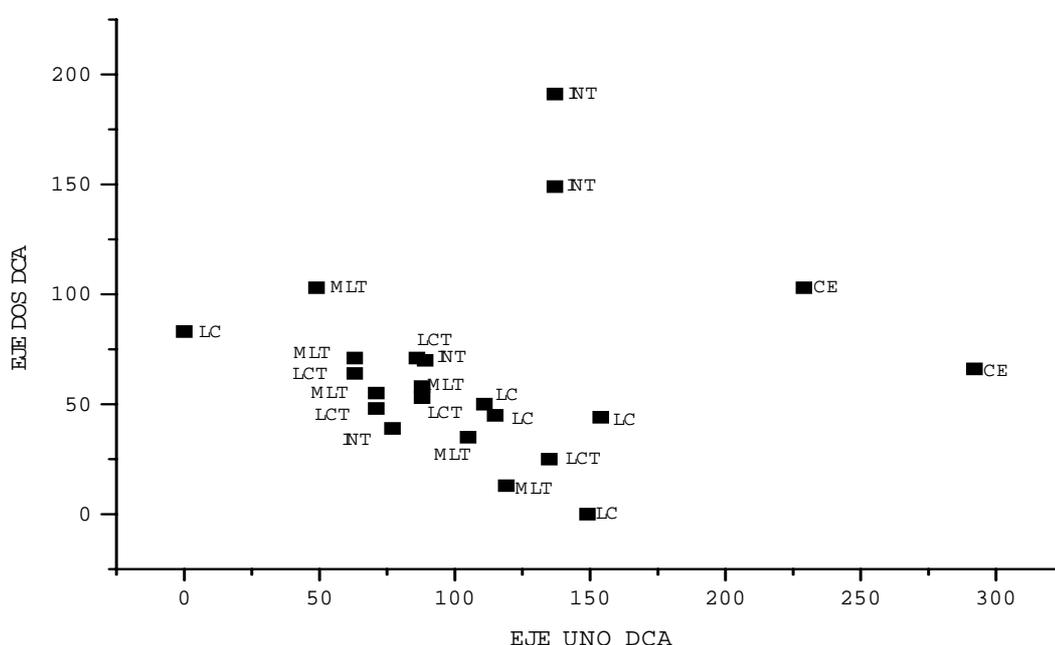


Fig. 3.11 Ordenamiento de las parcelas de muestreo en base a la matriz de densidades identificadas por su forma de relieve.

Eje Uno DCA: Eigenvalue=0,564; porcentaje de varianza 'inercia': 46,90. Eje dos DCA: eigenvalue=0,270; porcentaje de varianza 'inercia': 30,65. CE= cerrito; INT= intercerrito; LC= Llanura coluvial; LCT= Llanura coluvial Tigra; y MLT=Mesa laterítica.

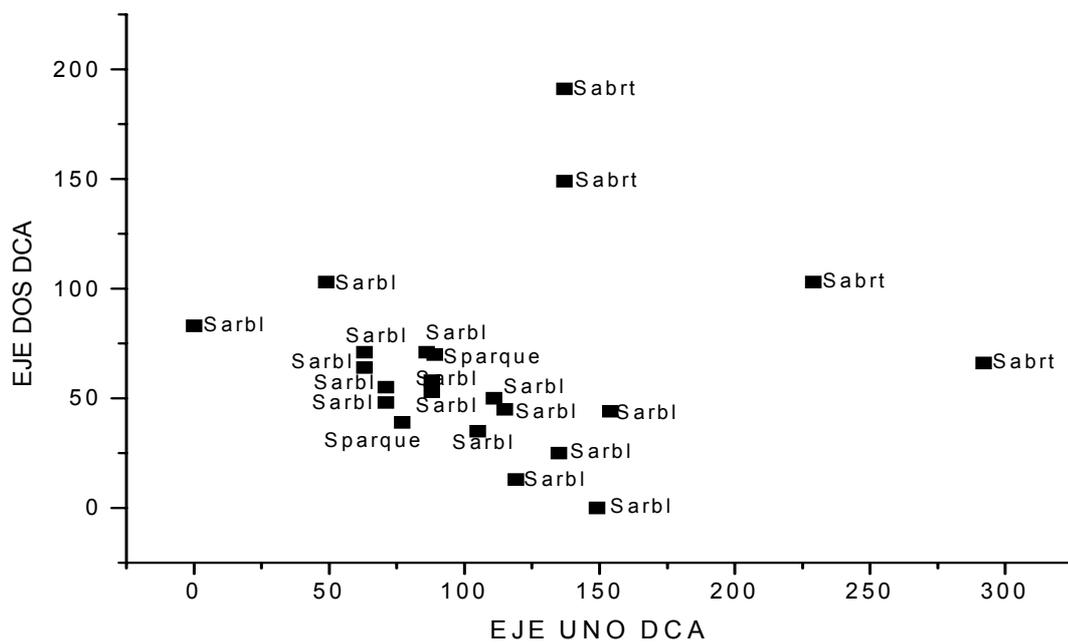


Fig. 3.12 Ordenamiento de las parcelas en base a la matriz de densidades, identificadas por su fisonomía.

Eje Uno DCA: Eigenvalue=0,564; porcentaje de varianza 'inercia': 46,90. Eje dos DCA: eigenvalue=0,270; porcentaje de varianza 'inercia': 30,65. Sarbl= sabana arbolada; Sabrt= sabana abierta; Sparque= sabana parque.

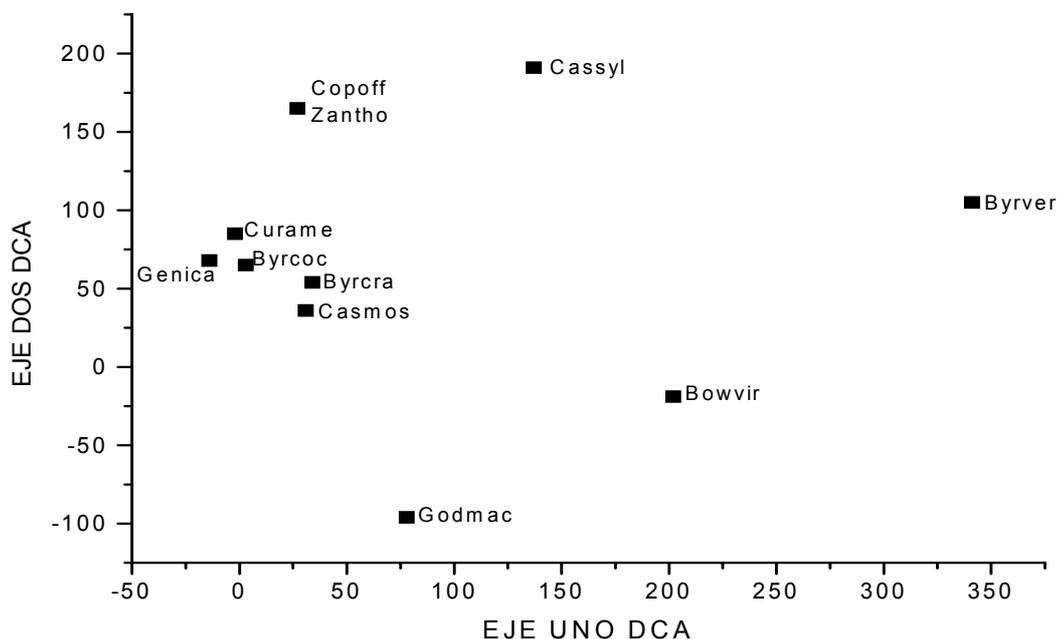


Fig. 3.13. Ordenamiento de las especies en el plano DCA

A la luz de los resultados de los ordenamientos de las parcelas de muestreo en las formas de relieve y fisonomías y la distribución de las especies se deducen las siguientes relaciones:

- 1) en general las fisonomías se corresponden con las formas de relieve, de forma tal que la sabana abierta se encuentra en los cerritos, la sabana parque en los intercerritos y la sabana arbolada en las dos llanuras coluviales, y en la mesa laterítica.
- 2) la distribución de especies en el plano de ordenamiento (Fig. 3.13) se puede asociar a una cierta fisonomía y por ende a una específica forma de relieve. Así es claro que *B. verbascifolia* está asociada a los cerritos con sabana abierta, *C. sylvestris* a los intercerritos con sabana abierta. Las especies del grupo central: *C. americana*, *G. caruto*, *B. coccolobaefolia*, *B. crassifolia*, *C. moschata*; y *C. officinalis*; y *Zanthoxylum spp*, están asociadas con sabana parque del intercerrito y sabana arbolada de la llanura coluvial, llanura coluvial Tigra y mesa laterítica.

La correlación entre las variables ambientales y los ejes de ordenamiento florístico sugiere la existencia de un gradiente topográfico-textural (Fig. 3.14) condicionado por el relieve, la pendiente, la composición granulométrica y la profundidad del granzón basal, lo que se deduce de la alta correlación positiva entre las variables ambientales pendiente (Pdte), porcentajes de arcilla limo tanto en superficie

(%AL1) como en profundidad (%AL4), y el eje uno; así como la correlación negativa de los vectores de las variables profundidad del granzón basal (Pgran) y las fracciones de arenas medias (%am1-%am34) y finas (%af1-%af34) en los primeros 50 cm del perfil del suelo, y porcentaje de arcilla-limo entre 40 y 50 cm (%AL34), con el mismo eje. El segundo eje de ordenamiento sugiere la presencia de un gradiente textural interno, que se deduce por la fuerte correlación de los vectores de las fracciones de arena gruesa en superficie y profundidad (%ag1, %ag2 y %ag3).

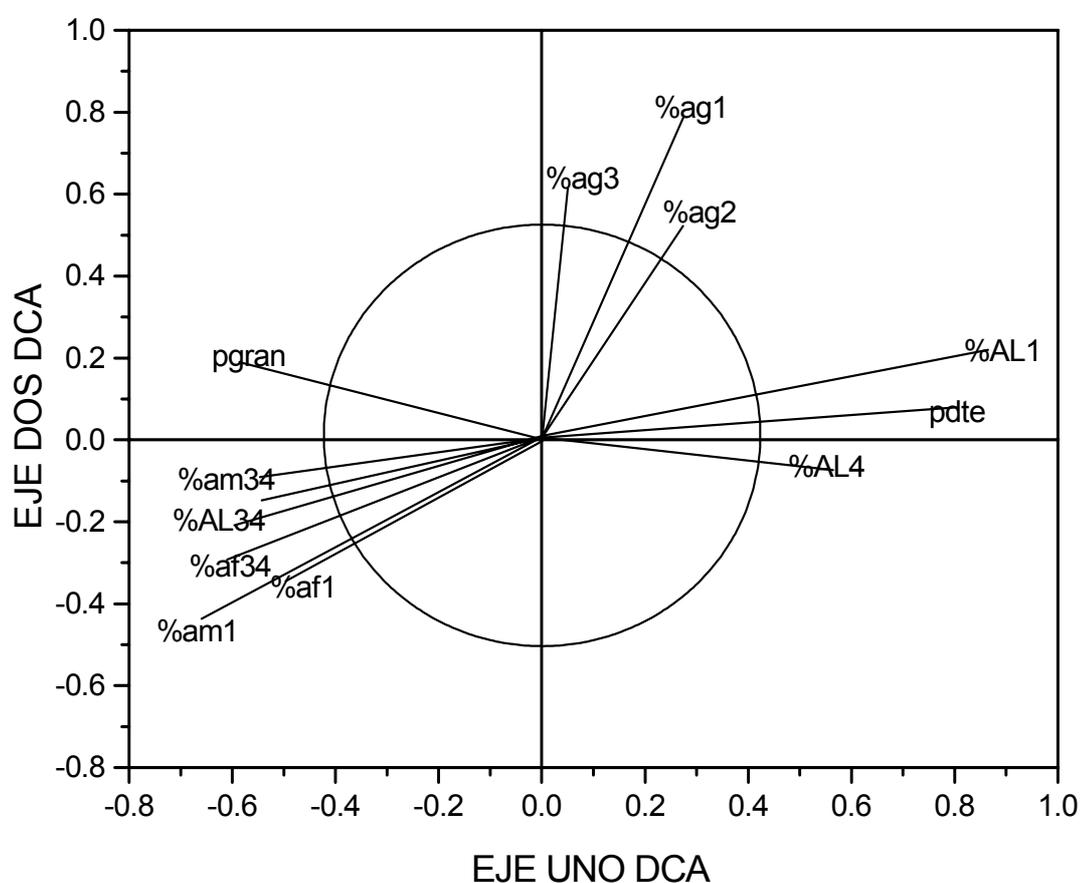


Fig. 3.14 Correlación de las variables ambientales en el plano DCA

Los vectores que caen fuera del círculo de correlación presentan una correlación significativa con los ejes de ordenamiento.

Un análisis más detallado de la relación de las especies con las variables ambientales quedó expresado en el análisis de correlación (Tabla 3.20), el cual

permitió evidenciar los factores ecológicos que estarían provocando la respuesta diferencial de las especies. Los números en rojo indican una correlación significativa de las especies con las variables. *B. verbascifolia* (Byrver) alcanzaría sus mayores abundancias en los sitios con la mayor pendiente, porcentajes más altos de arcilla-limo en superficie, y afloramiento de granzón, dada la correlación positiva con Pdte y %AL1, y la correlación negativa con la profundidad del granzón. *B. crassifolia* (Byrcra) por su parte, registraría las mayores abundancias en los sitios de menor altitud del gradiente estudiado, sobre suelos con predominio de arenas medias y arenas finas a partir de 30 cm de profundidad (%am34, %am4, %af34). *C. americana* (Curame), registraría las menores abundancias en los sitios de mayor pendiente, y altos contenidos de arcilla limo en superficie, dada la correlación negativa de la especie con estas variables; y *C. sylvestris* (Cassyl) alcanzaría su mayor abundancia sobre suelos con altos porcentajes de arena gruesa hasta 50 cm de profundidad (%ag1, %ag2, y %ag3). El resto de las especies no mostraron correlaciones significativas con las variables ambientales.

Tabla 3.20 Correlación de las especies del estrato leñoso de la sabana con las variables ambientales.

Variables del Suelo		Especies del Estrato Leñoso de la Sabana										
		Byrver	Cassyl	Byrcra	Genica	Curame	Byrcoc	Bowvir	Casmos	Godmac	Cochls	Xylaro
ag1	C	0.196	0.800	-0.392	0.206	-0.473	-0.250	-0.541	-0.028	-0.291	-0.019	-0.019
	P	ns	**	ns								
am1	C	-0.660	-0.279	0.542	0.613	0.386	0.015	-0.154	0.484	0.147	0.199	0.199
	P	*	ns	ns	*	ns						
AL1	C	0.683	0.040	-0.498	-0.321	-0.609	0.071	0.232	-0.293	-0.379	-0.420	-0.420
	P	*	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ag2	C	-0.096	0.590	-0.320	-0.239	-0.421	-0.208	-0.359	-0.279	-0.333	-0.239	-0.239
	P	ns	*	ns								
ag3	C	-0.246	0.816	-0.284	-0.200	-0.374	-0.125	-0.477	-0.198	-0.248	-0.200	-0.200
	P	ns	***	ns								
ag34	C	-0.322	0.496	0.176	0.701	0.062	-0.127	-0.427	0.416	-0.104	-0.084	-0.084
	P	ns	ns	ns	*	ns						
am34	C	-0.549	0.150	0.653	0.589	0.296	-0.320	-0.264	0.416	0.041	0.084	0.084
	P	ns	ns	*	*	ns						
af34	C	-0.568	-0.022	0.665	0.009	0.488	-0.387	-0.112	0.089	0.333	0.152	0.152
	P	ns	ns	*	ns							
AL34	C	-0.583	0.102	0.345	-0.135	0.170	-0.424	-0.329	0.135	0.516	0.221	0.221
	P	*	ns									
am4	C	-0.664	0.334	0.581	0.378	0.116	-0.098	-0.237	0.125	-0.339	-0.168	-0.168
	P	*	ns	*	ns							
af4	C	-0.600	-0.082	0.223	-0.170	0.516	0.174	-0.057	-0.068	0.237	0.178	0.178
	P	*	ns									
AL4	C	0.842	-0.230	-0.449	-0.172	-0.402	-0.063	0.270	-0.057	0.052	-0.019	-0.019
	P	***	ns									
Pgran	C	-0.783	0.411	0.480	0.375	0.477	0.228	-0.176	0.236	-0.040	-0.057	-0.057
	P	**	ns									
Alt	C	0.163	0.272	-0.853	-0.567	-0.522	0.036	-0.315	-0.264	0.080	0.158	0.158
	P	ns	ns	***	ns							
Pdte	C	0.818	-0.150	-0.552	-0.221	-0.637	-0.195	0.107	-0.248	-0.308	-0.149	-0.149
	P	***	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Leyenda:

C: Coeficiente de correlación

P: Probabilidad

* P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

ns: no significativa

1) Granulometría:

ag: arena gruesa

am: arena media

af: arena fina

AL: arcilla limo

2) Profundidad (cm)

1: 0-15

2: 15-30

3: 30-50

34: 30-70

4: 60-100

3) Variables ambientales

Pgran: Profundidad del gran-
zón basal

Alt: altitud

Pdte: pendiente

Interpretación de los Ordenamientos

A continuación intentaremos por una parte, caracterizar la heterogeneidad ambiental del gradiente, tomando en cuenta ya no los factores ambientales de manera aislada, sino los efectos globales producidos por las interacciones de estos factores en los procesos que determinan la dinámica y disponibilidad de agua en el suelo (Hipótesis 1), como la escorrentía, el drenaje externo e interno, la capacidad de infiltración y la capacidad de retención de humedad de los suelos, y los cuales pueden inferirse a través de los factores que arrojaron correlaciones significativas con los ejes de ordenamiento (Fig. 3.14); y por otra, relacionar la disponibilidad del agua en el suelo con los patrones de variación fisonómicos y florísticos encontrados (Hipótesis 2 y 3)

Con respecto al eje uno, destacan (Fig. 3.14) las variables pendiente (Pdte) la cual, por lo general alcanza sus mayores valores en posiciones topográficas altas, asociada a relieve ondulado, fuertemente disectado por los procesos erosivos, lo cual ocasiona el afloramiento en superficie del granzón basal de la Formación Mesa envueltos en una matriz con altos contenidos de arcilla-limo, que conjuntamente con la presencia de un horizonte de texturas pesadas debajo del granzón basal limitaría fuertemente la profundidad aprovechable del suelo por parte de las raíces de las leñosas. Este conjunto de factores caracteriza a la forma de relieve del cerrito, y la interacción de los mismos favorecerían durante la época de lluvias el escurrimiento superficial en detrimento de la infiltración hacia horizontes más profundos, provocarían un drenaje externo e interno lento a muy lento, así como también la constitución de napas freáticas fluctuantes, debajo del granzón basal, limitando aún más la profundidad aprovechable del suelo, todo lo cual limitaría la disponibilidad de agua en el suelo. Sobre estas características se desarrolla la sabana abierta (Fig. 3.12) con predominio de *B. verbascifolia* (Fig. 3.13) la cual resultó altamente correlacionada con esas variables ambientales (Tabla 3.20).

Situación similar, pero provocada por condiciones ambientales muy diferentes y localizadas, ocurren, en ciertas áreas del intercerrito (parcelas ordenadas en el extremo superior del plano: Fig. 3.11), relacionadas con la presencia de horizontes constituidos por arenas gruesas hasta por lo menos 1 m de profundidad, lo cual aumenta la profundidad aprovechable de los suelos (Fig. 3.14). Los intercerritos reciben el drenaje de los cerritos vecinos lo que unido a, la menor pendiente, el relieve más plano favorecería el status hídrico de estos suelos. Sin embargo dada la naturaleza filtrante de los suelos (aF-Fa) la capacidad de retención de humedad sería baja y por lo tanto la disponibilidad de agua en el suelo también sería limitante. En estas condiciones se desarrolla la sabana abierta con predominio de *C. sylvestris*, la cual resultó correlacionada, en forma significativa, con estas características ambientales (Tabla 3.20). Condiciones hídricas intermedias se presentarían en las parcelas ubicadas en el cuadrante izquierdo del plano de ordenamiento asociadas con los vectores de las variables texturas medias a finas, en relieve plano de posición topográfica media a baja. En

estas condiciones se desarrolla la fisonomía de sabana arbolada con predominio de las especies *C. americana*, *B. coccolobaefolia*, *B. crassifolia*, y *B. virgilioides*.

A continuación intentaremos también caracterizar a estas formas de relieve retomando las ideas sobre la posible interpretación ecológica de los ordenamientos, considerando de igual manera la interacción de los diversos factores y sus efectos sobre la disponibilidad de agua en el suelo. En este sentido, notamos que el ordenamiento de las parcelas de muestreo identificadas por su fisonomía es producido por la composición de especies (Fig. 3.13); las que a su vez se asocian a una determinada forma de relieve (Fig. 3.11); y las mismas parecen en primera aproximación, corresponder con las condiciones de disponibilidad de humedad determinadas por la interacción de las variables relieve, pendiente, profundidad aprovechable del suelo y composición granulométrica. En esta secuencia ambiental desde menos favorabilidad en la disponibilidad de agua en el suelo a condiciones intermedias se presenta (Fig. 3.10): el cerrito en el extremo más seco, le sigue el intercerrito, y luego la llanura coluvial, y la mesa laterítica.

La heterogeneidad ambiental, puesta de manifiesto desde las mesas fuertemente disectadas en el sector Las Piñas, lindero norte del Parque Nacional Aguaro-Guariquito hasta la llanura coluvial Tigra en el sector Tigra –Mocapra hacia el Sur; y desde las mesas poco disectadas en el sector Mejo hasta los valles ubicados en la mesa laterítica, podría tener repercusiones diferentes en la disponibilidad del agua en el suelo y en la distribución de las especies del estrato leñoso de la sabana como se infiere de las variaciones de fisonomía y la textura del suelo. Siguiendo las secuencias indicadas se observa una disminución gradual de la pendiente y la altitud con aumento gradual de la relación infiltración/escorrentía, aumento de la profundidad aprovechable del suelo con la profundidad del granzón basal, aumento del espesor de la fracción de arenas y profundización del horizonte de arcilla-limo, aumento de las fracciones de arenas medias y finas, aumento del aporte extra de humedad por efecto del escurrimiento difuso y el aporte lateral de agua desde sitios más altos. Estas tendencias tienen incidencias contrastantes en el balance hídrico y en la disponibilidad de agua en el suelo. Así durante la época de lluvias, los suelos ubicados al comienzo del gradiente alcanzarían la sequía ecológica mucho más rápido debido por una parte a que el aporte de agua está preponderantemente supeditado a las precipitaciones, y por otra la relación de estos sitios con la pendiente y el afloramiento del granzón basal inciden en detrimento de la infiltración y de la disponibilidad de agua en el suelo. En contraste, los sitios de la llanura coluvial Tigra, ubicados al final del gradiente, se presentarían más húmedos tanto en la época de lluvias como en la época seca debido al aporte extra de humedad. En estos sitios las fracciones medias y finas de las arenas también jugarían un rol importante en la disponibilidad de agua en el suelo durante la época seca, en oposición a suelos con texturas similares pero con mayor proporción de arenas gruesas, de menor capacidad de retención como las que caracterizan algunos sectores ubicados al comienzo del gradiente, y en los cuales la sequía ecológica ocurriría más tempranamente. En condiciones intermedias de disponibilidad de humedad se presentan los suelos ubicados en la

llanura coluvial y mesa laterítica. En estos sitios la disponibilidad de agua en el suelo durante la época de lluvias estaría determinada por el aporte de las precipitaciones, mas el aporte extra de humedad que recibirían por su ubicación intermedia en el gradiente. Durante la época seca el agua disponible en el suelo estaría condicionada al aporte adicional de humedad proveniente del escurrimiento difuso, y al papel de la discontinuidad textural del suelo, debida a la presencia a cierta profundidad de horizontes con mayor contenidos de arcillas y por lo tanto con mayor capacidad de retención de humedad que la fracción de arenas ubicadas en los primeros horizontes del suelo.

Discusión

La heterogeneidad ambiental del gradiente geomorfológico pedológico considerado en el área de estudio en el PNAG expresada a través del comportamiento diferencial de las variables pendiente, altura, composición granulométrica y profundidad de la capa de granzón basal, pudiera estar afectando la disponibilidad de agua en el suelo y esto explicaría la coincidencia del gradiente ambiental con el gradiente fisonómico-florístico: sabana abierta, mata, sabana arbolada, en el cual la composición florística, la densidad, la diversidad, la estructura de las comunidades y poblaciones de leñosas, así como también el tamaño de los individuos de las especies experimenta variaciones. Patrones con rasgos un poco parecidos han sido reportados ampliamente en la literatura para la región del Cerrado en el caso del continuo: campo limpo, campo sujo, cerrado y cerrado (Eiten, 1972; Goodland y Pollard 1973; Goodland 1979), distribuidos en gradientes (Coutinho 1978), y con diferenciaciones fisonómicas, florísticas y de diversidad importantes (Goodland 1971; Goodland y Ferri 1979; Ribeiro et al. 1981; Felfili et al. 1994, 1997, 2001), las cuales han sido generalmente asociadas con diferencias edáficas (Goodland y Pollard 1973; Lopes y Cox 1977), particularmente con la fertilidad de los suelos (Eiten 1972, Lopes y Cox 1977, Queiroz Neto 1982). La sabana abierta, fisonomía que guarda cierta relación con el campo limpo en la secuencia del cerrado se presenta sobre sitios que por su ubicación en el gradiente y las texturas de los suelos se imponen limitaciones a la disponibilidad de agua, ya sea por la presencia de suelos arenosos profundos, ubicados en posición topográfica alta, con baja capacidad de retención y de disponibilidad de agua del suelo; ó por suelos superficiales y altos contenidos de arcillas, ubicados en pendiente, como los encontrados en relieve ondulado, en el sector norte del PNAG. Estas características que representan condiciones ambientales extremas en el gradiente se reflejan en el desarrollo de una fisonomía abierta, con baja diversidad y donde la estructura de la comunidad de leñosas se presenta conformada por la dominancia de pocas especies, predominantemente concentradas en un solo estrato de altura, conformado por los individuos de porte más bajo (< de 1 m). La tendencia al "dwarfing" en la fisonomía del cerrado ha sido relacionada con el incremento de los factores limitantes, y fué observada en el cerrado sobre oxisoles (latosoles-terminología brasileña) por Eiten (1972); en cerrado en márgenes pobremente drenadas por Askew et al. (1970) e Eiten (1975) y en cerrados con baja fertilidad de suelos y altas concentraciones de Al por Goodland y Pollard (1973); aunque estas observaciones han sido fuertemente

controversiales, en particular la relacionada con el AI. Estos factores limitantes también se reflejan en la disminución de la diversidad en estos sitios, donde la abundancia relativa está concentrada en pocas especies, las cuales son probablemente tolerantes a estos factores ambientales (Oliveira-Filho et al. 1989). En efecto, *Byrsonima verbascifolia* y *Casearia sylvestris* especies dominantes de la sabana abierta en el cerrito e intercerrito respectivamente se presentan como tolerantes a déficits hídricos tanto diarios como estacionales (Goldstein et al. 1990), y con tamaños que no superan la altura del estrato herbáceo (< de 1 m). Porte, que se considera sensiblemente bajo para los reportados en la literatura para el caso de *B. verbascifolia* en el cerrado, en el cual esta especie alcanza de 3 a 4 m y con un patrón de distribución aparentemente indiferente (Oliveira-Filho et al. 1989). En cuanto al status nutricional, los suelos sobre los cuales se desarrolla la sabana abierta son hiperdistróficos (Tabla 3.19) con muy bajos contenidos de bases cambiables y altos contenidos de AI. En este aspecto hay coincidencia con lo señalado por Sarmiento (1990), quien destaca que en las sabanas hiperdistróficas el componente herbáceo se hace muy abierto, y la diversidad y cobertura del componente leñoso se reducen a un mínimo. De esta manera las dos condiciones extremas del gradiente ambiental se presentan relacionadas con la fisonomía de sabana abierta con la menor diversidad de especies, y la menor complejidad estructural.

En condiciones ambientales intermedias se presentan algunos sectores del intercerrito, la llanura coluvial, llanura coluvial Tigra y mesa laterítica, sobre sitios con mejor disponibilidad de agua en el suelo, favorecida tanto por la ubicación espacial intermedia que estos sitios ocupan en el gradiente, como por las características texturales de los suelos asociadas a la presencia de fracciones finas en mayor porcentaje y con mayor continuidad textural en el perfil del suelo, así como también por una mayor profundidad del suelo, asociada con la profundidad del granzón basal. El conjunto de estas variables favorecen una mayor constancia hídrica estacional y disponibilidad de agua en el suelo y parecieran repercutir en el desarrollo de la fisonomía de sabana parque en el intercerrito, y sabana arbolada en el resto de las formas de relieve. En estas fisonomías aumenta tanto la diversidad de especies como la complejidad estructural de la comunidad, puesta de manifiesto por la presencia adicional de nuevas especies en el caso de las matas como por la presencia de las leñosas típicas en la sabana arbolada pero conformando estratos de mayor altura y diámetro, y sin llegar a interrumpir el continuo de la sabana arbolada. Similarmente el cerrado, fisonomía equivalente a la sabana arbolada, ocurre sobre suelos profundos (Eiten 1972), con buen drenaje y constancia hídrica durante el año (Oliveira-Filho y Martins 1986), debido a que las especies del cerrado no toleran anegamiento del suelo, y si este ocurre es sólo por cortos períodos (Joly y Crawford 1982); caracterizados por una alta riqueza y diversidad de especies. Sin embargo, los índices de diversidad obtenidos en el área de estudio son notoriamente más bajos (Tabla 3.4) que los reportados para el cerrado. Los trabajos de Felfili y Felfili (2001) hacen referencia para el cerrado *sensu stricto* de una riqueza de 17 a 33 especies de leñosas, con una diversidad de 3,070 a 2,470 por el índice de Shannon (H'). Por su parte Oliveira-Filho et al. (1989) obtuvo también para el cerrado

valores mas altos de diversidad, en cuanto al número de especies de 37-44, con una diversidad H' de 3,22 a 3,17. Los valores de densidad registrados (Tabla 3.5) también son bajos con respecto a los reportados por Oliveira-Filho et al. (1989) para el cerrado (1300-1500 ind/ha).

En cuanto al comportamiento individual de las especies también se obtuvieron diferencias que se reflejaron en variaciones en las relaciones alométricas altura-diámetro de algunas especies como *B. virgilioides*, y *B. crassifolia* a lo largo del gradiente ambiental; en otras por el contrario ésta relación permaneció invariable, como el caso de *C. americana*; los cuales estarían revelando la presencia de otros factores como la frecuencia del fuego, la resistencia de las especies al fuego; así como también de procesos de regeneración de las especies, que incidirían también en los patrones estructurales de las poblaciones de leñosas.

En general los patrones de diversidad encontrados en el área de estudio en el PNAG muestran consistencia con las predicciones del modelo de Grime (1979). Los valores bajos de diversidad detectados en la sabana abierta donde el control ambiental en la disponibilidad de agua en el suelo es más severo, y los valores de diversidad mayores encontrados en el resto de las fisonomías desarrolladas en condiciones ambientales intermedias guardan relación con la hipótesis del gradiente medio. La hipótesis de la exclusión competitiva también se propone para explicar la ausencia de especies como *B. verbascifolia* en condiciones de mayor favorabilidad en la oferta hídrica.

CAPITULO 4

Atributos vitales de las especies y patrones funcionales de las leñosas de la sabana

Introducción

Las sabanas de los llanos de Venezuela se caracterizan por presentar una amplia variedad de tipos fisonómicos y unidades florísticas, con variaciones sensibles en la altura, cobertura y densidad del estrato leñoso, desarrollado dentro de una matriz continua de gramíneas. La densidad relativa de los árboles varía desde la sabana abierta con leñosas que no superan la altura del estrato herbáceo, como por ejemplo las sabanas con *Byrsonima verbascifolia*, a la sabana cerrada donde la cobertura no es mayor del 15% (Sarmiento y Monasterio 1971). Estos tipos fisonómicos se presentan asociados con una diversidad de condiciones ambientales entre las cuales la disponibilidad de agua en el suelo constituye uno de los principales determinantes (Goldstein y Sarmiento 1987; Skarpe 1991; Skarpe 1992), la cual a su vez afecta la composición, estructura y diversidad de la sabana (Sarmiento 1990; Medina y Silva 1990).

El fuego es considerado otro de los determinantes de la sabana (Frost et al., 1986), y su acción también modifica la fisonomía de la sabana por su efecto recurrente (San José y Fariñas 1983). Los estudios con exclusión del fuego en las sabanas tropicales (San José y Fariñas 1971; 1983; 1991) han sido generalmente citados como evidencia del efecto del mismo sobre la estructura del ecosistema sabana (Solbrig et al., 1996; Scholes y Archer, 1997). Estos trabajos han reportado un incremento sensible en la densidad del estrato leñoso (San José y Fariñas, 1983, 1991); pero sin llegar a producir eliminación o reemplazo de las especies que caracterizan estas sabanas.

En cuanto a la frecuencia del fuego, las sabanas estacionales de Venezuela se queman regularmente cada año, y generalmente estas quemadas ocurren al final de la época seca, cuando la mayoría de la biomasa herbácea está seca (Silva et al. 1990); y por lo tanto la intensidad va a estar relacionada con la distribución tanto vertical como horizontal de la biomasa aérea, y de las proporciones de la biomasa muerta. Los efectos del fuego sobre el estrato leñoso son variados, dependiendo de la época de ocurrencia (Blydenstein 1963), la cual se presenta relacionada con los cambios estacionales en el contenido de agua de la planta (Miranda et al. 1993), de la composición florística de la comunidad (San José y Fariñas 1983); el tamaño y la condición fenológica (Gillon 1983); así como también del potencial de recuperación de una especie en un área quemada, y del hábito geófito de las plántulas (Gill 1981).

La tolerancia al fuego a nivel individual depende de la combinación de atributos vitales de las especies como el espesor de corteza y la capacidad de rebrote (Mooney 1977; James 1984; Coutinho 1982; Gillon 1983; Mallik y Gimingham 1985; Gignoux et al. 1997). Las quemadas también estimulan la producción de rebrotes (Medina y Silva 1990), característica, comúnmente observada entre las leñosas del cerrado, las cuales rebrotan a partir de yemas adventicias ubicadas en la base del tronco (Dionello 1978; Coutinho 1982). Esta clase de adaptación se encuentra en muchas especies que no poseen corteza gruesa, y cuyas partes aéreas se queman y destruyen por la acción del fuego (Coutinho 1982). La capacidad de rebrotar de la base del tallo ha sido visto como una estrategia adaptativa desarrollada por especies sujetas a fuegos frecuentes como las del chaparral (Mooney 1977; James 1984). En estas comunidades el fuego constituye un factor de rejuvenecimiento del dosel (Keeley 1992).

Otros atributos vitales son la altura de los individuos maduros y el arreglo espacial de las hojas alrededor del tallo que pueden conferir tolerancia al fuego a través de la disipación del calor (Kruger y Bigalke 1984; Cowling y Lamont 1985). La disminución de la temperatura del fuego con la altura, tiene importancia para tejidos meristemáticos como las yemas, los cuales pueden ser protegidos del calor simplemente por la altura que estos alcancen en el individuo (Whelan 1997).

El efecto del fuego sobre el banco de semillas del suelo es poco conocido. Sin embargo, la sobrevivencia de las especies leñosas en las sabanas parece depender más de atributos como la propagación vegetativa que de la reproducción sexual (Whelan 1997). En el caso del cerrado de Brasil se ha observado que las quemadas muy frecuentes estimulan la propagación vegetativa de las leñosas; lo cual tiene implicaciones importantes sobre el rol de este medio de propagación en la expansión de la cobertura de leñosas aisladas del pastizal (Hoffman 1998). La presencia de estructuras subterráneas por ejemplo el desarrollo de rizomas en el caso de *Byrsonima verbascifolia* y *Casearia sylvestris*, observados y reportados por primera vez por Warming (1892), podrían estar relacionados, según el autor, con el fuego

El uso de los atributos vitales de las especies se ha incrementado en los últimos años, como herramienta para la clasificación funcional de la vegetación en gradientes de disponibilidad de humedad (Díaz B. et al., 1999), y/o disturbio (Kleyer 1999, McIntyre et al. 1999; Lavorel et al. 1999; Landsberg et al., 1999; Gitay y Noble 1997). Un rasgo común de esos trabajos es la relación que se establece entre atributo vital, estructura y funcionamiento del ecosistema en estudio (McIntyre et al. 1999; Kleyer 1999; Lavorel y Garnier 2002). Este último aspecto se establece a varios niveles; por ejemplo en la escala del paisaje, la relación se analiza en términos de las variaciones de abundancia de las especies (grupos de respuestas de especies); ó de las variaciones de la frecuencia de grupos de atributos (atributos de respuesta), en los gradientes ambientales (Kleyer 1991; McIntyre et al., 1995; Díaz et al., 1998; McIntyre y Lavorel 2001). En este sentido, es importante el uso de atributos vitales de las especies de comprobado significado funcional sobre las respuestas de las especies a determinados factores

ambientales, y/o disturbio. Entre este grupo de atributos además de los antes mencionados relacionados con el fuego, destacan los siguientes:

- 1) área foliar específica en respuesta a la disponibilidad de recursos en el suelo (Cunnigham, Summerhayes y Westoby 1999; Poorter y Jong 1999); y contenido de humedad foliar en respuesta a la tolerancia al stress (Weiher et al. 1999). Estos dos atributos también se presentan altamente correlacionados con la tasa de crecimiento relativo (RGR: incremento de biomasa, por unidad de biomasa presente por unidad de tiempo);
- 2) forma de vida, altura de la planta, arquitectura, capacidad de rebrote y atributos de las semillas, en respuesta al disturbio (Bond y Midgley 2001; McIntyre y Lavorel 2001);
- 3) área del follaje, estructura foliar y capacidad estomática relacionadas con tolerancia a la sequía (Box, 1996);
- 4) altura, biomasa aérea, área foliar específica también relacionados con capacidad competitiva (Weiher et al. 1999);
- 5) peso y forma de semillas indicadores de longevidad (Thompson et al. 1993; Leishman y Westoby 1998); y tolerancia a la sombra (Leishman y Westoby 1994; Reich et al. 1998);
- 6) densidad de la madera, indicador de dureza, está relacionado con la altura y longevidad de la planta, y la capacidad para soportar estructura, y almacenamiento de carbon (Weiher et al. 1999); y
- 7) tipo de reproducción en relación a utilización de recursos (Fitter 1986); ó respuesta al disturbio (Hoffman 1998).

La descripción de la vegetación en términos de atributos vitales funcionales, ó tipos funcionales de plantas (PFTs) definidos como grupos de especies que responden de manera similar a las condiciones ambientales y tienen efectos similares sobre los procesos dominantes del ecosistema (Walker 1992; Noble y Gitay 1996; Díaz y Cabido 1997); o también como grupos de plantas que mostrando atributos funcionales similares pueden ser significativamente agrupadas en un plano de ordenamiento (Kleyer 1999); posibilita en términos operacionales la comparación de floras taxonómicamente diferentes (ej. Orlóci y Stofella 1986; Lause et al. 1989), y contribuye a resumir en pocos tipos funcionales o patrones recurrentes la enorme complejidad de las especies individuales y poblaciones (Walker 1992; Grime et al. 1997), y el funcionamiento del sistema (Grime et al. 1997; Gitay y Noble 1997; McIntyre et al. 1999^a), así como también se obtiene una mejor comprensión del vínculo entre la estructura de la vegetación y los procesos del ecosistema (Díaz S. et al. 2000), lo cual tiene implicaciones prácticas, por ejemplo, en la evaluación de los servicios del ecosistema (Constanza et al. 1997), o en el desarrollo de modelos predictivos (Lavorel et al. 1997; Campbell et al. 1999).

En el presente trabajo se plantearon fundamentalmente dos interrogantes: ¿Cómo responden las leñosas de la sabana en términos de los atributos vitales de las especies a la disponibilidad de agua en el suelo y la frecuencia de fuego?; y ¿Forman el conjunto de atributos vitales de las especies, patrones estructurales y funcionales consistentes con la variación ambiental; y coherentes para una clasificación funcional de las leñosas ?. Para contestar estas dos interrogantes se utilizaron atributos vitales de conocida relevancia funcional de la respuesta de las especies a disponibilidad de humedad, y fuego, como la altura total, el diámetro en la base, la clonalidad, la capacidad de rebrote, y el espesor de corteza. Otros atributos medidos fueron el área foliar específica, el contenido de humedad foliar, el peso de las semillas y la densidad de la madera.

Para ello se contrastaron dos hipótesis: la primera tiene que ver con la heterogeneidad ambiental y su relación con los patrones estructurales y funcionales en las leñosas de la sabana; y la segunda tiene su fundamento en los estudios publicados en la materia los cuales concluyen que *“las especies de árboles dominantes en las sabanas exhiben ciertas características, o atributos vitales, que las hacen más resistentes al fuego que otras especies que se encuentran con menos frecuencia o están ausentes de la sabana no protegida del fuego”*; así mismo, las especies de leñosas dominantes en sitios sobre condiciones físico-ambientales limitantes para la disponibilidad de agua en el suelo muestran atributos vitales que las hacen tolerantes al stress hídrico estacional, que otras especies que se encuentran con menos frecuencia o están ausentes. Sin embargo, hasta ahora no se ha intentado un estudio comparativo que considere todos o la mayoría de esos atributos en forma conjunta y los evalúe en forma cuantitativa directa en los grupos de especies. Nos hemos propuesto en este trabajo contribuir a llenar ese vacío, basándonos en las siguientes hipótesis:

- 1) La heterogeneidad ambiental genera patrones de variación estructural y funcional en las leñosas de la sabana.
- 2) las especies frecuentes en la sabana que se queman anualmente exhiben valores de atributos vitales distintos de otras especies menos frecuentes y esa diferencia ayuda a explicar su abundancia relativa en estas sabanas. Así, atributos tales como una alta frecuencia de rebrote a partir de yemas adventicias basales, la multiplicación clonal, el mayor espesor de la corteza, entre otras, caracterizarían a las especies pirófilas, mientras que la reproducción sexual, un menor espesor de corteza y menor frecuencia de rebrote caracterizarían a las especies sensibles al fuego.

Con este propósito, y como ya se ha explicado en capítulos anteriores, seleccionamos un gradiente de heterogeneidad ambiental representado por cinco formas de relieve: cerrito, intercerrito, llanura coluvial, llanura coluvial Tigra y mesa laterítica, el cual a su vez coincidió con el gradiente fisonómico: sabana abierta, sabana parque y sabana arbolada. En la sabana parque del intercerrito para fines comparativos de los atributos vitales de las especies, en la sabana y el bosque, diferenciamos estas dos unidades ecológicas.

Objetivo General

Analizar las relaciones entre los atributos vitales de las especies, y la variación ambiental.

Objetivos Específicos

- 1) evaluar la participación relativa de los atributos vitales previamente mencionados, en las comunidades y poblaciones de leñosas a lo largo de un gradiente ambiental-fisonómico; y
- 2) determinar las relaciones estructurales y funcionales entre los atributos vitales de las leñosas y la variación ambiental; e interpretar las diferencias sobre la base de las respuestas de las especies a la heterogeneidad ambiental y al disturbio.

Materiales y Métodos

Area de estudio

El sitio objeto del estudio se localizó en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito ubicado en la región de los Llanos Centrales de Venezuela, al Sur del estado Guárico. Los criterios utilizados para la definición de las formas de relieve en el área de estudio se establecieron tomando en cuenta las diferencias detectadas en la fotointerpretación realizada y observaciones de campo en cuando a topografía y pendiente. Las características litológicas, y geomorfológicas se determinaron por comparación de las características observadas en campo con las descripciones realizadas en los trabajos de las mesas de los llanos orientales, centro orientales y las mesas de los llanos de Calabozo por (COPLANARH 1974a; 1974b; Sarmiento y Monasterio 1971; Vivas 1992; Zinck y Urriola 1979). A partir de lo cual se define el gradiente de variación geomorfológico-pedológico representado por las formas de relieve: Cerrito, Intercerrito, Llanura coluvial, Llanura coluvial y Mesa Laterítica. En la llanura coluvial se diferenció el sector la Tigra, por su ubicación en los sitios más bajos del gradiente considerado.

Las parcelas de muestreo se establecieron aleatoriamente dentro de las formas de relieve consideradas. Se establecieron un total de 23 parcelas de muestreo de vegetación de 0,1 hectárea (100 m x 10 m), dividida en 10 subparcelas de 100 m² (10m x 10 m) para efectos de control en el registro de datos.

En cada parcela de muestreo se identificó y registro el nombre común de la especie, y los atributos de las especies diámetro en la base, altura total, y espesor de corteza. Así mismo se registraron en todas las parcelas la condición del individuo de acuerdo a su estatus al momento de la medición de adulto o rebrote, tanto en especies clonales como no clonales. La condición clonal o no clonal atendió a las siguientes definiciones:

Individuo clonal: individuo de procedencia vegetativa, que deriva a partir de órganos subterráneos.

Ramet es la iteración de la forma básica de la especie clonal sin tomar en cuenta las conexiones obvias a otro ramet (Weiher et al. 1999).

Individuo no clonal: Individuo de procedencia sexual, que deriva a partir de semillas.

Rebote: vástago que se origina a partir de yemas adventicias ubicadas en la base del tallo o tronco de las leñosas de la sabana, del cual sólo se conserva la base, el resto de la biomasa aérea y reproductiva ha sido destruida o quemada por el fuego.

adulto: individuo con biomasa aérea y reproductiva, proveniente de semillas, clones, y/o rebotes, cuya altura en las especies no clonales generalmente sobrepasa el metro. En el caso de la clonal *Byrsonima verbascifolia* cuya altura mayor no supera los 50 cm se consideraron adultos los individuos con diámetro en la base superior a cinco cm.

Los atributos relacionados con peso de semillas, contenido de humedad foliar, área foliar, área foliar específica, peso de semillas, y densidad de la madera, se midieron a partir de muestras recolectadas en las parcelas; y en el laboratorio se hicieron las respectivas determinaciones de peso fresco, peso seco, área foliar, y densidad de la madera. Todos estos atributos se midieron siguiendo la metodología de Weiher et al. 1999. En la Tabla 4.1 se presenta la lista de especies a las que se les midieron estos atributos y en la Tabla 4.2 el procedimiento utilizado para su medición. Las muestras recolectadas para determinación de contenido de humedad foliar, se rehidrataron en agua destilada por 12 horas. Luego se procedió a la determinación de su peso fresco, en la Estación Biológica de los Llanos de Calabozo (EBLL) utilizando una balanza de precisión de tres decimales. Estas muestras luego fueron prensadas, y en Mérida se colocaron en una estufa a 80 ° C, hasta que alcanzaron peso constante, para proceder a la determinación del peso seco. Para la a determinación de la densidad de la madera se seleccionaron al azar tres árboles de los cuales se obtienen secciones circulares. Estas muestras se colocaron en bolsas plásticas y en el Laboratorio de Semillas del INDEFOR de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la ULA se hizo la determinación de la densidad. Las muestras para peso de semillas se recolectaron de árboles en floración seleccionados al azar en las parcelas de muestreo.

Tabla 4.1 Especies seleccionadas para la toma de atributos vitales en el PNAG

Espece
<i>Curatella americana</i> L.
<i>Byrsonima crassifolia</i> L. (H. B.K.)
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i> H.B.K
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.
<i>Casia moschata</i> H.B.K
<i>Copaifera officinalis</i>

Tabla 4.2. Los atributos vitales de las especies y forma de medicación

Atributo	Procedimiento
Peso de semillas (seed mass)	Las semillas de las especies seleccionadas se extraen de los frutos y se secan al aire. Se selecciona al azar y pesa una muestra de 100 semillas del lote recolectado. En el caso de semillas aladas como <i>Godmania</i> y <i>Bowdichia</i> se remueve el ala de la semilla antes de pesar.
Contenido de humedad foliar (LWC)	El contenido de humedad foliar (LWC) es la diferencia entre el peso fresco de la hoja turgente y el peso seco, dividido entre el peso fresco. LWC se determina en hojas verdes colectadas de la planta, y sumergidas en agua destilada por 12 horas para su rehidratación. El peso seco se obtiene después del secado al horno a 80 °C, hasta que la muestra alcance peso constante.
Area foliar	Se obtiene pasando la muestra foliar a través del medidor de área foliar (modelo LI-3100), el cual expresa el área en cm ² .
Area foliar específica (SLA)	El área foliar específica es la relación entre el área foliar y su peso seco.
Clonalidad	La clonalidad es la capacidad que tiene un individuo de propagarse vegetativamente. Esta capacidad se ha estimado como el número de conexiones a otros ramets o meristemas multiplicada por la distancia máxima que se alcanza con el ramet o individuo conectado (Weiher et al. 1998). Sin embargo, dada la problemática para cuantificar clonalidad se utiliza una clasificación binaria: 1 clonal, o no clonal. De las especies que no se tiene certeza de este atributo se remueve el suelo alrededor de la raíz para observar si existen individuos conectados.

Atributo	Procedimiento
Espesor de corteza	Se mide en la base del árbol, cerca del sitio donde se toma el diámetro basal. Introduciendo un aparato de medición de corteza.
Densidad de madera	Se obtienen secciones circulares de madera de las especies seleccionadas. Se determina la densidad por la relación entre el peso seco y el volumen de agua desplazado.

La clonalidad se evaluó en individuos de especies clonales y no clonales y se expresó según la condición adulto y rebrote arriba especificado. También se halló la relación rebrote/adulto a fin de conocer sus variaciones en el gradiente, y se expresó como la fracción de rebrotes y adultos.

Los atributos diámetro en la base, altura total y espesor de corteza se especificaron en categorías de tamaño. Se determinaron las frecuencias de estos atributos a nivel de comunidades y poblaciones de leñosas ubicadas en el gradiente ambiental-fisonómico (Cap. 3: Patrones Estructurales, y Cap. 4). También se determinó la frecuencia del atributo clonalidad según la condición adulto y rebrote arriba especificada, a nivel de los individuos de las poblaciones y comunidades de leñosas del gradiente.

Los atributos de respuesta (atributos cuyas frecuencias o abundancias relativas cambian significativamente en respuesta a la variación ambiental) se identificaron siguiendo la metodología de McIntyre y Lavorel (2001), para ello se evaluaron las frecuencias de las categorías de los atributos vitales a través del estadístico χ^2 .

Con los atributos que cambiaron significativamente en el gradiente y los atributos peso de semillas, contenido de humedad foliar, área foliar, área foliar específica y densidad de la madera, se construyó la matriz de atributos x especie (13 especies x 26 atributos) la cual se analizó por técnicas de ordenación multivariantes (DCA; Gauch 1981) a fin de obtener el ordenamiento de los atributos de respuesta en el plano, e identificar tipos funcionales. Los tipos funcionales se identificaron del ordenamiento de las especies en el plano DCA, y los cuales se asumieron representan tipos funcionales (Keddy 1992; García Mora et al. 1999).

Resultados

El atributo clonalidad (Tabla 4.3), observó diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$ —Tabla 4.4) en el gradiente ambiental-fisonómico. En la sabana abierta predominaron los individuos de especies clonales, con mayor proporción de adultos en el cerrito y rebrotes en el intercerrito, también revelado por una relación rebrote/adulto menor que uno en el cerrito, y mayor en el intercerrito. Por el contrario, en la sabana arbolada, los individuos de especies no clonales alcanzaron mayores proporciones, y se encontraron regularmente distribuidos en adultos y rebrotes.

Tabla 4.3 Distribución porcentual¹ del atributo clonalidad según la condición adulto y rebrote en individuos clonales y no clonales del gradiente ambiental-fisonómico.

FR-FIS	Clonalidad (%)			No clonalidad (%)			Ind/ha
	Adultos	Rebrotos	rbrt/adlt	Adultos	Rebrotos	rbrt/adlt	
Crto-sabrt	45	32	0.7	9	14	1.5	535
Intcrto-sabrt	14	67	4.8	10	9	0.9	349
Intcrto-mata	6	1	0.2	63	29	0.5	204
Llcolv-sarbl	2	15	9.3	48	36	0.8	508
Llcolv-T-sarbl	0	10		43	46	1.1	526
Mltrca-sarbl	1	12	8.0	50	37	0.7	468

¹ Con respecto al total de individuos x FR-FIS

Leyenda:

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

Crto-sabrt: cerrito sabana abierta

Intcrto-sabrt: intercerrito sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito mata

Llcolv-sarb: llanura coluvial-sabana arbolada

LlcolT-sarb: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mltrca-sarb: mesa laterítica-sabana arbolada

rbrt/adlt: relación rebrote adulto

Tabla 4.4 Cambios en la distribución porcentual del atributo clonalidad según la condición adulto y rebrote del gradiente ambiental-fisonómico.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributo	FR -FIS		
	χ^2	g.l	p
Clonalidad			
adultos	138,4	5	< 0.0001
rebrotos	4074,1	5	< 0.0001
No clonales			
adultos	231,6	5	< 0.0001
rebrotos	58,3	5	< 0.0001

Leyenda:

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

El espesor de corteza (Tabla No. 4.5) presentó diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$ -Tabla No. 4.6) en el gradiente ambiental-fisonómico, observándose en la sabana abierta el predominio casi total de individuos con espesores de corteza finos. Por el contrario en la mata y sabana arbolada los individuos se encontraron regularmente distribuidos en las tres categorías de tamaño.

Tabla 4.5. Distribución porcentual¹ del espesor de corteza en categorías, en el gradiente ambiental.

FR-FIS	Categorías de EC (mm)			Ind/ha
	< 5	5-10	> 10	
Crto-sabrt	99	1	0	535
Intcrto-sabrt	94	1	5	349
Intcrto-mata	48	14	37	204
Llcolv-sarbl	54	9	38	508
Llcolv-T-sarbl	58	12	30	526
Mltrca-sarbl	60	11	28	468

¹ Con respecto al total por FR-FIS

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

Crto-sabrt: cerrito sabana abierta

Intcrto-sabrt: intercerrito sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito mata

Llcolv-sarbl: llanura coluvial-sabana arbolada

Llcolv-T-sarbl: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mltrca-sarbl: mesa laterítica-sabana arbolada

Tabla 4.6 Diferencias en las frecuencias del espesor de corteza.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributo	Clases	FR -FIS		
		χ^2	g.l	p
	< 5	60,7	5	< 0.0001
Espesor de corteza	5-10	115,7	5	< 0.0001
	> 10	34,7	5	< 0.0001

Leyenda:

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

En cuanto al comportamiento de las especies en el gradiente (Tabla 4.7), las clonales registraron diferencias significativas (Tabla 4.9). Así en *C. sylvestris* la condición rebrote predominó en todo el gradiente, sin embargo en la mata la proporción de rebrotes resultó significativamente menor, así mismo, la proporción de adultos registró en esta fisonomía la mayor frecuencia estadísticamente significativa. En *B. verbascifolia* la condición adulto predominó en la sabana abierta del cerrito; y *X. aromatica* sólo se registró en la mata con la totalidad de los individuos pertenecientes a la condición adulto.

Tabla 4.7. Distribución porcentual¹ del atributo clonalidad a nivel de las poblaciones de leñosas.

FR-FIS	Especie	Clonalidad			Ind/ha
		Adultos	Rebotes rbrt/adult		
Crto-sabrt	<i>Byrsonima verbascifolia</i>	64	36	0.6	360
Llcolv-sarbl		0	100	---	8
Crto-sabrt		20	80	4.0	50
Intcrto-sabrt		17	83	4.8	282
Intcrto-mata		50	50	1.0	4
Llcolv-sarbl	<i>Casearia sylvestris</i>	11	89	8.3	74
Llcolv-T-sarbl		4	96	27.0	56
Mlstrca-sarbl		11	89	8.0	20
Intcrto-mata	<i>Xylopia aromática</i>	100	0	----	11

¹ Con respecto al total de individuos x especie x FR-FIS

Leyenda:

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

Crto-sabrt: cerrito sabana abierta

Intcrto-sabrt: intercerrito sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito mata

Llcolv-sarb: llanura coluvial-sabana arbolada

LlcolT-sarb: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mlstrca-sarb: mesa laterítica-sabana arbolada

Por otra parte, la condición rebrote y adulto en las poblaciones no clonales (Tabla 4.8) también registraron variaciones significativas en el gradiente ambiental (Tabla 4.9), con excepción de *C. americana* que se caracterizó por el predominio de individuos adultos, relación que permaneció constante a lo largo del gradiente. En *B. virgilioides*, *B. crassifolia* y *G. macrocarpa* la proporción de rebrotes resultó significativamente menor en la mata, revelado también por una relación rebrote/adulto menor que uno; y en *Zanthoxylum spp.* presente únicamente en la mata, predominaron los individuos adultos.

Tabla 4.8 Distribución porcentual¹ del atributo no clonalidad a nivel de las poblaciones de leñosas.

Diferencias significativas se indican en negrita.

FR-FIS	Especie	No Clonales			
		Adultos	Rebotes rbrt/adult	Ind/ha	
Crto-sabrt		40	60	1.5	125
Intcrto-sabrt		43	57	1.3	31
Intcrto-mata	<i>Bowdichia virgilioides</i>	66	34	0.5	71
Llcolv-sarbl		55	45	0.8	210
Llcolv-T-sarbl		39	61	1.6	154
Mltrca-sarbl		44	56	1.3	105
Intcrto-sabrt		38	63	1.7	17
Intcrto-mata		64	36	0.6	24
Llcolv-sarbl	<i>Byrsonima crassifolia</i>	17	83	5.0	38
Llcolv-T-sarbl		31	69	2.2	180
Mltrca-sarbl		38	62	1.6	48
Intcrto-sabrt		83	17	0.2	14
Intcrto-mata		76	24	0.3	38
Llcolv-sarbl	<i>Curatella americana</i>	76	24	0.3	150
Llcolv-T-sarbl		78	22	0.3	118
Mltrca-sarbl		78	22	0.3	158
Intcrto-sabrt		50	50	1.0	4
Intcrto-mata		60	40	0.7	11
Llcolv-T-sarbl	<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	100	0	0.0	12
Mltrca-sarbl		100	0	0.0	24
Intcrto-mata		67	33	0.5	9
Llcolv-sarbl	<i>Godmania macrocarpa</i>	21	79	3.7	28
Mltrca-sarbl		32	68	2.2	69
Intcrto-mata	<i>Zanthoxylum spp.</i>	73	27	0.5	33

¹ Con respecto al total de individuos x especie x FR-FIS

Leyenda:

FR-FIS: Forma de relieve y Fisonomía

Crto-sabrt: cerrito sabana abierta

Intcrto-sabrt: intercerrito sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito mata

Llcolv-sarbl: llanura coluvial-sabana arbolada

Llcolv-T-sarbl: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mltrca-sarbl: mesa laterítica-sabana arbolada

rbrt/adlt: relación rebrote adulto

Tabla 4.9. Cambios en la distribución porcentual de la clonalidad según la condición de adulto y rebrote por especie, en el gradiente ambiental-fisonómico.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributos	Niveles		χ^2	FR -FIS	
	Atributos	Especie		g.l	p
	Adultos	<i>Byrsonima verbascifolia</i>	-----	-----	-----
	Rebotes		154,7	1	< 0,0001
CLONALIDAD	Adultos	<i>Casearia sylvestris</i>	187,6	5	< 0,0001
	Rebotes		40,9	5	
	Adultos	<i>Bowdichia virgilioides</i>	18,0	5	0,003
	Rebotes		22,9	5	0,0004
NO CLONALIDAD	Adultos	<i>Byrsonima crassifolia</i>	151,0	4	< 0,0001
	Rebotes		49,0	4	< 0,0001
	Adultos	<i>Curatella americana</i>	1,0	4	< 0,9
	Rebotes		4,0	4	< 0,4
	Adultos	<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	67,6	3	< 0,0001
	Rebotes		4,5	1	< 0,03
	Adultos	<i>Godmania macrocarpa</i>	117,2	2	< 0,0001
	Rebotes		64,3	2	< 0,0001

El espesor de corteza de las especies en el gradiente (Tabla No. 4.10) presentó diferencias altamente significativas (Tabla No. 4.11). *B. virgilioides* registró en la sabana abierta predominio de individuos con espesores de corteza finos, mientras que en el resto del gradiente los individuos se encontraron regularmente distribuidos en las tres categorías de tamaño. En el resto de las especies, con excepción de *C. americana*, predominaron los individuos con espesores de corteza finos a lo largo del gradiente. En *C. americana*, se registró una mayor proporción de individuos de espesores de corteza gruesos.

Tabla 4.10 Cambios en la distribución porcentual del atributo espesor de corteza en las especies del gradiente ambiental-fisonómico.

Diferencias significativas se indican en negrita.

FR-FIS	Especie	ATRIBUTOS / NIVELES			Ind/ha	
		Espesor de corteza				
		(mm)				
		< 5	5-10	> 10		
	Crto-sabrt		100	0	0	360
	Licolv-sarbl <i>Byrsonima verbascifolia</i>		100	0	0	8
	Crto-sabrt		96	4	0	125
	Intcrto-sabrt		79	0	21	31
	Intcrto-mata <i>Bowdichia virgilioides</i>		44	22	34	71
	Licolv-sarbl		50	4	46	210
	Licolv-T-sarbl		61	17	22	154
	Mltrca-sarbl		52	19	29	105
	Intcrto-sabrt		75	13	13	17
	Intcrto-mata		64	0	36	24
	Licolv-sarbl <i>Byrsonima crassifolia</i>		79	11	11	38
	Licolv-T-sarbl		71	2	27	180
	Mltrca-sarbl		69	0	31	48
	Intcrto-sabrt		33	0	67	14
	Intcrto-mata		35	18	47	38
	Licolv-sarbl <i>Curatella americana</i>		20	21	59	150
	Licolv-T-sarbl		20	22	58	118
	Mltrca-sarbl		46	8	45	158
	Incrto-sabrt		100	0	0	4
	Incrto-mata <i>Byrsonima coccolobaefolia</i>		60	20	20	11
	Licolv-T-sarbl		17	33	50	12
	Mltrca-sarbl		14	43	43	24
	Crto-sabrt		100	0	0	50
	Intcrto-sabrt		100	0	0	282
	Intcrto-mata <i>Casearia sylvestris</i>		50	0	50	4
	Licolv-sarbl		97	0	3	74
	Licolv-T-sarbl		96	4	0	56
	Mltrca-sarbl		86	6	8	60
	Intcrto-mata		75	25	0	9
	Licolv-sarbl <i>Godmania macrocarpa</i>		93	0	7	28
	Mltrca-sarbl		93	7	0	69
	Incrto-mata <i>Xylopia aromática</i>		60	20	20	11
	Incrto-mata <i>Zanthoxylum spp.</i>		47	0	53	33

¹ Con respecto al total de individuos por especie x FR-FIS.

Leyenda:

Crto-Sabrt: Cerrito - sabana abierta

Intcrto-Sabrt: intercerrito-sabana abierta

Intcrto-mata: intercerrito -mata

Licolv-sarbl: llanura coluvial -sabana arbolada

Licolv-T -sarbl: llanura coluvial Tigra - sabana arbolada

Mltrtica-sarbl: mesa laterítica- sabana arbolada.

Tabla 4.11 Cambios en la distribución porcentual de espesor de corteza en las especies del gradiente ambiental-fisonómico.

Diferencias significativas se indican en negrita.

Atributos	Niveles		FR -FIS		
	Atributos	Especie	χ^2	g.l	p
ESPESOR DE CORTEZA	< 5 mm		60.9		< 0,0001
	5-10 mm	<i>Bowdichia virgilioides</i>	174.5	5	< 0,0001
	>10 mm		55.9		< 0,0001
	< 5 mm		4.6		< 0,3
	5-10 mm	<i>Byrsonima crassifolia</i>	54.1	4	< 0,0001
	>10 mm		97.4		< 0,0001
	< 5 mm		32.1		< 0,0001
	5-10 mm	<i>Curatella americana</i>	40.3	4	< 0,0001
	>10 mm		23.5		< 0,0001
	< 5 mm		227.1	3	< 0,0001
	5-10 mm	<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	27.5	3	< 0,0001
	>10 mm		39.2	3	< 0,0001
	< 5 mm		75.9	5	< 0,0001
	5-10 mm	<i>Casearia sylvestris</i>	-----	-----	-----
	>10 mm		-----	-----	-----
	< 5 mm		3.5	2	< 0.2
	5-10 mm	<i>Godmania macrocarpa</i>	46.3	1	-----
	>10 mm		----	----	----

Otros atributos vitales de las especies

Los atributos vitales densidad de la madera, contenido de humedad foliar, área foliar, área foliar específica, y peso de semillas se reportan en las Tabla 4.12-4.16.

Tabla 4.12 Estadísticas de la densidad de la madera en los grupos de especies – PNAG.

Especie	Media g cm ⁻³	sd	n
Pirófilas			
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	0,778	0,005	6
<i>Curatella americana</i> L.	0,525	0,029	6
<i>Byrsonima crassifolia</i> H.B.K.	0,572	0,047	6
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i> H.B.K.	0,551	0,042	6
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,586	0,012	3
Sensibles			
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	0,186	0,003	3
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley	0,533	0,014	6
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.	0,761	0,002	3
<i>Cassia moschata</i> H.B.K.	0,740	0,011	3

Leyenda:

sd: desviación estándar

n: tamaño de la muestra

Tabla 4.13 Estadísticas del área foliar en los grupos de especies – PNAG.

Especie	Media cm ²	sd	n
Pirófilas			
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	114,89	26,14	15
<i>Curatella americana</i> L.	55,12	18,90	25
<i>Byrsonima crassifolia</i> H.B.K.	20,91	5,03	20
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i> H.B.K.	55,06	24,16	8
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	11,47	1,93	10
Sensibles			
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley	68,79	* 19,24	15
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.	23,08	5,98	20
<i>Cassia moschata</i> H.B.K.	74,73	15,95	15

Leyenda:

* rebrote

Tabla 4.14 Estadísticas del contenido de humedad foliar (LWC) en los grupos de especies-PNAG.

Especie	Media	sd	n
Pirófilas			
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	0,605	0,117	15
<i>Curatella americana</i> L.	0,641	0,022	25
<i>Byrsonima crassifolia</i> H.B.K.	0,571	0,052	20
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,616	0,013	10
Sensibles			
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley	0,779	* 0,046	15
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.	0,869	* 0,012	20
<i>Cassia moschata</i> H.B.K..	0,539	0,072	15

Leyenda:

* rebrote

sd: desviación estándar

n: tamaño de la muestra

Tabla 4.15 Estadísticas del área foliar específica (SLA) en los grupos de especies-PNAG.

Especie	Media	sd	n
	cm ² /gr ⁻¹		
Pirófilas			
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	79,797	4,615	15
<i>Curatella americana</i> L.	65,274	6,527	25
<i>Byrsonima crassifolia</i> H.B.K.	64,253	9,600	20
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	139,571	9,748	10
Sensibles			
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley	94,932	13,564	15
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.	152,844	* 35,644	20
<i>Cassia moschata</i> H.B.K..	93,610	6,105	15
Leyenda:			
* rebrote			
sd: desviación estándar			
n: tamaño de la muestra			

Tabla 4.16 Estadísticas del peso de semillas en los grupos de especies –PNAG.

Espece	Media gr	sd	n
Pirófilas			
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	0,027	0,006	100
<i>Curatella americana</i> L.	0,014	0,003	100
<i>Byrsonima crassifolia</i> H.B.K.	0,008	0,002	11
Sensibles			
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	0,024	0,003	100
<i>Godmania macrocarpa</i> (Benth.) Hemsley	0,011	0,003	100
<i>Genipa caruto</i> H.B.K.	0,091	0,013	100
<i>Cassia moschata</i> H.B.K.	0,079	0,014	100
<i>Copaifera officinalis</i> H.B.K.	0,651	0,081	100

Leyenda:

sd: desviación estándar

n: tamaño de la muestra

Los atributos de las pirófilas relacionados con área foliar específica, peso de semillas, y densidad de la madera no registraron diferencias sensibles entre las especies de este grupo, excepto *B. virgilioides* con valores más altos en estos atributos. *C. sylvestris* registró un área foliar específica (sla) sensiblemente alta con respecto a las otras especies del grupo, posiblemente debido a que la medición se hizo en rebrotes, en los cuales el escleromorfismo foliar atribuido a las pirófilas, y expresado por la relación peso/área foliar (inverso de sla), no se ha manifestado. El área foliar específica del grupo en promedio ($72 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) resultó menor que la del grupo de las sensibles.

En el grupo de las sensibles se obtuvieron diferencias en el comportamiento de la densidad de la madera, con *Cochlospermum vitifolium* con una densidad sensiblemente menor, *Cassia moschata* y *Genipa caruto*, con densidades de madera alta, y *Godmania macrocarpa* con una densidad intermedia. En el peso de las semillas también se observaron diferencias entre las especies, con *G. macrocarpa* con el menor peso de semillas, opuesto a *Copaifera officinalis* con un peso sensiblemente alto. En general, el área foliar específica de este grupo (excluyendo *Genipa caruto*, también por ser rebrote), registraron valores más altos que el grupo de las pirófilas.

Ordenamientos Grupos de Respuestas y Especies

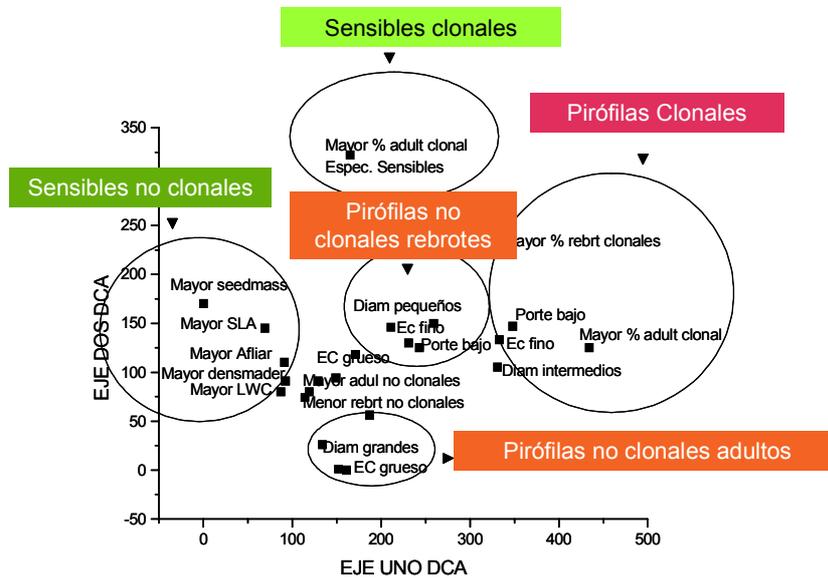


Fig. 4.1 Atributos de respuesta en el plano DCA

(Matriz 13 especies x 26 atributos). Eje uno DCA: eigenvalue 0,5905; Porcentaje de varianza 'inercia': 31. Eje dos DCA: eigenvalue: 0,3050. Porcentaje de varianza 'inercia': 16.

En la Fig. 4.1 se presentan los atributos de respuesta de las especies en el gradiente. El grupo de atributos ordenados en el extremo derecho del plano están relacionados con el predominio de rebrotes y adultos de especies clonales de porte bajo, diámetros intermedios y espesor de corteza fino. Opuesto a este grupo de atributos con respecto al eje uno DCA, se diferencian en el extremo izquierdo los atributos mayor peso de semillas (seedmass), mayor área foliar específica (SLA), mayor área foliar (afliar), mayor densidad de la madera (densmader) y mayor contenido de humedad foliar (LWC). En posición intermedia el grupo de atributos de respuesta ordenados hacia el centro y extremo inferior del plano, asociados a individuos de especies no clonales, tanto rebrotes de diámetros pequeños, porte bajo y espesor de corteza fino, como adultos, de diámetros grandes, y espesor de corteza grueso; y en el extremo superior del plano, el atributo relacionado con mayor porcentaje de adultos clonales de especies sensibles.

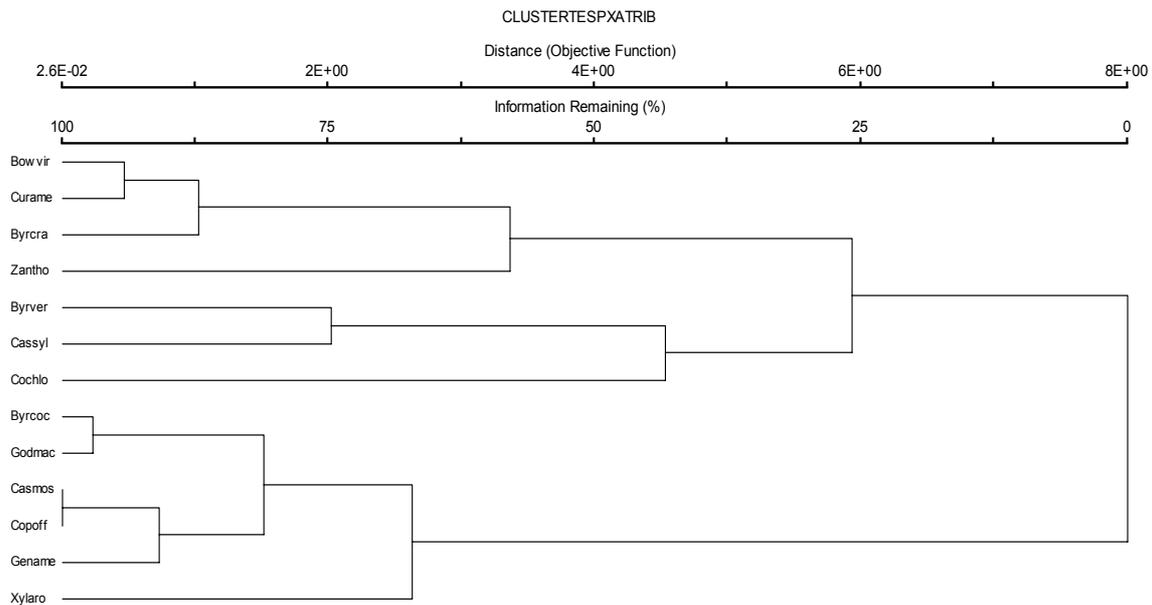


Fig. 4.2 Cluster de los grupos de especies

Bowvir: *Bowdichia virgilioides*, Curame: *Curatella americana*, Byrcra: *Byrsonima crassifolia*, Zantho: *Zanthoxylum sp.*, Byrver: *Byrsonima verbascifolia*, Cassyl: *Casearia sylvestris*, Cochlo: *Cochlospermum vitifolium*, Byrcoc: *Byrsonima coccolobaefolia*, Godmac: *Godmania macrocarpa*, Casmos: *Cassia moschata*, Copoff: *Copaifera officinalis*, Gename: *Genipa caruto*, Xylaro: *Xylopiya aromatica*.

El cluster (Fig. 4.2) permite identificar seis grupos de especies con atributos que muestran consistencia entre las especies agrupadas, destacándose:

- 1) el grupo de las pirófilas no clonales conformado por: *B. virgilioides*, *C. americana*, y *B. crassifolia*;
- 2) el grupo de las pirófilas clonales, compuesto por *B. verbascifolia* y *C. sylvestris*;
- 2) el grupo de las sensibles, compuesto por *C. moschata*, *Copaifera officinalis* y *Genipa caruto*; y
- 4) los grupos conformados cada uno por una sola especie: *Xylopiya aromatica*, *Cochlospermum vitifolium*, y *Zanthoxylum sp.*

El grupo conformado por *B. coccolobaefolia* y *G. macrocarpa*, no muestra consistencia con el conjunto de atributos que caracterizan a estas especies.

Discusión

Los resultados obtenidos revelaron patrones estructurales y funcionales consistentes entre los grupos funcionales, los atributos vitales de las especies, y la variación ambiental (Fig. 4.1- 4.2).

El grupo de las pirófilas clonales tolerante a condiciones de alto stress hídrico estacional y al fuego, se presenta mayormente restringido al inicio del gradiente. Atributos como el porte bajo, área foliar específica pequeña, y longevidad foliar, característicos del grupo están relacionados con limitaciones en la disponibilidad de recursos (Kleyer 1999; Lavorel y Garnier 2002), y a su vez confieren tolerancia a la sequía (Box, 1966). Estos atributos parecieran proporcionar una mayor eficiencia en el transporte de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera. En efecto, en las leñosas del Cerrado se encontró que los individuos con menor altura, y área foliar específica pequeña tuvieron menos resistencias hidráulicas y un uso más eficiente del agua (Bucci 2001). También, la clonalidad, atributo característico de este grupo, tiene significado funcional para la ocupación horizontal del espacio (Weiher et al. 1999), relevante en las condiciones físico-ambientales que caracterizan el sitio donde este grupo predomina (sabana abierta), que por el afloramiento del granzón basal y ripio se limita la capacidad de penetración de las raíces. Sin embargo, el conjunto de atributos de este grupo con excepción de *C. sylvestris* limitan a su vez la capacidad de competir por luz (intolerante a la sombra) con otros tipos funcionales que realizan una mayor ocupación vertical del espacio, por el desarrollo de un sistema radicular profundo y extensivo y un mayor porte. Sin embargo, *C. sylvestris* en la mata desarrolló un mayor porte, atributo que le confiere capacidad competitiva (Weiher et al. 1999), y posibilita la entrada a la mata y sabana arbolada.

Por otra parte, la alta proporción de rebrotes, así como la baja altura, presente en los individuos de este grupo funcional, son atributos que se documentan en la literatura con buenas correlaciones con el disturbio (Noble y Slatyer 1980; Belsky 1992; Díaz et al. 1992; Weiher et al. 1999; McIntyre et al. 1999). También, al nivel de la comunidad, existe evidencia de que la frecuencia del disturbio es un determinante importante de la relativa frecuencia de rebrotes (Kruger et al. 1997).

El grupo de las pirófilas no clonales tolerante al disturbio y a condiciones de stress hídrico estacional, se presenta con una combinación de atributos de relevancia funcional a estos determinantes de la sabana, que explicarían su amplia distribución en el gradiente ambiental. Atributos como un área foliar específica pequeña, y una alta densidad de madera, podrían explicar la presencia de uno de los componentes del grupo (*B. virgilioides*) en condiciones físico-ambientales muy limitantes como las que se presentan al inicio del gradiente. Bucci (2001) encuentra que el incremento en la densidad de la madera, disminuye el tamaño de los reservorios internos de agua de la planta, y se correlaciona con el aumento de la tolerancia al stress y la eficiencia en el uso del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera, por sus repercusiones en los atributos fisiológicos (potencial hídrico foliar mínimo, potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, conductividad

foliar específica, tasa de flujo basal diario por unidad de superficie foliar y conductancia foliar total). *B. virgilioides* registra la densidad más alta del grupo ($0,778 \pm 0,005$), muy por encima de reportado por Bucci para *Schefflera macrocarpa* ($0,60 \pm 0,06 \text{ g cm}^{-3}$) con la densidad más alta, de las especies del Cerrado estudiadas por la autora. Otros atributos, como la altura, la capacidad de rebrotar, y la formación de un espesor de corteza gruesa, les permite tolerar el fuego, a través de mecanismos de persistencia vegetativos, de acuerdo con el modelo de Noble y Slatyer (1980); ya sea por evasión o tolerancia. Por una parte, los individuos que sucumben al fuego, perdiendo toda su biomasa aérea y reproductiva pero sobreviven rebrotando vigorosamente después del pase fuego. Estos individuos generalmente presentan porte bajo, diámetros pequeños y espesor de corteza fino; y por otra, los individuos adultos de porte alto, con sus estructuras reproductivas fuera del alcance de las llamas, con diámetros grandes y espesor de corteza grueso; atributos que les permite a estas leñosas evadir el fuego. También, el desarrollo de mayor altura que el grupo anterior, les permite competir por luz con otros tipos funcionales, como los encontrados en la mata, donde los individuos se presentan menos podados por efecto del fuego pudiendo alcanzar un mayor porte, diámetros grandes y espesor de corteza grueso.

En el grupo de especies característico de las islas boscosas o 'matas' comúnmente referido en la literatura como sensibles al fuego se combinan atributos de relevancia funcional en habitats con mayor disponibilidad de recursos en el suelo como: una mayor área foliar específica, alto contenido de humedad foliar, área foliar grande (Cunnigham, et al. 1999; Poorter y Jong 1999; Lavorel y Garnier 2002); y la caducifolia (Antúnez et al. 2001). Sin embargo, se presentan diferencias en atributos funcionales como el peso de las semillas, densidad de la madera, capacidad de rebrote, y método de propagación (clonal vs. semillas); que marcan la diferenciación funcional de este gran grupo. Destacándose, el grupo compuesto por *G. caruto*, *C. moschata* y *Copaifera officinalis* restringido a la mata, en proporciones muy bajas, y con atributos comunes, como peso de semillas alto (sensiblemente mayor en esta última ($0,651 \pm 0,081 \text{ g}$), y densidad de madera alta. El mayor peso de semillas, funcionalmente se relaciona con respuesta a la sombra (Leishman y Westoby 1994; Reich et al. 1998), y puede indicar una reducción en las limitaciones para la toma del carbón impuestas por las restricciones en la disponibilidad de recursos en el suelo (Huston 1994). Destaca el autor, que únicamente una adecuada disponibilidad de agua en el suelo hace de la tolerancia a la sombra una estrategia viable que se manifiesta en una estructura vertical más compleja en la comunidad, la cual tiene su mayor expresión en la sabana densa.

Cochlospermum vitifolium también forma un tipo aparte del grupo de los dos grupos anteriores, la presencia de una densidad de madera muy baja ($0,186 \pm 0,0003$) ocasionaría la diferenciación funcional.

Xylopia aromatica, esta especie, presenta como método de persistencia en la mata, la propagación clonal. Aquí, la clonalidad, como en las pirófilas clonales tiene relevancia funcional para la adquisición de espacio. En habitats ocupados

por un mayor número de especies competitivas, la expansión vigorosa de la vegetación establecida puede limitar el establecimiento de plántulas. En estos ambientes la alta incidencia de la propagación vegetativa es compatible con el mantenimiento de una alta capacidad competitiva ().

Zanthoxylum spp. sólo se presentó en la mata, con una participación del 16 por ciento, predominio de la condición adulto y con un espesor de corteza sensiblemente alto (31 mm-incluye aguijones de corcho dispuestos en forma continua alrededor del tallo) en comparación con las pirófilas no clonales que tuvieron un promedio de espesor de corteza de 10 mm. Sin embargo, no se obtuvieron los valores de los otros atributos para tratar de explicar el comportamiento funcional de la especie.

CAPITULO 5

La latencia de las semillas, atributo funcional en las leñosas de la sabana.

Resumen

Se analizó la viabilidad, longevidad y germinación de semillas recolectadas en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito (PNAG) del estado Guárico, de dos leñosas de la sabana estacional: *Curatella americana* de la sabana arbolada y *Cochlospermum vitifolium* de las islas boscosas o 'matas'. Las pruebas de viabilidad se realizaron por el método del tetrazolio al 0,1 %, en *C. americana* a los 135, 283, 620 y 662 días de almacenamiento de las semillas en condiciones de laboratorio, y en *C. vitifolium* a los 131 y 395 días. En las pruebas iniciales de germinación en *C. americana* se probaron tres tratamientos de escarificación de la testa: 'T1': escarificación con vidrio y plancha agitadora por seis horas; 'T2': inmersión en agua caliente a 80 °C por 5 min; 'T3': escarificación manual parcial de la testa; y un tratamiento control con semillas sin escarificar. Sólo se obtuvo germinación de *C. americana* en el 'T3'. En las pruebas de germinación posteriores se combinó el tratamiento de escarificación exitoso 'T3' con el mantenimiento de las semillas en tres condiciones de luz y temperatura: 'T3A': condiciones de luz y temperatura del invernadero; 'T4': temperatura constante de 25°C y oscuridad; y 'T5': temperatura constante de 30 °C y oscuridad. Los resultados obtenidos mostraron que la viabilidad en ambas especies fue alta con muy pocas variaciones a lo largo del tiempo. En las pruebas posteriores con *C. americana*, las semillas germinaron bajo condiciones de luz y temperaturas diferentes. No se detectaron diferencias significativas en los porcentajes de germinación entre los tratamientos 'T3A' y 'T5' realizados con semillas de diferentes tiempos de almacenamiento. Las diferencias significativas resultaron cuando se compararon los tratamientos 'T4' y 'T5' realizados con semillas del mismo tiempo de almacenamiento, pero en condiciones de temperatura diferentes. El efecto del incremento de la temperatura en el 'T5' incidió tanto en el adelanto como en mayores porcentajes de germinación, con respecto a semillas de igual tiempo de almacenamiento y sometidas a menor temperatura del 'T4'. En *C. vitifolium* las semillas germinaron rápidamente con el suministro de agua, por lo cual no fue necesario la aplicación de tratamientos de escarificación. Sin embargo, las semillas fueron severamente atacadas por hongos en las pruebas de germinación lo que imposibilitó el seguimiento de las pruebas.

Los resultados mostraron que las dos especies exhiben estrategias diferentes, por un lado la quiescencia en semillas de *C. vitifolium* y por otro, la latencia en semillas de *C. americana*. Estrategias que le confieren longevidad a las semillas, y convergen hacia el retardo de la germinación para condiciones favorables. Ambas estrategias, revelan la importancia potencial de la reproducción sexual para el

mantenimiento de las poblaciones de leñosas, en las condiciones de la sabana estacional; y la cuantificación de su relativa importancia, frente a otras estrategias como la propagación clonal, o la producción de rebrotes, reviste de importancia en escenarios de cambio global.

Introducción

Las limitaciones en la disponibilidad de agua en el suelo, y la frecuencia de fuego que caracterizan las sabanas estacionales durante la época seca, tienen repercusiones sobre la germinación y el establecimiento de plántulas de leñosas, el cual es un evento poco frecuente en las leñosas de la sabana (Ferri 1961; Ritzini y Herringer 1962; García et al. 2001). Contrariamente, en algunas leñosas de la sabana se ha reportado que realizan un gran esfuerzo en producción de frutos y semillas, como es el caso de *Curatella americana* (Ataroff 1975); pero se conoce todavía muy poco de los factores que limitan el potencial reproductivo a nivel de la germinación y establecimiento de plántulas. En cuanto al papel del fuego, sobre la germinación de las semillas de leñosas, los experimentos conducidos en la materia han mostrado que la frecuencia de fuego reduce tanto la cantidad de semillas producidas, como las posibilidades para el establecimiento de plántulas (Hoffmann 1996; Setterfield 2000;), incrementando la relativa importancia tanto de la propagación vegetativa (Hoffmann 1998), como de la producción de rebrotes (Bellingham y Sparrow 2000). Sin embargo, en el ajuste de las diferentes estrategias reproductivas para el mantenimiento de las poblaciones de leñosas de la sabana (reproducción sexual vs. reproducción asexual) ó (reproducción sexual vs. producción de rebrotes), es importante tomar en consideración simultáneamente una serie de atributos vitales de las especies como la edad de la madurez, tolerancia a la sombra, longevidad de las plantas y latencia de las semillas (Pausas 2001). Ciertos atributos de las semillas como el tamaño de las estructuras del fruto alrededor de las semillas previenen la destrucción de las semillas por efecto del fuego (Shackleton 2000). Un medio complementario utilizado por algunas especies de leñosas para garantizar la sobrevivencia en la sabana es la latencia de las semillas (Bellefontaine et al. 2000, García et al. 2001), este estado o condición fisiológica se produce mediante mecanismos, morfológicos o fisiológicos, los cuales bloquean la germinación de semillas viables bajo condiciones ambientales no adecuadas, para la sobrevivencia, crecimiento y/o desarrollo posterior de las plántulas (Vleeshouwers et al., 1995; Allen y Meyer, 1998). La importancia de este concepto radica en que todos los mecanismos bloqueadores actúan en el mismo contexto ecológico (Eira y Caldas 2000), regulando la germinación en el tiempo y el espacio (Bellefontaine 1993), lo cual representa una optimización de la germinación (Simpson 1990); que permite explorar varias posibilidades de sobrevivencia (Bewley 1997), en semillas con diversos grados de latencia (Mcivor y Howden, 2000). Esta estrategia tiene implicaciones ecológicas de gran relevancia en las condiciones estacionales de la sabana, ya que el mecanismo por una parte previene la ocurrencia de la germinación cuando las condiciones ambientales son limitantes para el desarrollo de las plántulas, y por otra, imprime cierta tolerancia a condiciones limitantes (Eira y Caldas 2000).

En las semillas se presentan una variedad de tipos de latencia, diversidad que ha contribuido al desarrollo de muchas clasificaciones fundamentadas en diferentes criterios. Diferencias en el tiempo en el que se produce la latencia conducen a la

distinción entre latencia primaria, presente en la semilla que se dispersa, y latencia secundaria si la semilla puede germinar al momento de la dispersión, pero las condiciones ambientales del sitio donde la semilla cae previenen la germinación (Bewley and Black, 1983,1994; Hilhorst, 1995, 1998). Este tipo de latencia puede ser inducida en semillas que forman parte del banco de semillas del suelo, permitiendo retardar el proceso de la germinación a épocas favorables (Eira y Caldas 2002). Otra clasificación distingue entre latencia endógena debida a un embrión inmaduro o a la acción de mecanismos de inhibición fisiológicos y latencia exógena producida por una testa dura que bloquea la entrada del agua al interior de la semilla (Nikolaeva, 1977). Recientemente, Eira y Caldas (2000) propusieron la siguiente terminología, aplicable tanto a semillas y yemas como a otros órganos de la planta: endolatenia cuando los factores que controlan los signos de percepción y respuesta se ubican en el órgano afectado (embrión, yemas, etc.); paralatenia cuando tejidos o órganos externos son los causantes de la latencia; y ecolatenia ocurre para inhibidores o condiciones ambientales inadecuados (Lang, 1987; Lang et al., 1987). Este último término separa el concepto latencia del término 'quiescente' para hacer referencia a las semillas que no presentan ningún tipo de bloqueo para la germinación y sólo condiciones ambientales limitantes previenen su ocurrencia, pudiendo en este estado resistir desecación (Eira y Caldas 2000). Sin embargo, en cuanto las condiciones ambientales esenciales para la germinación son favorables, como la presencia de agua para los procesos de imbibición y subsecuentes etapas de crecimiento y desarrollo, así como también adecuadas temperaturas para el metabolismo y crecimiento después de la imbibición, las semillas quiescentes germinan rápidamente.

El conocimiento de los mecanismos morfológicos y/o fisiológicos que producen la latencia en las semillas permite la aplicación de tratamientos pre-germinativos o aplicación de procedimientos mecánicos, químicos, físicos, fisiológicos o biológicos (solos o combinados), que permiten romper el bloqueo e incrementar la oportunidad de inducir la germinación (Eira y Caldas 2000).). En el caso de semillas con testas duras que previenen la absorción de agua, típico de muchos tipos de *Acacia*, *Cassia*, y muchas semillas de especies en las zona áridas (Bellefontaine 1993), observado también en *Byrsonima crassifolia*, la escarificación mecánica para obtener germinación (García et al. 2001) es el método mas frecuentemente utilizado. En la naturaleza la escarificación se produce por la acción de fuegos de baja intensidad, la acción mecánica de insectos, termitas, murciélagos, regurgitación, la acción de jugos digestivos de los animales, y la alternancia de períodos húmedos y secos (Bellefontaine 1993). Trabajos recientes realizados por García et al. (2001) han examinado la viabilidad y germinación bajo condiciones de laboratorio de semillas de algunas leñosas de la sabana como *Palicourea rigida*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgilioides*. En ese trabajo se reportó que existen especies como *Bowdichia virgilioides* que no necesitan la aplicación de ningún tratamiento para inducir la germinación puesto que esta ocurre tan rápido como las condiciones de humedad en el suelo sean favorables.

El presente trabajo tuvo por objeto evaluar el potencial para la reproducción sexual a través del análisis de la viabilidad, longevidad y la capacidad de germinación

bajo condiciones de laboratorio, de semillas de dos especies de leñosas de las sabanas neotropicales, *Curatella americana*, que ocurre con preferencia en la fisonomía de sabana arbolada, sometida a quemadas frecuentes y *Cochlospermum vitifolium*, encontrada con preferencia en las islas boscosas de la sabana parque, localmente conocidas como “matas”, sujetas a menor frecuencia de fuego, a fin de contribuir a llenar el vacío en cuanto al conocimiento sobre los mecanismos de latencia presentes en semillas de especies de fisonomías y frecuencia de fuego contrastantes.

Objetivos

- 1) examinar los mecanismos de latencia presentes en semillas de *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium*;
- 2) probar el uso de tratamientos pre-germinativos para romper la latencia; en semillas de estas dos especies;
- 3) determinar el comportamiento germinativo en las semillas de las dos especies, bajo diferentes modalidades de luz y temperatura;
- 3) establecer comparaciones entre los mecanismos de latencia utilizados por las dos especies; e interpretar las diferencias tomando en cuenta el contexto ecológico de donde estas especies se desarrollan.

Materiales y Métodos

Las pruebas de viabilidad y germinación en *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium* se realizaron con semillas recolectadas en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito en abril del 2000, y almacenadas en condiciones de luz y temperatura del laboratorio. Se utilizaron semillas intactas sin escarificar y semillas escarificadas en ambas especies. Las semillas de *C. vitifolium* germinaron sin necesidad de aplicación de tratamientos de escarificación, por lo que se excluyeron del grupo de pruebas de escarificación. Con las semillas de *C. americana* experiencias previas realizadas para detectar viabilidad y germinación en semillas intactas fallaron debido a que las semillas no germinaron (R. Skwerinski, comunicación personal). Razón por la cual en las pruebas iniciales con *C. americana* se utilizaron semillas intactas para efectos de control ('T0') y semillas escarificadas. Los tratamientos de escarificación aplicados en las pruebas iniciales fueron los siguientes:

- 'T1': escarificación con vidrio y plancha agitadora por seis horas;
- 'T2': inmersión en agua caliente a 80 °C por 5 min y luego en agua destilada a temperatura ambiente; y
- 'T3': escarificación parcial de la testa, mediante la eliminación manual de la carúncula y una pequeña porción de testa unida a ella.

Las semillas de *C. americana* también se observaron en una lupa, a fin de conocer la anatomía de la semilla, y se hicieron diversos cortes para detectar la ubicación del embrión. En las semillas para la prueba del 'T3' se hicieron cortes que eliminaron la carúncula y una pequeña porción de la testa, debajo de la cual se localizó el embrión. En las pruebas posteriores se utilizó una combinación del tratamiento de escarificación exitoso con el mantenimiento de tres condiciones de temperatura y luz.

Los tratamientos posteriores, aplicados después de conocer los resultados de las pruebas de control y escarificación en las semillas de *C. americana* fueron los siguientes:

'T3A': escarificación parcial de la testa y mantenimiento de las semillas en condiciones de luz y temperatura de invernadero (se chequean y registran en un termo hidrógrafo);

'T4': escarificación parcial de la testa y mantenimiento de las semillas en temperatura constante a 25 °C y oscuridad; y

'T5': escarificación parcial de la testa y mantenimiento de las semillas en temperatura constante a 30 °C y oscuridad.

En el tratamiento 'T3A' se utilizaron semillas de 135 y 165 días de almacenamiento; y en los tratamientos 'T4' y 'T5' semillas de 283 y 662 días. Para efectos, del control de los tiempos de almacenamiento de las semillas, utilizadas en las pruebas de viabilidad y germinación se diseñó una hoja de cálculo.

En las pruebas de viabilidad se utilizaron semillas de 21, 60, 135, 283, 620 y 662 días de almacenamiento, a las cuales se les removió parcialmente la testa, luego se sumergieron por 20 minutos en una solución de hipoclorito al 1,5 %, y una gota del germicida Tveen 20; y se aplicaron cinco lavados con agua estéril. Se utilizaron cinco réplicas y 25 semillas por réplica. Las semillas se colocaron en cajas de petri con papel de filtro. A cada réplica se le aplicaron 10 ml de tetrazolio al 0,1%. Al quinto día de iniciada la prueba, se observó con una lupa la coloración de las semillas. La reacción se consideró positiva y la semilla se registró como viable cuando la coloración tanto del endosperma como el embrión adquirió un rojo intenso. Lo que requirió de la ubicación del embrión.

En las pruebas de germinación, las semillas, también se sumergieron por 20 minutos en una solución de hipoclorito al 1,5 %, y una gota del germicida Tveen 20; y lavado con agua estéril; y se colocaron en cajas de petri con algodón y papel de filtro. Se utilizaron por cada tratamiento cinco réplicas y 25 semillas por réplica. A cada réplica se le aplicaron 10 ml de una solución Hoagland a $\frac{1}{4}$ de su concentración normal, y se mantuvieron húmedas con esta solución por dos meses, fecha en que finalizó el seguimiento de la prueba. En las pruebas iniciales

se utilizó agua estéril, pero debido a que se detectó marchitamiento de las partes terminales de la radícula, se cambió a solución Hoagland a 1/4.

Los resultados de las pruebas de viabilidad y germinación se analizaron utilizando tablas de contingencia (X^2).

Resultados

En la exploración de las semillas de *C. americana* se detectó la presencia de dos caras: una cóncava y otra convexa (Fig. 5.1), cubiertas con una testa muy dura, que rompe su continuidad en el extremo inferior de la semilla debido a la presencia de la carúncula, tejido de naturaleza muy diferente al resto de la testa. El embrión de la semilla se localizó justo debajo de la carúncula.

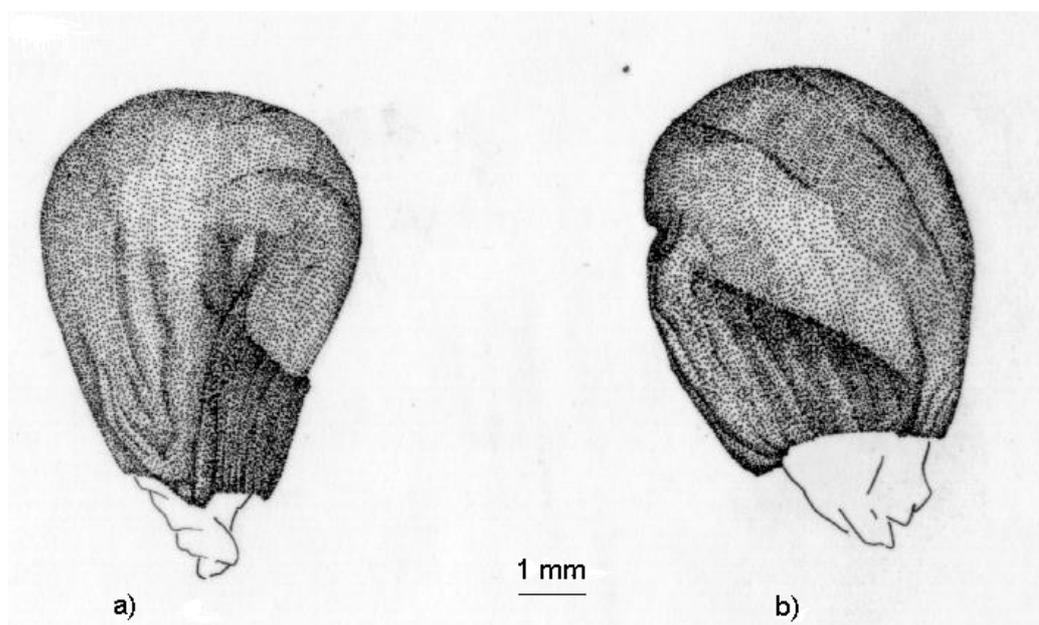


Fig. 5.1 Semillas de *C. americana* mostrando la carúncula

a) cara convexa b) cara cóncava.

Los cortes manuales para la escarificación de las semillas de *C. americana* se hicieron eliminando completamente la carúncula y una muy pequeña porción de la testa (Fig. 5.2). De esta manera el agua pudo entrar al interior de la semilla y se obtuvo germinación (Figs. 5.3-5.5) en una fracción del lote utilizado. Sin embargo, los resultados de germinación fueron dependientes de la técnica del corte. Cortes defectuosos que eliminaron el embrión, llevó a la anulación de muchas pruebas, y al perfeccionamiento del tipo de corte en las semillas utilizadas para los tratamientos 'T3A', 'T4' y 'T5', en las cuales se validó el corte, por la observación del mismo a través de una lupa.

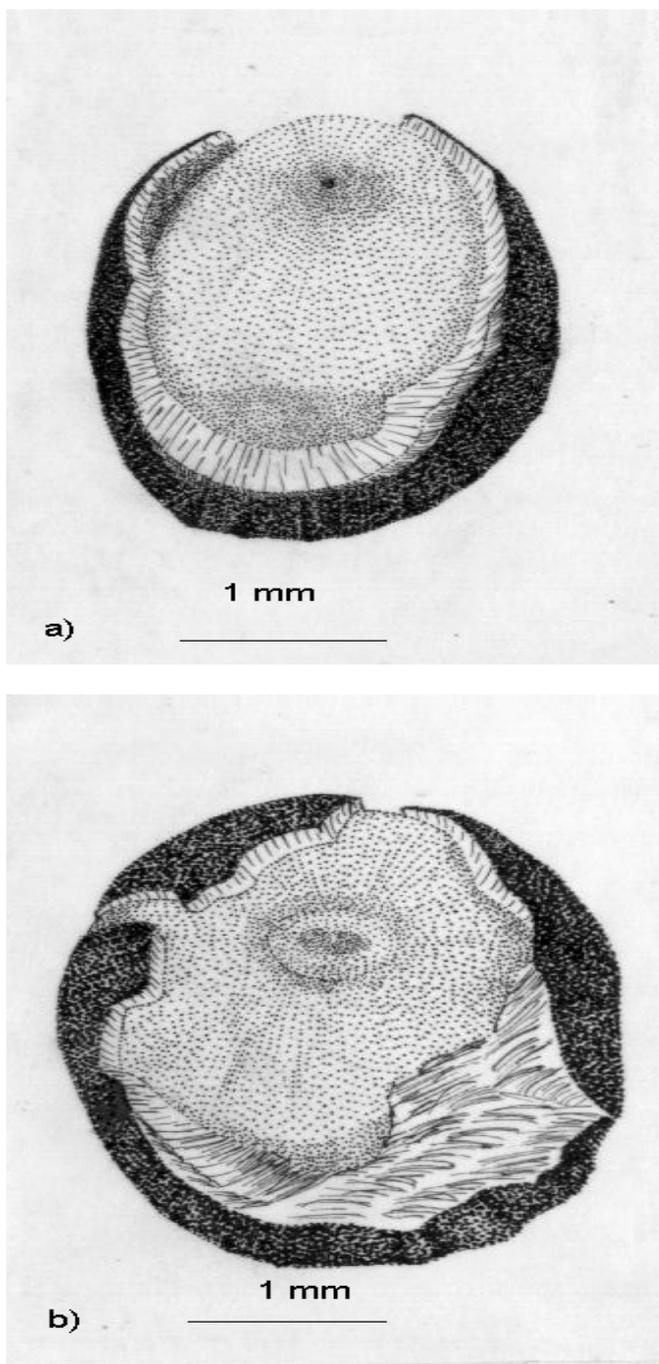


Fig. 5.2. a) y b) Semillas de *C. americana* mostrando los cortes de escarificación manual.

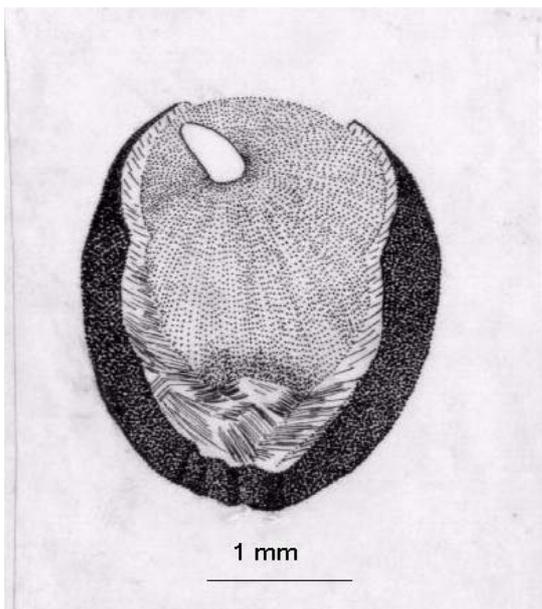


Fig.5.3. Semilla de *C. americana* escarificada germinando

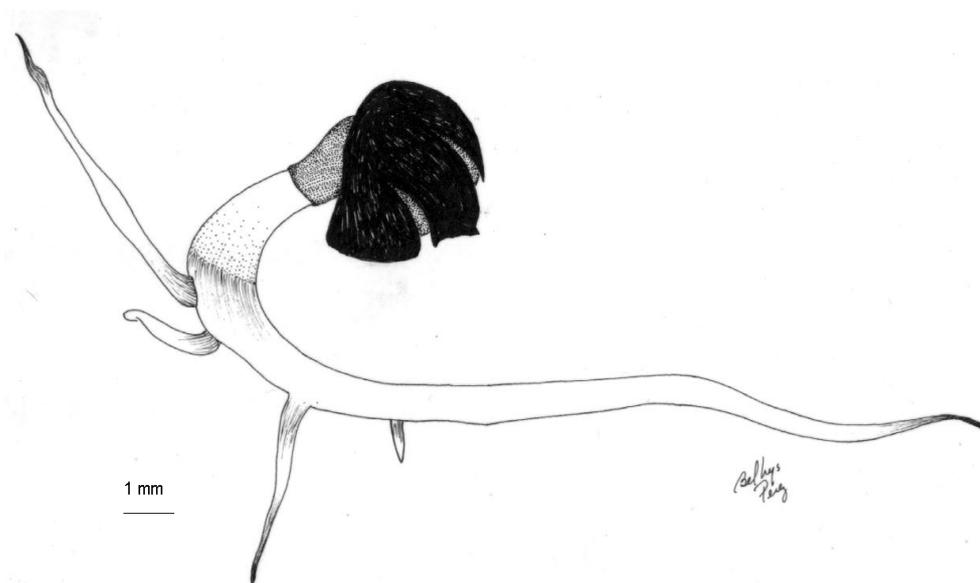


Fig. 5.4. Plántula de *C. americana* de 15 días

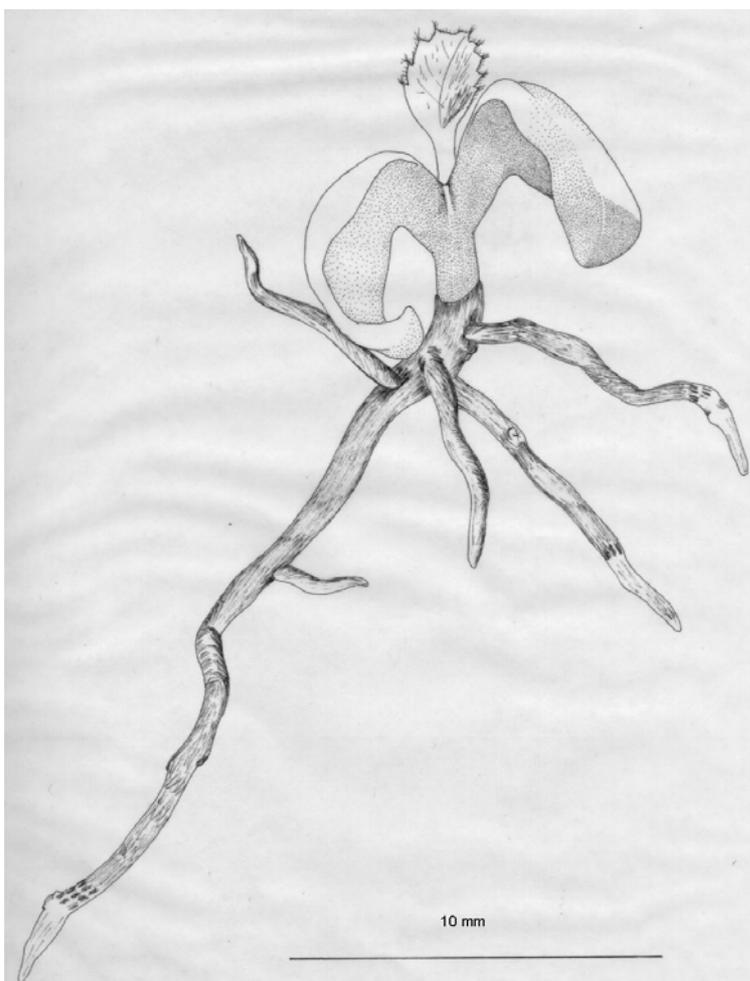


Fig.5.5 Planta de *C. americana* de un mes

Pruebas de Viabilidad y Germinación

En las pruebas iniciales en semillas de *C. americana* sometidas a los tratamientos de control y escarificación 'T1' y 'T2' no se registró germinación. Esta sólo se observó en semillas del tratamiento de escarificación manual 'T3'.

Las pruebas de viabilidad en *C. americana* de 21 y 60 días se descartaron porque mostraron inconsistencias debido a fallas en la detección de la viabilidad en estas primeras pruebas. Los resultados de las pruebas posteriores, donde se confirmó la viabilidad con la detección de la coloración del embrión (Tabla 5.1), mostraron que las semillas de la especie tienen un alto porcentaje de viabilidad, y en las condiciones de almacenamiento del laboratorio se conservan viables hasta por lo menos dos años. Las variaciones en los porcentajes de viabilidad con el tiempo de almacenamiento de las semillas no fueron significativas, sin embargo se notó una tendencia a la disminución de la viabilidad con el tiempo de almacenamiento.

Las pruebas de viabilidad en *C. vitifolium* (Tabla 5.2), también mostraron que las semillas de la especie tienen un alto porcentaje de viabilidad, y se mantienen viables en las condiciones de almacenamiento del laboratorio hasta por lo menos un año. La germinación en esta especie ocurrió al tercer día de realizada la prueba, sin embargo, el 98% de las semillas se contaminaron, en la primera semana de instalada la prueba. Posteriormente se hizo otra prueba de germinación con los mismos resultados, por lo que no se pudo hacer el seguimiento de la germinación.

Tabla 5.1 Viabilidad en semillas de *C. americana* a diferentes tiempos de almacenamiento.

Tiempo de almacenamiento (días)	Viabilidad %
135	90
283	90
620	82
662	69

Tabla 5.2 Viabilidad en semillas de *C. vitifolium* a diferentes tiempos de almacenamiento.

Tiempo de almacenamiento (días)	Viabilidad %
131	74
395	70

En las pruebas de germinación posteriores realizadas en semillas de *C. americana* en las cuales se utilizó el método de escarificación exitoso 'T3' en combinación con modalidades de luz y temperatura (tratamientos 'T3A', 'T4' y 'T5'), los porcentajes de germinación obtenidos en el tratamiento 'T3A' (Tabla 5.3) con semillas de 135 y 165 días de almacenamiento no difirieron significativamente de los porcentajes de germinación obtenidos en el tratamiento 'T5' con semillas de 283 y 662 días de almacenamiento (Tabla 5.4). Por el contrario, las diferencias significativas resultaron cuando se compararon los porcentajes de germinación de los tratamientos 'T4' y 'T5' para los mismos tiempos de almacenamiento ($\chi^2 = 15.99559$, 1 gl, $p < 0,0001$). El aumento de la temperatura no sólo produjo un incremento de los porcentajes de germinación, sino que también ejerció un efecto en el tiempo de inicio de la germinación (Figs. 5.6-5.7), el cual disminuyó sensiblemente. Así, en las semillas de 283 días de almacenamiento, del 'T5' a 30°C, la germinación comenzó al noveno día después de la instalación de la prueba, y culminó a los 30 días; similar comportamiento se registró en las semillas de 662 días de almacenamiento. Por el contrario, en las semillas del 'T4' a 25° C de los dos tiempos de almacenamiento, el inicio de la germinación se retardó. La

luz parece no haber influido en la germinación de las semillas de *C. americana*, puesto que se obtuvo germinación tanto en condiciones de luz ('T3A') como en oscuridad ('T4' y 'T5'). Sin embargo en condiciones de oscuridad las plántulas invierten mas en la elongación del hipocotilo que en la radícula (Fig. 5.8).

Tabla 5.3 Germinación de *C. americana* en el tratamiento 'T3A'

Tiempo de almacenamiento (días)	Germinación (%)
135	30
165	34

Tabla 5.4 Porcentaje de germinación de *C. americana* en los tratamientos 'T4' y 'T5'.

Tiempo de almacenamiento (días)	Tratamientos	
	T4	T5
283	13	34
662	29	40

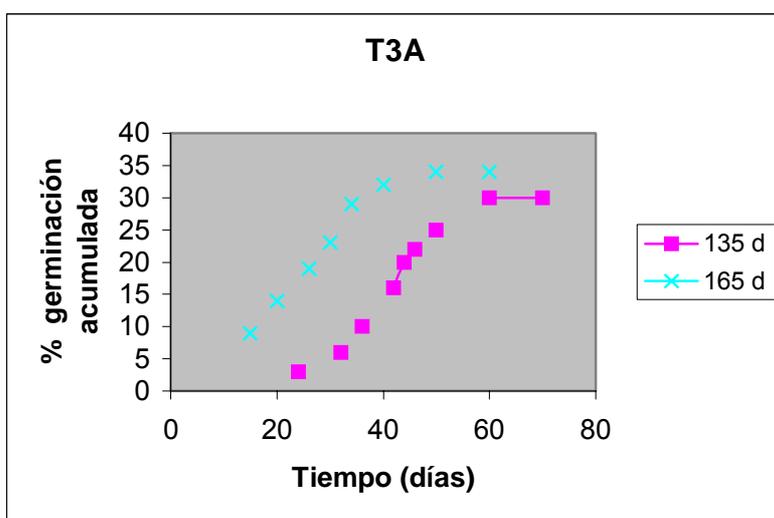


Fig. 5.6. Dinámica de la germinación en semillas de *C. americana* con dos tiempos de almacenamiento en el tratamiento 'T3A'.

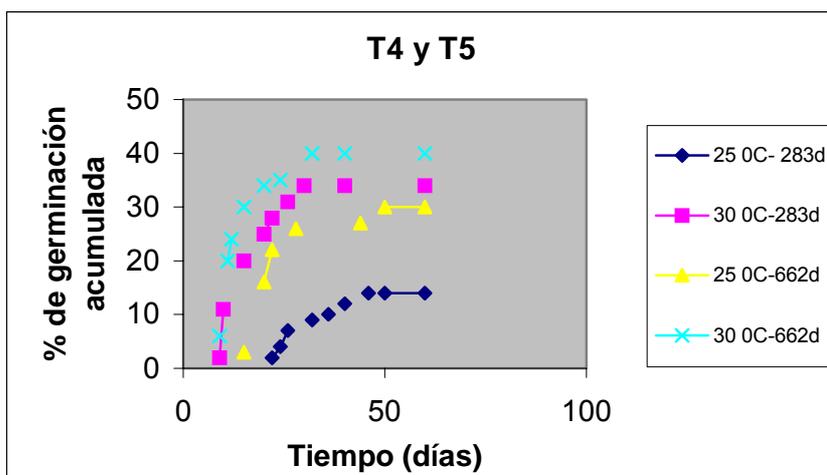


Fig. 5.7. Dinámica de la germinación en semillas de *C. americana* con diferentes tiempos de almacenamiento en los tratamientos 'T4' y 'T5'.



Fig. 5.8. Plántulas de *C. americana* de 34 días en el tratamiento 'T5'

Discusión

Los resultados obtenidos en las diferentes pruebas de escarificación con semillas de *C. americana* mostraron que la germinación sólo fue posible con la aplicación del método de escarificación parcial de la testa. La existencia de una testa y carúncula impermeables, que impidieron la entrada del agua en el proceso de imbibición, y la ausencia de germinación en los tratamientos de control, y tratamientos de escarificación que no causaron el rompimiento de la testa, indicaron la presencia de una latencia de tipo exógena (Nikolaeva, 1977); ó

paralatenia (Eira y Caldas 2000). En algunas leñosas del Cerrado como *Andira humilis*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Eugenia dysenterica*, *Stryphnodendron barbadetimam*), la escarificación mecánica parcial o total de la testa de las semillas aceleró notablemente la germinación (Rizzini 1970a, Rizzini 1970b, Borges et al. 1980, Barradas y Handro 1974); en cambio, en otras especies como *Rapanea guianensis*, la germinación sólo ocurrió cuando se realizó un corte en la región próxima a la radícula (Joly y Felipe, 1978; 1979). Por otra parte, los resultados de las pruebas de viabilidad, mostraron, la longevidad de las semillas de *C. americana*. Las semillas de la especie conservaron su viabilidad después de dos años de almacenamiento en las condiciones de luz, temperatura y humedad del laboratorio. Similar comportamiento se observó en las semillas de *Kielmeyera coriacea*, del Cerrado, las cuales se conservaron viables después de 16 meses de almacenamiento (Dionello 1978). En condiciones ambientales, las semillas de *Dypteryx alata* y *Rapanea guianensis*, también del Cerrado, mantienen la viabilidad por más de un año (Joly y Felipe 1978, 1979). Sin embargo, en *C. americana* y *C. vitifolium* la fracción viable registró un descenso aunque no significativo a lo largo del tiempo de almacenamiento, consistente con observaciones experimentales que han mostrado que la viabilidad de las semillas varía con el tiempo (Andersson y Milberg, 1998).

En contraste, en las semillas de *C. vitifolium* no fue necesario la aplicación de tratamientos pre-germinativos para inducir la germinación, debido a que los procesos de imbibición ocurrieron inmediatamente después del suministro de agua a las semillas. Similar comportamiento fue observado en condiciones naturales en semillas de *Bowdichia virgilioides* (García et al. 2001). Estas dos especies tienen en común la dispersión anemócora. Oliveira (1998) encontró que las leñosas del Cerrado con este tipo de dispersión no presentaron mecanismos de latencia, y la germinación ocurrió tan pronto como comenzaron las lluvias. Semillas con estos atributos son 'quiescentes' o presentan ecolatenia de acuerdo con la terminología de (Eira y Caldas 2000), capaces de conservarse viables en el caso de *C. vitifolium* por un año.

El efecto positivo del aumento constante de la temperatura, en los porcentajes de germinación y en el inicio más temprano de la germinación, observado en semillas de *C. americana* de los tratamientos 'T3A' y 'T5', cuando se comparan con el 'T4' realizado a menor temperatura, son consistentes, con los resultados obtenidos en semillas de *Kielmeyera coriacea*, las cuales germinaron entre 15 a 35 °C, acelerándose entre 20 a 30 °C (Felipe y Silva 1984), y en *Magonia pubescens* que germinó entre 14 a 40 °C, siendo 29 °C la temperatura óptima (Felipe y Silva 1984). Por el contrario, el choque térmico, suministrado a las semillas de *C. americana* en el 'T2' de las pruebas iniciales, no produjo germinación. Similarmente en el Cerrado los experimentos con alternancia de temperaturas a los que intentan relacionar con el fuego, a través de la aplicación de choques térmicos por ejemplo 100 °C por 10 min no produjo germinación en *Bowdichia virgilioides*, *Copaifera langsdorfii*, *C. americana* y *Kielmeyera coriacea* (Felipe y Silva 1984).

Los resultados obtenidos, revelan por una parte el alto potencial que para la reproducción sexual tienen las especies estudiadas, manifestado tanto en los altos porcentajes de viabilidad registrados, como en la longevidad de las semillas; y por otra, la presencia de mecanismos de persistencia de las semillas contrastantes, con implicaciones ecológicas en las condiciones de la sabana estacional. Por un lado, la presencia de la latencia exógena en las semillas de *C. americana*, limita el desarrollo de una germinación homogénea y rápida (Bellefontaine 1993), y a su vez permite la distribución en tiempo de los procesos de germinación, donde las semillas dispersadas al final de la época seca (observación de campo), son sometidas a los agentes de escarificación naturales que producirían la ruptura de la testa, posponiéndose la germinación para épocas más propicias, lo cual puede conferir cierta ventaja, en las condiciones de quemas frecuentes que caracterizan a las sabanas estacionales venezolanas, donde esta especie tiene una alta participación. Por otra parte, la ecolatencia o quiescencia presente en las semillas de *C. vitifolium*, también condicionarían la ocurrencia de la germinación a la presencia de condiciones ambientales más favorables, sobre todo en la disponibilidad de agua en el suelo. Ambos mecanismos convergen en orden de sincronizar la germinación y establecimiento con la ocurrencia de épocas favorables (García et al. 2001).

En el contexto de los cambios globales, la relativa importancia de la reproducción sexual vs. producción de rebrotes, vinculado a la frecuencia de fuego (Bellingham y Sparrow 2000) para el mantenimiento de las poblaciones, requiere ser evaluada, sin olvidar los atributos vitales de las especies, que como la latencia de las semillas, confieren un significado funcional de relevancia ecológica.

CAPITULO 6

Patrones de distribución de biomasa y crecimiento en dos especies de leñosas de la sabana estacional.

Resumen

Se determinó en condiciones experimentales la distribución de biomasa aérea y subterránea y el crecimiento en plantas de dos especies producidas a partir de semillas recolectadas en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito del estado Guárico: *Curatella americana* siempre-verde típica de la sabana estacional, y *Cochlospermum vitifolium* decidua, común en los bordes de las islas boscosas, o 'matas'. Se ensayaron cuatro tratamientos nutritivos para el establecimiento de las plántulas. En *C. americana* las plantas se cosecharon a los 165 y 620 días después de la germinación; y en *C. vitifolium* a los 620 días. *C. americana* no respondió significativamente a los distintos tratamientos en las dos cosechas, mostrándose insensible al suministro de nutrientes en el rango experimentado. En esta especie, a los 165 días la biomasa aérea representaba el 62% de la biomasa total de la planta concentrándose predominantemente en la producción de hojas que representaron el 92% de la biomasa aérea contra sólo un 8% en el vástago. A los 620 días el patrón de distribución de biomasa se invirtió, con mayor biomasa subterránea. Por su parte, *C. vitifolium* respondió significativamente al suministro de nutrientes, aunque con distinta sensibilidad. La biomasa subterránea y la biomasa total aumentaron significativamente en los tres tratamientos, mientras que la biomasa aérea solo aumentó con la mayor concentración de nutrientes. Al igual que en *C. americana*, esta especie también mostró una mayor inversión en biomasa subterránea

La tasa de crecimiento relativo promedio (RGR) de *C. americana* a los 165 días fue de $1,282 \text{ mg día}^{-1}$, mientras que en plantas de 620 varió de 6,5 en el tratamiento control 'T0' a $20,1 \text{ mg día}^{-1}$ en el tratamiento 'T1'. En las plantas de *C. vitifolium* los valores de RGR en el control fueron similares a los de *C. americana*, sin embargo el RGR se duplicó con respecto a los de *C. americana* en tratamientos similares.

Ambas especies desarrollaron un notorio xylopodio a los dos años, con un sistema radical que alcanzó en *C. americana* una profundidad promedio de 30 cm, y en *C. vitifolium* 20 cm. Los mayores incrementos del sistema radical de *C. americana* se registraron en los primeros 160 días, período en el cual el sistema creció aproximadamente un 70%. El desarrollo de brotes foliares a partir de yemas adventicias ubicadas en la base del xylopodio se hizo muy notorio en *C. americana* después de los 165 días de edad. Este atributo unido al hábito arrosado que desarrollaron las plantas durante los dos años de edad posiblemente constituye la estrategia de la especie en las primeras etapas de su

establecimiento para sobrevivir al stress hídrico y la ocurrencia de fuego de la época seca.

Introducción

El establecimiento a través de semillas de plántulas de leñosas en las condiciones ambientales estacionales como las que caracterizan las sabanas es considerado por algunos autores como un evento poco frecuente e insignificante en comparación con la reproducción vegetativa (Ferri 1961; Rizzini y Herringer 1962). La marcada estacionalidad, la pobreza de nutrientes y los fuegos periódicos han sido señalados como los factores que limitan el establecimiento de plántulas de leñosas en el Cerrado, requiriéndose de adaptaciones para la supervivencia de plántulas (Oliveira y Silva 1993). Mientras que otros estudios han mostrado que las plántulas de leñosas tienen una alta supervivencia en el primer año a pesar de la sequía intensa y quemadas del cerrado (Oliveira y Silva 1993). Resultados similares pero referidos a partir del segundo año de ocurridas las quemadas fueron obtenidos por Hoffman (1996) y Franco et al. (1996). Estos autores atribuyen la alta supervivencia de plántulas a la existencia de órganos de reserva subterráneos que le permiten a las plántulas rebrotar después del fuego. Se ha argumentado que la capacidad de rebrotar desde las raíces y la presencia de órganos subterráneos de almacenamiento son atributos que han sido históricamente vistos como una estrategia adaptativa de regeneración de especies sujetas a fuegos o disturbios frecuentes (Mooney 1977; James 1984). Estos atributos unido al porte bajo que presentan ciertas especies guarda relación con el hábito geófito de las formas de vida de Raunkiaer (Sarmiento y Monasterio 1983). El hábito geófito observado en algunas especies de leñosas de la sabana tiene un comportamiento plástico, pudiendo revertir al hábito normal (fanerófito) dependiendo de las condiciones ambientales (Sarmiento 1984). Los trabajos de Labouriau et al. (1964) confirman este aspecto. En las sabanas de Lamto la mayor parte de las leñosas asumen el hábito hemicriptófito o geófito el cual le confiere una mayor resistencia al fuego (César y Menaut 1974). También se ha demostrado que las leñosas de la sabana tienen una mayor relación hipóga/epígea que las del bosque (Moreira 1992). Esta estrategia de mayor distribución de biomasa subterránea que aérea, desarrollada por algunas especies del estrato leñoso de la sabana (Sarmiento 1984), incrementa la capacidad de las leñosas de obtener agua y nutrientes (Hoffman 1996). Aunque las relaciones hídricas constituyen un factor crítico en las primeras etapas del establecimiento de plántulas, el mejoramiento del status de nutrientes bajo la cobertura leñosa, probablemente tenga mayores repercusiones en el crecimiento de las plantas en su fase tardía (Hoffman 1996). Sin embargo, pocos estudios comparativos han analizado el rol del status de nutrientes en conjunción con las tasas de crecimiento y los patrones de distribución de biomasa de las especies (Lusk et al. 1997). Destacan los autores que las tasas de crecimiento y los patrones de distribución de biomasa son muy plásticos en respuesta a la disponibilidad de nutrientes. Gleeson y Tilman (1994) sugieren que diferencias en el uso de nutrientes puede determinar diferencias en las tasas de crecimiento y en la distribución de biomasa de las especies en un determinado habitat. Una alta distribución de biomasa hacia las raíces puede ser ventajosa en sitios limitados por agua y nutrientes (Lusk et al. 1997).

En el presente trabajo nos propusimos determinar el patrón de distribución de biomasa aérea, biomasa subterránea y crecimiento de plantas en condiciones experimentales de dos especies comunes en las sabanas de los Llanos venezolanos: *Curatella americana*, especie siempreverde característica del estrato leñoso de la sabana propiamente dicha, y *Cochlospermum vitifolium*, arbolito decíduo más frecuente en las islas boscosas que caracterizan a la sabana parque. Las plantas, provenientes de semillas, fueron germinadas y crecidas experimentalmente sometidas a distintas disponibilidades de nutrientes. En base a los antecedentes en estudios de crecimiento de plantas, esperamos que las diferencias en la disponibilidad de nutrientes afecten las tasas de crecimiento y los patrones de distribución de biomasa de estas dos especies de leñosas. En segundo lugar, esperamos que *C. americana* muestre una elevada relación hipógea/epígea y una mayor tasa de rebrote a partir de yemas adventicias basales que *C. vitifolium*.

Objetivo General

Determinar el patrón de distribución de biomasa y crecimiento de dos especies características del estrato leñoso de la sabana y las matas

Objetivos Específicos

- 1) Determinar diferencias en crecimiento y en los patrones de distribución de biomasa de plantas de *Curatella americana* de 165 y 620 días sometidas a diferentes niveles de disponibilidad de nutrientes
- 2) Determinar y comparar la distribución de biomasa aérea y subterránea y tasas de crecimiento en plantas de *Curatella americana* de diferentes edades.
- 3) Establecer comparaciones del patrón de distribución de biomasa aérea y subterránea y crecimiento en plantas de *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium* de la misma edad.

Hipótesis

Hipótesis 1: Las tasas de crecimiento y los patrones de distribución de biomasa aérea y biomasa subterránea de las leñosas de la sabana son afectados por la disponibilidad de nutrientes.

Hipótesis 2: Las plántulas de especies del estrato leñoso de la sabana tienen una elevada relación hipógea/epígea y rebrotan a partir de yemas adventicias basales. Por el contrario las plántulas de especies que crecen en las matas la relación hipógea/epígea y la producción de rebrotes a partir de yemas adventicias basales son de menor importancia.

Materiales y Métodos

Las semillas de las especies *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium* fueron recolectadas de árboles en dispersión en abril del 2000 en el Parque Nacional Aguaro Guariquito, ubicado al Sur del estado Guárico, Venezuela, y germinadas en condiciones experimentales como se explica en capítulo anterior aparte. Las plántulas obtenidas se transplantaron en envases de plástico y polietileno de 1/2, 1 y 2 kg. El primer trasplante a envases plásticos se hizo una semana después de la emergencia de las dos yemas cotiledonales. Los trasplantes sucesivos a bolsas de polietileno de 1/2, 1 y 2 kg, se realizaron cuando el sistema radical llegó al fondo del envase. Se utilizó arena como medio de establecimiento en los envases. En planillas diseñadas para tal fin se llevó un registro por planta que incluyó el código de identificación de la planta, fecha de la germinación, fecha del trasplante, tamaño del tallo, fecha de aparición de las hojas, observación sobre la aparición de brotes foliares adventicios y tamaño de la radícula. Este último se registró al momento de los trasplantes. A cada planta transplantada se le asignó un código de identificación, el cual se registró en una plaquita de aluminio que se conservó dentro del envase hasta la cosecha final.

En los tratamientos nutritivos se utilizó la solución Hoagland completa, formulación nutritiva desarrollada por Hoagland (1950) y modificada por Epstein (1972), comúnmente utilizada en los cultivos hidropónicos, y la cual contiene los minerales necesarios para un rápido crecimiento de las plantas, en altas concentraciones con respecto a los encontrados en el suelo, pero en niveles que no producen toxicidad o síntomas de stress

Se ensayaron cuatro niveles de tratamientos nutritivos o tratamientos, para lo cual se seleccionaron al azar cinco plantas de cada especie por tratamiento. Los tratamientos nutritivos ensayados fueron los siguientes:

T0: uso de suelo proveniente de la sabana de Barinas, sin fertilización

T1: arena + aplicación de solución nutritiva mineral de Hoagland a la concentración normal (Tabla 6.1)

T2: arena + aplicación de solución nutritiva mineral de Hoagland a 1/4 de la concentración normal; y

T3: arena + aplicación de solución nutritiva mineral de Hoagland 1/8 de la concentración normal.

Las diferentes concentraciones de solución Hoagland se aplicaron semanalmente en dosis de 10 ml por planta. El riego se realizó diariamente. A los 165 días después de la germinación se cosecharon cinco plantas por tratamiento de *C. americana*, según la disponibilidad debido a la mortalidad. Las plantas se separaron en tallo, hojas y raíces, estas últimas se lavaron y se tamizaron utilizando dos tamices de 2 y 0,8 mm. Los tres componentes se secaron al horno

a 80°C por varios días y luego se pesaron hasta obtener peso constante. Se determinó la biomasa aérea y subterránea, el crecimiento total en longitud del tallo y raíz, la relación hipógea/epígea (H/E) y se calculó la tasa de crecimiento relativa diaria (RGR). Similar procedimiento se aplicó a un segundo grupo de plantas de *C. americana* y *C. vitifolium* que se dejaron crecer durante 620 días después de la germinación. La relación hipogea/epigea se utilizó como índice del balance de distribución de biomasa a las partes subterráneas y aéreas de la planta. El RGR promedio se determinó de la relación entre el peso seco de la biomasa total y la edad de las plantas al momento de la cosecha. Se realizó la prueba de análisis de varianza para detectar diferencias en las variables biomasa aérea, biomasa subterránea, biomasa total, longitud de vástago y raíz entre los tratamientos en las plantas de *C. americana* de 165 días y 620 días; y en *C. vitifolium* de 620 días. Las plantas de *C. vitifolium* de 165 días no se cosecharon, debido a que no se dispuso de suficiente material, por lo que se decidió dejar el material existente para la siguiente cosecha. Las plantas en los cuatro tratamientos nutritivos crecieron en las condiciones experimentales del invernadero ubicado en La Hechicera, en la ciudad de Mérida, a 1877 msnm, protegido de la lluvia, pero con buena circulación de aire. Las temperaturas durante el día fueron reguladas por extractores de aire. En un termohigrografo instalado en el invernadero se registraron las temperaturas máximas y mínimas del aire. La máxima promedio fue de 29 °C y la mínima promedio fue de 18 °C.

Tabla 6.1. Composición de la solución Hoagland completa utilizada y valores de referencia para suelos de Barinas similares a los utilizados en el experimento.

Solución		Suelo de
Hoagland completo*		Barinas ¹
Elemento	ppm	ppm
N	224	
K	235	15.64
Ca	160	10.025
P	62	1.33
S	32	
Mg	24	
Cl	1,77	
B	0,27	
Mn	0,11	
Zn	0,13	
Cu	0,03	
Mo	0,05	
Fe	1-3	

* después de Esptein 1972.

¹ Sarmiento, 1990.

ppm: partes por millón.

Resultados

Los promedios de biomasa aérea, subterránea, total, longitud de raíz, y vástago para cada tratamiento nutritivo se presentan en la Tabla 6.2.

Tabla 6.2. Promedios de biomasa epigea, hipógea y total por tratamiento en *C. americana* a los 165 días.

Tratamientos Código	Biomasa aérea (g)	e.m ±	Biomasa subterránea (g)	e.m ±	Biomasa Total (g)	e.m ±	Longitud raíz (mm)	e.m ±	Longitud vástago (mm)	e.m ±	n
T0	0.1218	0.06	0.0686	0.03	0.1904	0.07	198.2	50	12.6	3	5
T1	0.2032	0.09	0.1194	0.06	0.3226	0.14	212	23	14.8	3	5
T2	0.0620	0.03	0.0368	0.02	0.0864	0.06	165	98	8.4	5	4
T3	0.1757	0.02	0.0967	0.03	0.2723	0.05	227	10	15	4	3

Leyenda:

e.m: Error de muestreo

n: tamaño de la muestra

En cada valor promedio se indica el error de muestreo (relación entre la desviación estándar del promedio y la 't' de Student al 0,05 de probabilidad y n-1 gl.

En la Tabla 6.3 se presentan los estadísticos de las variables biomasa aérea, subterránea, biomasa total, longitud de raíz y vástago, relación hipogea/epigea y tasa de crecimiento relativo (RGR) también por tratamiento.

Tabla 6.3. Estadísticas de biomasa aérea, subterránea, total, longitud de raíz y vástago en *C. americana* de 165 días de establecida en condiciones experimentales por tratamiento.

Tratamiento Código	Estadístico	Biomasa aérea (g)	Biomasa subterránea (g)	Biomasa total (g)	Longitud raíz (mm)	Longitud vástago	H/E	RGR mg mg ⁻¹ día ⁻¹
T0	Media	0.122	0.069	0.190	198	13	0.6	1.2
	desv.s.p	0.027	0.012	0.034	24	1	0.1	0.2
	Error m.	0.057	0.026	0.073	50	3	0.2	0.4
T1	Media	0.203	0.119	0.323	212	15	0.6	2.0
	desv.s.p	0.040	0.027	0.065	11	1	0.1	0.4
	Error m.	0.085	0.057	0.139	23	3	0.1	0.8
T2	Media	0.062	0.037	0.086	165	8	0.6	0.5
	desv.s.p	0.011	0.010	0.025	41	2	0.2	0.1
	Error m.	0.027	0.024	0.058	98	5	0.4	0.4
T3	Media	0.176	0.097	0.272	227	15	0.5	1.7
	desv.s.p	0.008	0.011	0.017	3	2	0.1	0.1
	Error m.	0.022	0.032	0.049	10	4	0.1	0.3

Leyenda:

Estadísticas:

desv.s.p.: desviación estándar del promedio

Error m. : error de muestreo

Variables:

H/E: relación hipógea/epigea

RGR: tasa de crecimiento relativo.

La prueba del análisis de varianza en plantas de *C. americana* de 165 días (Tabla 6.4) arrojó diferencias no significativas en todas las variables medidas (biomasa total, biomasa aérea, biomasa subterránea, longitud de raíz y tallo).

Tabla 6.4. Resultados del Análisis de Varianza para detectar diferencias en las variables dependientes entre tratamientos en plantas de *C. americana* de 165 días.

Variable dependiente	GI	CM	F	Pr > F	
Biomasa aérea	3	0.011	2.00	0.2159	ns
Biomasa subterránea	3	0.005	3.71	0.0807	ns
Biomasa total	3	0.031	2.44	0.1627	ns
Longitud de raíz	3	509.111	0.24	0.8653	ns
Longitud de vástago	3	13.194	0.95	0.4732	ns

Leyenda:

ns: no significativa

Los resultados de los estadísticos de biomasa aérea, subterránea, y total, longitud de raíz, vástago, relación hipogea/epigea y tasa de crecimiento relativo en plantas de *C. americana* de 165 días con todos los tratamientos agrupados se presentan en la Tabla 6.5.

Tabla 6.5 Estadísticas de biomasa aérea, subterránea, longitud de raíz, y vástago en plantas de *C. americana* de 165 días, establecidas en condiciones experimentales.

Variable	Unidad	Media	Desv.s.p	E.M	n
Biomasa aérea	g	0.131	0.019	0.034	17
Biomasa subterránea	g	0.080	0.011	0.019	17
Biomasa total	g	0.212	0.030	0.052	17
Longitud de raíz	mm	208.588	7.498	13.084	17
Longitud de vástago	mm	12.882	0.742	1.295	17
H/E		0.669	0.045	0.078	17
RGR	mg mg ⁻¹ día ⁻¹	1.282	0.180	0.313	17

Leyenda:

Desv.s.p: desviación estándar del promedio

E.M: error de muestreo

n: tamaño de la muestra.

Los resultados mostrados, indican que las plantas de *C. americana* de 165 días distribuyeron mas biomasa hacia la parte aérea, revelado también por una relación hipógea/epígea menor que uno. Este patrón se mantuvo constante en todos los tratamientos (Tabla 6.3). La biomasa aérea representó aproximadamente el 62% con respecto al total y se distribuyó mayormente en la producción de hojas (92%, con respecto a la biomasa aérea); mientras que lo distribuido en biomasa subterránea representó sólo un 38% (Tabla 6.5). Con respecto al crecimiento longitudinal, el vástago apenas alcanzó 12,8 mm, en contraste con el crecimiento de la raíz que alcanzó una longitud 16 veces mayor (Tabla 6.5).

En plantas de *C. americana* de 620 días los resultados de los promedios de biomasa aérea, hipogea y total, longitud de raíz, vástago, relación hipogea/epigea y tasa de crecimiento relativo se presentan en la Tabla 6.6.

Tabla 6.6. Promedios de biomasa aérea, subterránea y total por tratamiento en *C. americana* a los 620 días en condiciones experimentales.

Tratamientos Código	Biomasa aérea (g)	e.m ±	Biomasa subterránea (g)	e.m	Biomasa Total (g)	e.m	Longitud raíz (mm)	e.m	Longitud vástago (mm)	e.m	n
T0	0.767	0.574	3.281	2.301	4.048	2.848	276	51	31	9	5
T1	1.674	1.114	10.790	5.160	12.464	5.317	275	73	67	35	3
T2	0.810	0.187	6.579	0.708	7.388	0.851	300	0	38	18	3
T3	1.143	0.783	3.824	3.368	4.967	4.009	290	225	25	23	5

Leyenda:

e.m.: error de muestreo

En cada valor promedio se indica el error de muestreo (relación entre la desviación estándar del promedio y la 't' de Student al 0,05 de probabilidad y n-1 gl.

En la Tabla 6.7 se presentan los estadísticos de las variables biomasa aérea, hipogea, biomasa total, longitud de raíz y vástago, relación hipogea/epigea y tasa de crecimiento relativo (RGR) por tratamiento.

Tabla 6.7. Estadísticas de biomasa aérea, subterránea y total, longitud de vástago y raíz en *C. americana* de 620 días de establecida en condiciones experimentales por tratamiento.

Tratamiento Código	Estadístico	Biomasa aérea (g)	Biomasa subterránea (g)	Biomasa total (g)	Longitud raíz (mm)	Longitud vástago	H/E	RGR mg mg ⁻¹ día ⁻¹
T0	Media	0.767	3.281	4.048	276	31	4.3	6.5
	desv.s.p	0.269	1.079	1.336	24	4	0.7	2.2
	Error m.	0.574	2.301	2.848	51	9	1.5	4.6
T1	Media	1.674	10.790	12.464	275	67	7.3	20.1
	desv.s.p	0.381	1.767	1.821	25	12	2.4	2.9
	Error m.	1.114	5.160	5.317	73	35	7.1	8.6
T2	Media	0.810	6.579	7.388	300	38	8.2	11.9
	desv.s.p	0.064	0.242	0.291	0	6	0.5	0.5
	Error m.	0.187	0.708	0.851	0	18	1.3	1.4
T3	Media	1.143	3.824	4.967	290	25	2.9	8.0
	desv.s.p	0.367	1.580	1.880	105	11	1.6	3.0
	Error m.	0.783	3.368	4.009	225	23	3.4	6.5

Leyenda:

Estadísticos:

desv.s. p. desviación estándar del promedio

Error m. : error de muestreo

Variables:

H/E: relación hipógea/epígea

RGR: Tasa de crecimiento relativa.

La prueba del análisis de varianza en plantas de *C. americana* de 620 días arrojó diferencias significativas ($p < 0,05$) en biomasa subterránea, biomasa total y longitud de vástago, entre tratamientos (Tabla 6.8). Para las variables biomasa aérea y longitud de raíz las diferencias entre tratamientos resultaron no significativas

Tabla 6.8. Resultados del Análisis de Varianza para detectar diferencias en las variables dependientes entre tratamientos en plantas de *C. americana* de 620 días.

Variable dependiente	Gl	CM	F	Pr > F	
Biomasa aérea	3	0.45	2.92	0.1223	ns
Biomasa subterránea	3	22.24	6.93	0.0224	*
Biomasa total	3	27.16	7.51	0.0187	*
Longitud de raíz	3	6502.08	2.72	0.1375	ns
Longitud de vástago	3	774.31	5.84	0.0327	*

Leyenda:

ns: no significativa

* significativa al 0,05

La prueba de discriminación de medias en *C. americana* de 620 días para las variables biomasa subterránea (Tabla 6.9), biomasa total (Tabla 6.10), y longitud de vástago (Tabla 6.11) detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) en las medias de los tratamientos nutritivos 'T1' y 'T2'. Sin embargo, llamó la atención que el tratamiento control 'T0' no resultó significativo con respecto al resto de los tratamientos nutritivos.

Tabla 6.9. Prueba Duncan de discriminación de medias de biomasa subterránea en *C. americana* de 620 días por tratamiento (probabilidades)

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	4.595333	10.78967	6.578667	5.598667
T0		0.063	0.662	0.518
T1	0.063		0.028	0.055
T2	0.662	0.028		0.528
T3	0.518	0.055	0.528	

Diferencias significativas se indican en negrita.

Tabla 6.10. Prueba Duncan de discriminación de medias de biomasa total en *C. americana* de 620 días por tratamiento (probabilidades)

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	5.581666	12.46400	7.388333	6.973333
T0		0.051	0.764	0.405
T1	0.051		0.017	0.056
T2	0.764	0.017		0.798
T3	0.405	0.056	0.798	

Diferencias significativas se indican en negrita.

Tabla 6.11. Prueba Duncan de discriminación de medias de longitud de vástago en *C. americana* de 620 días por tratamiento (probabilidades).

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	35	67	38	32
T0		0.069	0.735	0.735
T1	0.069		0.024	0.108
T2	0.735	0.024		0.946
T3	0.735	0.108	0.946	

Diferencias significativas se indican en negrita.

Los promedios en biomasa aérea, subterránea y total, y longitud de raíz y vástago obtenidos en plantas de *C. vitifolium* de 620 días se presentan en la Tabla 6.12.

Tabla 6.12. Promedios de biomasa aérea, subterránea y total, longitud de raíz y vástago en plantas de *C. vitifolium* de 620 días.

Tratamientos Código	Biomasa epígea (g)	e.m	Biomasa hipógea (g)	e.m	Biomasa Total (g)	e.m	Longitud raíz (mm)	e.m	Longitud vástago (mm)	e.m	n
T0	0.780	0.379	4.362	0.562	5.142	0.317	133	10	120	88	3
T1	3.238	1.070	23.599	6.603	26.837	7.352	190	75	313	165	4
T2	2.186	0.634	16.884	3.916	19.070	4.005	217	26	302	147	3
T3	1.356	1.119	12.724	7.091	14.081	8.104	153	85	180	89	3

Leyenda:

e.m: Error de muestreo

n: tamaño de la muestra

En cada valor promedio se indica el error de muestreo (relación entre la desviación estándar del promedio y la 't' de Student al 0,05 de probabilidad y n-1 gl.

Los estadísticos de las variables en *C. vitifolium* de 620 días se especifican en la Tabla 6.13.

Tabla 6.13. Estadísticas de la biomasa aérea, subterránea y total, longitud de raíz y vástago por tratamiento en *C. vitifolium* de 620 días de establecido en condiciones experimentales.

Tratamiento Código	Estadístico	Biomasa epígea (g)	Biomasa hipógea (g)	Biomasa total (g)	Longitud raíz (mm)	Longitud vástago	H/E	RGR mg mg ⁻¹ día ⁻¹
T0	Media	0.780	4.362	5.142	133	120	6.1	8.3
	desv.s.p	0.130	0.193	0.109	3	30	1.5	0.2
	Error m.	0.379	0.562	0.317	10	88	4.3	0.5
T1	Media	3.238	23.599	26.837	190	313	7.6	43.3
	desv.s.p	0.455	2.806	3.125	32	70	1.0	5.0
	Error m.	1.070	6.603	7.352	75	165	2.4	11.9
T2	Media	2.186	16.884	19.070	217	302	7.9	30.8
	desv.s.p	0.217	1.341	1.371	9	50	0.9	2.2
	Error m.	0.634	3.916	4.005	26	147	2.6	6.5
T3	Media	1.356	12.724	14.081	153	180	10.2	22.7
	desv.s.p	0.383	2.428	2.775	29	31	2.0	4.5
	Error m.	1.119	7.091	8.104	85	89	5.9	13.1

Leyenda:

Estadísticos:

desv.s. p. desviación estándar del promedio

Error m. : error de muestreo

Variables:

H/E: relación hipógea/epígea

RGR: Tasa de crecimiento relativa.

La prueba del análisis de varianza realizada en *C. vitifolium* de 620 días (Tabla 6.14) arrojó diferencias significativas entre tratamientos en biomasa aérea, subterránea y total. Para las variables de longitud las diferencias entre tratamientos fueron no significativas.

Tabla 6.14. Resultados del Análisis de Varianza para detectar diferencias en las variables dependientes entre tratamientos en plantas de *C. vitifolium* de 620 días.

Variable dependiente	GI	CM	F	Pr > F	
Biomasa aérea	3	2.593	6.58	0.0251	*
Biomasa subterránea	3	167.149	10.36	0.0087	**
Biomasa total	3	210.376	10.86	0.0077	**
Longitud de raíz	3	3966.667	1.71	0.2643	
Longitud de vástago	3	20413.195	3.41	0.0940	

Leyenda:

ns: no significativa

* significativa al 0,05

** significativa al 0,01

La prueba de discriminación de medias, para biomasa aérea en *C. vitifolium* de 620 días (Tabla 6.15), no detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) en la prueba de Duncan, pero sí en la prueba de Tuckey, con la medias del control 'T0' y del tratamiento 'T1' significativamente diferentes.

Tabla 6.15. Prueba de Tuckey de discriminación de medias de biomasa aérea, en *C. vitifolium* de 620 días (probabilidades).

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	.7803333	2.898667	2.186000	1.356333
T0		0.024	0.117	0.690
T1	0.024		0.547	0.085
T2	0.117	0.547		0.435
T3	0.690	0.085	0.435	

Diferencias significativas se indican en negrita.

La prueba de discriminación de medias, para biomasa subterránea en *C. vitifolium* de 620 días (Tabla 6.16), detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre el control (T0) y cada uno de los tratamientos ('T1', 'T2' y 'T3').

Tabla 6.16. Prueba de Duncan de discriminación de medias de biomasa subterránea en *C. vitifolium* de 620 días (probabilidades)

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	4.361667	22.01900	16.88433	12.72433
T0		0.021	0.041	0.044
T1	0.021		0.169	0.129
T2	0.041	0.169		0.252
T3	0.044	0.129	0.252	

Diferencias significativas se indican en negrita.

La prueba de discriminación de medias, para biomasa total en *C. vitifolium* de 620 días (Tabla 6.17), detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre el control y cada uno de los tratamientos.

Tabla 6.17. Prueba de Duncan de discriminación de medias de biomasa total en *C. vitifolium* de 620 días (probabilidades).

Tratamientos No.	Medias de los tratamientos			
	T0	T1	T2	T3
	5.142000	24.91767	19.07033	14.08067
T0		0.018	0.038	0.047
T1	0.018		0.155	0.104
T2	0.038	0.155		0.214
T3	0.047	0.104	0.214	

Diferencias significativas se indican en negrita.

En cuanto al desarrollo del xylopodio, se observaron diferencias en *C. americana* y *C. vitifolium* de 165 días, con las plantas de *C. vitifolium* con un desarrollo bastante notorio (Fig. 6.1), mientras que en *C. americana* el xylopodio fue muy inconspicuo (Fig. 6.2). En *C. americana* de 620 días el xylopodio, y los brotes basales desarrollados a partir del xylopodio se hicieron muy notorios (Fig. 6.3), mientras que el xilopodio de *C. vitifolium* aunque muy desarrollado no mostró para esta edad brotes basales (Fig. 6.4).

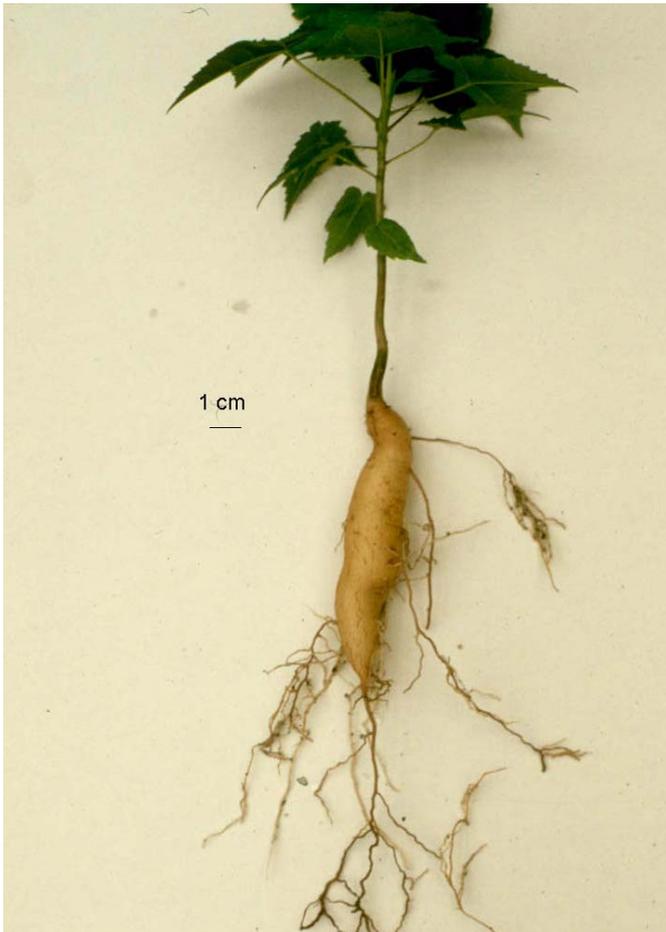


Fig. 6.1 *C. vitifolium* de 165 días mostrando el xylopodio

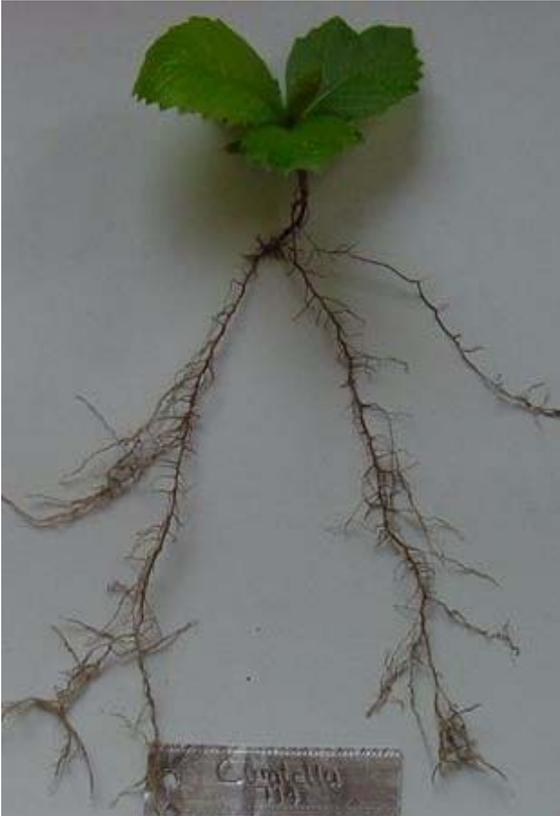


Fig. 6.2. *C. americana* de 165 días



Fig. 6.3. *C. americana* de 620 días mostrando el xylopodio y brotes basales



Fig. 6.4. *C. vitifolium* de 620 días mostrando el xylopodio

El aporte del crecimiento longitudinal del vástago con respecto al total fue muy bajo en *C. americana*, en plantas de 165 días representó aproximadamente el 6%, y en plantas de 620 días aumentó hasta un 18% en el caso del tratamiento nutritivo 'T1'. Este patrón se vio reflejado en el hábito arrositado observado en *C. americana* durante los dos primeros años de crecimiento (Fig. 6.5). Por el contrario, en *C. vitifolium* de 620 días el aporte del crecimiento longitudinal del vástago resultó mucho mayor en promedio representó aproximadamente un 55%.



Fig. 6.5. *C. americana* mostrando el hábito arrossetado

Discusión

Hipótesis 1

Bajo las condiciones experimentales establecidas, la tasa de crecimiento relativa (RGR) en plantas de *C. americana* de 165 y 620 días no registró diferencias significativas entre los tratamientos nutritivos; por el contrario en las plantas de *C. vitifolium* de 620 días la tasa de crecimiento relativa si experimentó diferencias significativas con los tratamientos nutritivos, obteniéndose el mayor RGR en el tratamiento con el aporte de solución nutritiva de mayor concentración de elementos 'T1'. En las plantas de *C. americana* de 165 y 620 días, las diferencias en la disponibilidad de nutrientes dentro de los rangos utilizados en el experimento no produjeron diferencias significativas en el crecimiento de las plantas.

Entre los tratamientos, el RGR de las dos especies a los 620 días, resultó sensiblemente mayor en *C. vitifolium*. La mayor sensibilidad a la oferta de nutrientes mostrada por esta especie, perteneciente al grupo de las deciduas es consistente con lo reportado por numerosos estudios que han encontrado que las especies deciduas muestran una mayor tasa de crecimiento potencial y mayor área foliar específica (SLA) que las siempre-verdes (Reich et al. 1997; Cornelissen

et al. 1998; Reich 1998; Antúnez et al. 2001). En general, se espera que las especies con tasas de crecimiento relativo más altas, respondan mejor a la oferta moderada de nutrientes (Coomes y Grubb (1999). También, las diferencias en la tasa de crecimiento relativo reflejan las diferencias en productividad de estas dos especies.

En cuanto al patrón de distribución de biomasa, en *C. vitifolium* de 620 días, la biomasa aérea solo aumentó significativamente con la mayor concentración de solución nutritiva (T1), pero la biomasa subterránea (y la biomasa total) aumentaron significativamente aún con la menor concentración de solución nutritiva (T3). Esto no ocurrió en *C. americana*, donde solo encontramos diferencias significativas entre T1 y T2, no así con el control. Se observa que en esta especie hay una clara tendencia, que no llega a ser significativa, a lograr efectos positivos con la solución nutritiva a su concentración máxima. Esto indica que *C. americana* es insensible a suministros nutritivos dentro del rango experimentado, mientras que por el contrario, *C. vitifolium* es muy sensible, mostrando incrementos significativos aún con la menor concentración de nutrientes utilizada. Estos resultados son consistentes con los encontrados por Hoffmann et al. 2000 en *Kielmeyera coriácea*, siempre verde del Cerrado, especie que no reportó diferencias significativas en biomasa a las 25 semanas (175 días) en el tratamiento nutritivo con la mayor disponibilidad de nutrientes.

Los resultados obtenidos tienen implicaciones en escenarios de cambio global, por ejemplo cambios en la disponibilidad de nutrientes en el suelo (dentro de los rangos experimentados) no van a determinar un incremento en la densidad de *C. americana*, por el contrario en *C. vitifolium* estos cambios unido a los atributos que presentan estas especies como una mayor tasa de crecimiento relativo, y una mayor área foliar específica constituirían factores determinantes de su distribución en ambientes con mayor disponibilidad de nutrientes (Antúnez et al. 2001), debido a que estos atributos le confieren una mayor capacidad competitiva (Cornelissen et al. 1996, 1998). Estos resultados no son consistentes con las generalizaciones argumentadas en los modelos de distribución óptima, con respecto a la respuesta de las plantas a la variación ambiental, en términos de distribución de biomasa, que le permitan optimizar la captura de recursos, y maximizar la tasa de crecimiento relativo (ver por ejemplo McConnaughay y Coleman 1999), que en el caso de una reducida oferta de nutrientes en el suelo, conducirían a una mayor tasa hipógea/epígea en plantas menos desarrolladas (McConnaughay y Coleman 1999).

Hipótesis 2

Bajo las condiciones experimentales establecidas, los resultados obtenidos soportan parcialmente la hipótesis inicialmente planteada acerca de que las plántulas de especies del estrato leñoso de la sabana distribuyen mas biomasa hacia las partes subterráneas en comparación con la de las islas boscosas. Las plantas de *C. americana* de 165 días no observaron este patrón, y contrario a lo hipotetizado distribuyeron mas biomasa hacia la parte aérea. En esta primera

etapa del crecimiento de *C. americana* el mayor esfuerzo se dirigió hacia la fabricación de tejidos fotosintéticos (hojas) y elongación del sistema radical, el cual registró en este período las mas altas tasas de incremento que le permitieron desarrollar aproximadamente un 70% del crecimiento vertical con respecto a las plantas de 620 días. Estos resultados son consistentes con los reportados por Moreira y Klinck (2000). Los autores encontraron que algunas especies de la sabana abierta del Cerrado como *Kielmeyera coriacea* y *Eriotheca pubescens* la elongación del sistema radical ocurre durante las primeras etapas de desarrollo, comprendidas entre 60 a 150 días después de la germinación, para luego permanecer con muy pocas variaciones. Similar comportamiento experimentó la especie *Magonia pubescens* de la sabana cerrada. La ocurrencia de esta etapa en las condiciones naturales de establecimiento de *C. americana* estaría posiblemente asociada con el inicio y duración de la época de lluvias, en la cual la disponibilidad de agua en el suelo y la no ocurrencia de fuegos favorecerían la germinación y establecimiento de las plántulas. Sin embargo en la segunda etapa entre 165 y 620 días el patrón de distribución de biomasa se revierte, registrándose una mayor biomasa en la parte subterránea. Similar comportamiento se produjo en *C. vitifolium* de 620 días. Resultados similares fueron obtenidos por Moreira y Klink (2000) en la mayoría de plántulas de siete meses después de la germinación, de especies de la sabana abierta y sabana cerrada del Cerrado. La mayor distribución de biomasa subterránea en plantas de *C. americana* de 620 días fue asignada al engrosamiento y crecimiento del sistema radical principalmente del xylopodio. Así mismo, en las plantas de *C. vitifolium* de 620 días la biomasa subterránea se asignó principalmente al crecimiento y engrosamiento del xylopodio. Las yemas observadas en la base del xylopodio de algunas plantas de esta especie no se expresaron en brotes foliares, posiblemente su activación esté vinculada al fuego. Por ejemplo algunos autores han encontrado que la formación de yemas basales puede ser estimulada por el incremento de la temperatura en el suelo (Miani y Horton 1966; Peterson 1975). Los estudios de Oliveira y Silva (1993) confirmaron que algunas leñosas del Cerrado como *Kielmeyera coriacea* y *Kielmeyera speciosa* forman en las primeras etapas de su desarrollo un xylopodio. Se ha argumentado que el desarrollo de órganos subterráneos permite a las plantas rebrotar después del fuego (Oliveira y Silva 1993, Franco 1998); así como también la mayor distribución de biomasa hacia la parte subterránea permite a las plántulas del Cerrado soportar las condiciones de la estación seca durante las primeras etapas de vida (Rizzini 1965). La sobrevivencia de plántulas de *Dalbergia miscolobium* del Cerrado ha sido atribuida a sus reservas subterráneas que le permiten rebrotar después del fuego (Franco et al. 1996). La presencia de tejido de reserva subterráneo (células axiales y radiales del parénquima), parece cumplir una doble función, tanto de protección de yemas como de almacenamiento de sustancias de reservas que proporcionan la energía requerida para soportar la producción de rebrotes (James 1984). Por otra parte, el hábito arrosado que observamos en la mayoría de las plantas experimentales de *C. americana* durante los primeros dos años de crecimiento, conjuntamente con su alta capacidad de producir brotes foliares adventicios a partir de yemas ubicadas en la base del xylopodio pareciera ser la estrategia de la especie para sobrevivir en la época crítica. Se ha argumentado, que las plántulas

de las leñosas de la sabana pueden persistir como juveniles suprimidos (llamados 'gullivers' por Bond y van Wilgen 1996), debido a que tienen la capacidad de rebrotar repetidamente después del fuego, conformando un banco que es mantenido tanto por el establecimiento de plántulas como de rebrotes (Higgins et al. 2000). Con respecto al hábito arrosetado, destaca Labouriau et al. (1964) que el desarrollo de especies de leñosas del Cerrado pasa por una transición desde plántulas geófitas que rebrotan a partir del xilopodio a adultos fanerófitos.

A pesar de que ambas especies presentaron similitud en cuanto al patrón de distribución de biomasa, la diferenciación de yemas adventicias muy cerca de la superficie del suelo, y el crecimiento arrosetado en *C. americana* produjo una diferenciación arquitectural con respecto a *C. vitifolium*, con tallo de crecimiento elongado y monopódico. Estas diferencias arquitecturales tienen implicaciones importantes en escenarios de fuego recurrentes y productividad. Por ejemplo, la variación en la forma de crecimiento a lo largo de gradientes de productividad y disturbio puede ser interpretada en términos de competencia aérea (Bellingham y Sparrow 2000). En ausencia de disturbio una arquitectura monopódica como la observada en *C. vitifolium* es competitivamente superior por luz (Midgley 1996), mientras que en ambientes con fuegos frecuentes como los que caracterizan las sabanas estacionales la arquitectura simpódica producida a partir de la diferenciación foliar de múltiples yemas basales resultaría competitivamente superior (Bellingham y Sparrow 2000).

CAPITULO 7

Discusión General

Los resultados obtenidos revelaron que los patrones de diversidad florística, estructural y funcional de las leñosas de la sabana están respondiendo a la variación ambiental del gradiente geomorfológico-pedológico considerado en el área de estudio en el PNAG. La heterogeneidad ambiental del gradiente quedó expresada en el comportamiento diferencial de las variables pendiente, composición granulométrica y textural del suelo y profundidad del granzón basal. Las interacciones de estas variables determinaron la dinámica y disponibilidad de agua en el suelo, la cual pareciera tener un efecto claro en los patrones fisonómicos, que en términos generales se asociaron a condiciones en la oferta de recursos distintas, y explicarían la coincidencia del gradiente ambiental con el gradiente fisonómico: sabana abierta en el cerrito, sabana parque en el intercerrito y sabana arbolada en la llanura coluvial y mesa laterítica. En las condiciones ambientales que condicionan un mayor stress hídrico como las que caracterizan la sabana abierta, ubicada al comienzo del gradiente, sobre sitios con fuertes restricciones ambientales para la disponibilidad de agua en el suelo, y sometida a quemadas frecuentes, la comunidad de leñosas se presenta con menos diversidad y complejidad estructural, y diversidad funcional. Atributos como la clonalidad, capacidad de rebrote, porte bajo y el espesor de corteza fino, se presentan vinculados con las pirófilas clonales, grupo funcional predominante en este sector del gradiente. Por el contrario, en condiciones ambientales intermedias que determinan una mejor disponibilidad de agua en el suelo, característicos en algunos sectores del intercerrito, la llanura coluvial y mesa laterítica asociados con la fisonomía de sabana parque, y sabana arbolada, aumenta la diversidad funcional y la complejidad estructural de la comunidad. Las interacciones ambientales conjuntamente con la frecuencia de fuego que también caracterizan a esta parte del gradiente, provocan una diversidad de respuestas funcionales que se expresan en grupos funcionales contrastantes, en los cuales se resume la variabilidad ambiental, provocada por los determinantes de la sabana. Por una parte, en las pirófilas no clonales; grupo predominante, en este sector convergen atributos de respuesta al disturbio, clásicamente divididos dentro de los procesos: evasión, tolerancia y regeneración (Lavorel y Garnier 2002), y la importancia relativa de estos aparece vinculada a la frecuencia e intensidad del disturbio (Bellingham y Sparrow 2000); y disponibilidad de recursos (Bond y Midgley 2001). Así tenemos, que en la mata, donde la frecuencia de fuego se presume menor (San José y Fariñas 1983), tanto los individuos de este grupo funcional, como los de las pirófilas clonales (en el caso de *C. sylvestris*) resultaron menos podados por efecto del fuego (proporción significativamente menor de rebrotes), lo cual se refleja en la arquitectura de la comunidad conformada por individuos más altos, más gruesos y de mayor espesor de corteza. Por el contrario en la sabana abierta, y sabana arbolada, donde los fuegos son frecuentes, los individuos lucen muy podados por efecto del fuego (proporción de rebrotes significativamente mayor), por lo general asociados a diámetros pequeños y espesor de corteza fino; aunque

también sobresalen los individuos adultos que han escapado a la acción de las llamas (altura mayor, diámetros grandes y espesor de corteza grueso).

Estos resultados ponen de manifiesto el efecto de las interacciones entre la frecuencia del fuego y la disponibilidad de recursos, las cuales se reflejan en los patrones arquitecturales de la comunidad. Bellingham y Sparrow (2000) señala que bajo escenarios de quemas frecuentes una arquitectura simpódica con abundantes rebrotes basales como la observada en las leñosas de la sabana abierta puede ser competitivamente superior que la monopódica; mientras que esta última resulta competitivamente superior por luz en sitios con mayor disponibilidad de recursos (Midgley 1996).

Por otra parte, en estos dos grupos también se refleja la productividad del sitio (agua en el suelo y nutrientes), y su baja disponibilidad se expresa en la presencia de un área foliar específica pequeña (Lavorel y Garnier 2002), característica de estos grupos. Mientras que en la mata, el grupo fenológico comúnmente encontrado y restringido en esta fisonomía, se combinan atributos de relevancia funcional en habitats con mayor disponibilidad de recursos en el suelo (mayor área foliar, mayor área foliar específica, mayor contenido de humedad foliar), pero con diferencias en atributos como el peso de las semillas, densidad de la madera, capacidad de rebrote, y método de propagación, que provocan la diferenciación funcional de este grupo, y ponen de manifiesto tanto el incremento de la diversidad funcional, como de la estructura vertical de la comunidad, con la aparición de grupos funcionales tolerantes a la sombra, propiedad que es capturada por atributos como el peso de las semillas.

Otros atributos, como la longevidad de las semillas, lograda a través de mecanismos como la quiescencia observada en *Cochlospermum vitifolium* y la latencia en *Curatella americana*, convergen hacia el retardo de la germinación para condiciones favorables, de relevancia en las condiciones de la sabana estacional.

En escenarios de cambio global, la sabana estacional debido a la diversidad de respuestas funcionales que presenta, es posible que persista en el tiempo. Así por ejemplo, cambios en la frecuencia de fuego, y/o disponibilidad de recursos en el suelo, pudieran generar reemplazos de grupos funcionales, ó entre especies de un mismo grupo, sin provocar mayores cambios en el funcionamiento de la sabana. Los resultados obtenidos en las pruebas experimentales ponen de manifiesto, que en especies como *C. americana* del grupo de las pirófilas no clonales un incremento de la disponibilidad de nutrientes (dentro de los rangos ensayados), no provoca cambios en los patrones de distribución de biomasa de la especie, por el contrario, en *C. vitifolium* del grupo de las sensibles, si se muestra muy sensible a pequeñas variaciones en la oferta de nutrientes, incrementando significativamente su biomasa total y la tasa de crecimiento relativo (RGR).

También un incremento de la concentración del CO₂ en la atmósfera, provocaría mayores tasas de crecimiento en las leñosas del Cerrado, y en consecuencia se

minimizaría el efecto del fuego sobre el crecimiento poblacional (Hoffmann et al. 2000).

Referencias

- Anuario Climatológico. 1968. Publicación Técnica 1. Ministerio de Obras Públicas.
- Allen, P.S. y Meyer, S.E- 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*, 8:183-191.
- Andersson, L. y Milberg P. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Science Research* 8: 29-38.
- Antúnez I., Retamosa, E. y Villar, R. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous. *Oecología* 128:172-180.
- Archer S. 1989. Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *Am. Nat* 134:545-561.
- Archer S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of Biogeography*, 17:453-462.
- Archer S. 1995. Tree-grass dynamics in a Prosopis-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2:83-99.
- Askew, G., Moffat, D., Montgomery, R. y Seari, P. 1970. Soil landscapes in north eastern Mato Grosso. *Geographical Journal* 136:211-227.
- Ataroff, M. 1975. Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabana de los llanos. Trabajo de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- Barradas, M.M. y Handro, W. 1974. Algumas observações sobre a germinação de semente do barbatimão. *Stryphnodendron barbadetiman* (Vell.) Mat. (Leguminosae-Mimosoideae). *Bol. Botânica*, USP. 2:139-150.
- Barros, J. G. S. 1990. Caracterização geológica e hidrológica do Distrito Federal. In Maria Novaes (Org.), Cerrado caracterização, ocupação e perspectivas. Fundação Universidade de Brasília UnB.
- Bellefontaine R., 1993 - Prétraitements des semences forestières. Symposium IUFRO, Ouagadougou. In: SOME L. et DE KAM M. - Tree seed problems with special reference to Africa, Backhuys Publishers, Leiden, 143-153.
- Bellingham, P. y Sparrow, A. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- Bellefontaine R., Gaston A. y Petrucci Y. 2000. Management of Natural Forests of Dry Tropical zones. *FAO Conservation guide* 32.
- Belsky, A. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *J. Veg. Sci.* 3:187-200.

- Berthois L., y Roa M. 1971. Contribución al estudio de las formaciones cuaternarias del estado Guárico y de las regiones adyacentes. *Revista de la Sociedad Venezolana de Química* 7.
- Bewley, J.D y Black, M. 1983. *Physiology y biochemistry of seeds*. New York, Springer-Verlag, volumes 1 y 2.
- Bewley, J. D. y Black, M. 1994. *Seeds physiology of development and germination*. New York, Plenum, 445p.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9:1055-1066.
- Bigarella, J.J. et al. 1969. "Procesos and Environment of the Brazilian Quaternary". In: *Periglacial Environment*. (Ed) Troy L. Pewe. Mc.Gill Quee's. pp. 417-487.
- Blydenstein, J. 1963. Cambios en la vegetación después de protección contra el fuego. Parte I: El aumento anual en materia vegetal en varios sitios quemados y no quemados en la Estación Biológica. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 103:223-238.
- Box, E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *J. Veg. Sci.* 7:309-320.
- Bucci, S. 2001. Arquitectura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales. Efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Bond, W. y van Wilgen, B. 1996. *Fire and Plants*. Chapman y Hall, London, UK.
- Bond, W. 1997. Functional types for predicting changes in biodiversity: a case study in Cape fynbos. En: Smith, T.M., Shugart, H. y Woodward, F. (eds.) *Plant functional types*, pp. 175-194, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bond, W. y Midgley, J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45-51.
- Borges, E.E. de L., Borges, R. de C.G. y Teles, F.F.F. 1980. Avaliação da maturação e dormência de sementes de orelha de negro. *Revta brasil. Sem.* 2: 29-32.
- Bull, W.B. 1977. "The Alluvial Fan Environment. *Progress in Physical Geography*. Vol I. N-2. pp. 222-270.
- Campbell, B., Stafford S., y Ash, A. 1999. A rule-based model for the functional analysis of vegetation change in Australasian grasslands. *J. Veg. Sci.* 10:723-730.
- César, J. y Menaut, J.C. 1974. Le peuplement végétal. In: *Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto*. Bull. Liaison Chercheurs Lamto. Numero Spéc., 2: 161 pp.

- Clapp, R. B. y Hornberger, G.M. 1978. Empirical equations for some soil hydraulic properties. *Water Resources Res.* 14: 601-604.
- Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill R., Paruelo J., Raunskin, R., Sutton, P. y van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Coomes, D., y Grubb, P. 1998. Responses of juveniles to above and below ground competition in nutrient starved Amazonian rainforest. *Ecology* 79:768-782.
- COPLANARH. 1974a. Estudio Geomorfológico de los Llanos Orientales. Publicación No. 38.
- COPLANARH 1974b. Estudio Geomorfológico de los Llanos Centro Orientales. Publicación No. 41.
- Coutinho, L. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1:17-23.
- Coutinho L.M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. In: B.J. Huntley y B.H. Walker (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag. Berlín.
- Cornelissen, JHC., Castro-Díez P., y Carnelli, AC. 1998. Variation in relative growth rate among woody species: scaling up. En: Lambers H. , Poorter, H. y Vuuren, M van (eds.) *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*, Backhuys, Leiden, pp. 363-392.
- Cosby, B.J., Hornberger, G.M., Clapp, R. B. y Ginn, T.R. 1984. A statistical exploration of the relationships of soil moisture characteristics to the physical properties of soils. *Water Res. Res.* 20:682-690.
- Cowling, R. M. y Lamont , B. 1985b. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. *Australian Journal of Ecology* 10:345-350
- Cunningham, S., Summerhayes, B. y Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences of leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs* 69:569-588.
- Díaz, S., Acosta, A. y Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sci.* 3: 689-696.
- Díaz S. y Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8:463-474.
- Díaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9:113-122.
- Díaz, B., M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhout, F. y García Nov, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 709-716.

- Díaz, S., Perez-Harguindeguy N., Vendramini F., Basconcelo S., Funes G., Gurvich D., Cabido M. y Cornelissen J. 2000. En: VIth International Rangeland Congress Proceedings Vol. 2. *Plant traits as links between ecosystem structure and functioning*, pp. 896-901.
- Díaz, S., McIntyre, S., Lavorel S., Pausas J. 2002. Does hairiness matter in Harare? Global comparisons of plant trait responses to disturbances. *New Phytol.*(en prensa).
- Dionello, S.B. 1978. Germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de *Kielmeyera coriacea* Mart. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, USP., São Paulo, 123 p.
- Dodd M.B. y Lauenroth W.K. 1997. The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a shortgrass steppe ecosystem. *Plant Ecology* 133:13-28.
- Eira M., y Caldas L. 2000. Seed dormancy and germination as concurrent processes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. Lavras, v.12, p.84-104. Edição Especial.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38:201-341.
- Eiten, G. 1975. The vegetation of the Serra do Roncador. *Biotropica* 7:112-135.
- Epstein, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Department of Soils and Plant Nutrition University of California Davis.
- Felfili, J.M.; Filgueiras, T. S.; Haridassan, M.; Silva Júnior, M.C.; Mendonça, R. y Rezende, A. V. 1994. Projeto biogeografia do bioma cerrado: Vegetação e solos. *Caderno de Geociências do IBGE* 12:75:166.
- Felfili, J.M.; Silva Junior, M.C.; Rezende, A.V.; Nogueira, P.E.; Walter, M.M.T., Silva, M.A. y Encinas, J.I. 1997. Comparação Florística e Fitosociológica do Cerrado nas Chapadas Pratinha e dos Veadeiros. P.p. 6-11. In: Leite, L. Y Saito, C.H. (ed). *Contribuição ao conhecimento Ecológico do cerrado*. Ed. Universidade e Brasília, Brasília.
- Felfili M.C y Felfili J.M. 2001. Diversidade alfa e beta no cerrado *sensu stricto* da chapada pratinha, Brasil. *Acta bot. bras.* 15:243-254.
- Felippe G. M. y Silva J. C.. 1984. Estudos de germinação em espécies do cerrado. *Revta brasil. Bot.* 7:157-163.
- Ferri, M, G. 1961. Aspects of the soil-water-plant relationship in connexion with some Brazilian types of vegetation. In: tropical Soils and Vegetation. Proceedings of the Abidjan Symposium, pp 103-109. UNESCO.
- Fitter, A. 1986. Acquisition and utilization of resources. En: Crawley, M. (ed.). *Plant Ecology*, pp. 375-405. Oxford.

- Frost P., Medina E., Menaut J., Solbrig O., Swift M. y Walker B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance . *Bio. Int., Special Issue 10 .I.U.B.S., Paris, 82 p.*
- Fox J.F. 1979. Intermediate disturbance hypothesis. *Science* 204: 1344-5
- Furley, P. A. y Ratter, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15:97-108.
- Franco, A.C., Souza, M. y Nardoto G. 1996. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* em áreas de campo sujo e cerrado no Distrito Federal . Pp. 84-92, in H.S. Miranda, C.H. Saito y B.F. Dias (eds.). Impactos de Queimadas em Areas de Cerrado e Restinga. University of Brasilia Press Brasilia.
- Franco, A. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Frost, P.G.H., Menaut, J.C., Medina, E., Solbrig, O.T., Swift, M. y Walker, B.H. 1983. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue 10.*
- Gauch, H. G. 1981. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge and New York. N.Y.
- García Mora, M., Gallego-Fernández, J. y García-Novo, F. 1999. Plant functional types in coastal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. *J. Veg. Sci.* 10:27-34
- García, C., Azócar, A. y Silva, J. 2001. Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17:563-576.
- Gleeson SK, Tilman D. 1994. Plant allocation, growth rate and successional status. *Funct. Ecol.* 8:543-550.
- Gerrard, A.J. 1981. Soils and landforms: an integration of geomorphology and pedology. George Allen and Unwin. London.
- Gill, A. 1981. Adaptative responses of Australian vascular plant species to fires. En: Gill, A., Groves, R. y Noble, I. (eds.), *Fire and the Australian Biota*, pp. 243-272, Canberra
- Gillón D. 1983. The fire problem in tropical savannas En: *Ecosystems of the world 13. Tropical Savannas. F. Bourliere (Ed). Elseire, 617-641.*
- Gignoux , Clober J. y Menaut J-C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecología* 110:576-583.

- Gitay, H. y Noble, I. 1997. What are plant functional types and how should we seek them? In: Smith, T.M., Shugart, H. y Woodward, F. (eds.) *Plant functional types*, pp. 3-19, Cambridge University Press, Cambridge.
- Goldstein, G. y G. Sarmiento. 1987. Water relations of tree and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: *Determinants of Tropical Savannas*. Walker, B.H. (Ed.) IUBS Monographs, Ser. 3, IRL Press, Oxford. Pp 13-38.
- Goldstein G., Rada F., Canales M. y Azócar A. 1990. Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. In: Sarmiento G. (Compilador). *Las sabanas americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias, ULA, Mérida, Venezuela.
- Juana de González 1946. Estudios sobre aguas subterráneas en los Llanos de Venezuela. *Rev. Fomento* 8: 9-59.
- González V. 1967. Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 111:70-103
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the 'cerrado' vegetation of central Brazil. *Journal of Ecology* 59:411-419.
- Goodland, R. y Pollard, R. 1973. The brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224.
- Goodland, R. y Ferri, M. 1979. *Ecologia do cerrado*. USP e Itatiaia, Belo Horizonte. 193 p.
- Grime J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal Environmental Management* 1:157-67.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: John Wiley.
- Grime, J., Hodgson, J., Hunt, R., Thompson, K., Hendry, G., Campbell, B., Jalili, A., Hillier, S., Díaz, S. y Burke, M. 1997. Functional types: Testing the concept in Northern Engl. In: Smith, T., Shugart, H. y Woodward, F. (eds.) *Plant functional types*, pp. 123-151 Cambridge University Press
- Guedes Damião M. 1993. Resistencia das árvores do Cerrado ao Fogo: Papel da casca como isolante térmico. Tesis M.Sc. Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Dpto. de Ecología. Brasília.
- Haridasan, M. 1990. Os solos do Distrito Federal. En: María Novaes Pinto (org.) *Cerrado: caracterizacao, ocupacao e perspectivas*. Brasilia, Editora Universidade de Brasilia, pp. 309-330.
- Higgins S., Bond, W., y Trollope, W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88:213-229.

- Hilhorst, H. W. 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research*, 7:61-73.
- Hilhorst, H. W. 1998. The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. *Seed Science Research* 8: 77-90.
- Hoagland, D. Y Arnon, D. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. Calif. Agric. Expt. Sta. Cir. 347.
- Hoffmann W. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84:383-393.
- Hoffmann, W.. 1998. Fire increases vegetative reproduction relative to sexual reproduction of woody plants in a neotropical savanna. (submitted)?
- Hoffmann, W., Bazzaz, F., Chatterton N.J., Harrison, P., Jackson, R. 2000. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.
- Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101.
- Huston, M.A. 1994. Biological Diversity The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University press.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls – their structure, function and ecological significance in mediterranean ecosystems. *Botanical Review* 50:225-266.
- Joly, C.A. y Felipe, G.M. 1978. Fenologia e germinação de *Rapanea guianensis* y *Zeyhera digitalis*. *Ciênc. y Cultura* 30 (supl.): 418.
- Joly C.A. y Felipe, G.M y 1979. Dormência das sementes de *Rapanea guianensis* *Aubl. Revta brasil Bot.* 2: 1-6.
- Keeley, J. E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *Botanical Review* 57:81-116.
- Keddy, P. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community. *J. Veg. Sci.* 3:157-164.
- Keeley, J.E. 1992. Recruitment of seedling and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73:1194-1208.
- Kleyer, M. 1991. Die Vegetation linienformiger Kleinstrukturen in Beziehung zur landwirtschaftlichen Produktionsintensitat, *Diss. Bot.* 169. Cramer, Stuttgart.
- Kleyer, M. 1999. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *J. Veg. Sci.* 10:697-708.

- Knapp, A. K., Fahnestock, J.T., Hamburg, S.P., Statland, L.B., Seastedt, T.R y Schimel, D. S. 1993. Landscape patterns in soil-plant water relations and primary production in tallgrass prairie. *Ecology* 74:549-560.
- Kruger, F. J. y Bigalke, R. 1984. Fire in fynbos. In *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*, ed. Booyesen, P. de V. and Tainton, N. M. pp. 67-114. Berlin: Springer-Verlag.
- Kruger, L., Midgley, J. y Cowling, R. 1997. Resprouters vs. reseederers in South African forest trees: a model based on forest canopy height. *Funct. Ecol.* 11:101-105.
- Knoop, W. T. y Walker, B.H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *J. Ecology* 83:235-253.
- Labouriau, L., Valio, I. y Heringer E. 1964. Sobre o sistema reproductivo de plantas dos Cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 36: 449-464.
- Landsberg, Jill, Lavorel, Sandra y Stol, Jacqui. 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10:683-696.
- Lang, G.A., Early, J., Martin, G., y Darnell. 1987. Endo-, para – y ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience*, 22:371-377.
- Lause, D., Nimis, P. y Tretiach, M. 1989. Adaptative leaf structures in a *Myrica-Erica* stand on Tenerife (Canary Islands) *Vegetatio* 79:133-142.
- Lang, G. A. 1987. Dormancy: a new universal terminology. *HortScience*, 22:817:820.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12:474-478.
- Lavorel, S., McIntyre, S. y Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean annual grasslands: How many functional groups? *J. Veg. Sci.* 10:661-672.
- Lavorel, S. y Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: (in prensa).
- Leishman, M. y Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions— xperimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205-214.
- Leishman, M. y Westoby, M. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Funct. Ecol.* 12:480-485.

- Léxico Estratigráfico de Venezuela (LEV). 1997. Publicación Especial No. 12. Ministerio de Energía y Minas.
- Lusk C., Contreras O. y Figueroa J. 1997. Growth, biomass, allocation and plant nitrogen concentration in Chilean temperate rainforest tree seedlings: effects on nutrient availability. *Oecología* 109:49-58.
- Lopes, A.S. y Cox, F.R. 1977. Cerrado vegetation in Brazil, an edaphic gradient. *Agronomy Journal* 69:828-831.
- Malagón D., Ochoa G. 1980. Caracterización mineralógica, micromorfológica y de génesis de suelos en las planicies cuaternarias de la región Sur de San Fernando de Apures, Edo. Apure, Venezuela. Trabajo de Investigación No. SC-37.
- Mallik A. U. y Gimingham C.H. 1985. Ecological effects of heather burning II. Effects on seed germination and vegetative regeneration. *Journal of Ecology* 73:633-644.
- McConnaughay, K. y Coleman J. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80:2581-2593.
- McIntyre, S., Lavorel, S. y Tremont, R. 1995. Plant life history attributes: their relationship in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 83:31-44.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. y Forbes, T. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10: 621-630.
- McIntyre, S., Díaz S., Lavorel S. y Cramer W. 1999a. Plant functional types and disturbance dynamics – Introduction. *J. Veg. Sci.* 10: 604-608.
- McIntyre, S. y Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in sub tropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89: 209-226.
- Medina, E. y J.F. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography*, 17:403-413.
- Miani, J.S. y Horton, K.W. 1966. Vegetative propagation of *Populus spp.* Influence of temperatura on formation and inicial growth of aspen suckres. *Canadian Journal of Botany* 44:1183-1189.
- Midgley, J. 1996. Why te world's vegetation is no totally dominated by resprouting plants: because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography* 19:92-95.
- Milchunas, D., Lauenroth, W., Chapman, P. y Kazempour, M. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structures of a semiarid grassland. *Vegetation* 80:11-23.

- Miranda A., Miranda H., de Oliveira F., Ferreira de Souza D. 1993. Soil and temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *J.Trop. Ecol.* 9:313-320.
- Mooney H.A. 1977. Frost sensitivity and resprouting behavior of analogous shrubs of California and Chile. *Madroño* 24:74-78.
- Monasterio M., y Sarmiento G. 1968. Análisis Ecológico y Fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. Bol. Soc. Venez. *Ciencias Naturales* No. 41 pp. 477-524.
- Moreira, A. 1992. Fire protection and vegetation dynamics in the Brazilian Cerrado. PhD. *Thesis*, Harvard University, USA.
- Moreira A. y Klink C. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedling from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13:43-51.
- Nikolaeva, M. 1977. Factors controlling the seed dormancy patterns. In: Khan, A. (Ed.) *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*, Amsterdam/New York, North-Holland, pp. 51-74.
- Noble, I. y Slatyer, R. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21
- Noble, I. y Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.* 7:329-336.
- Orlóci, L. y Stofella, S. 1986. A taxon-free numerical approach to the study of plant communities. *Ann. Arid Zone* 25: 111-131.
- Oliveira-Filho, A. y Martins, F. 1986. Distribuicao, caractericao e composicao florística das formacoes vegetais da regio da Salgadeira, na Chapada dos Guimaraes (MT). *Revista Brasileira de Botânica* 9:207-223.
- Oliveira-Filho, A., Shepherd, G., Martins, F. y Stubblebine, W. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 413-431.
- Oliveira, P. y Silva J.C. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the Cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:1-18.
- Oliveira, P. 1998. Fenologia e biologia reproductiva das especies de Cerrado. Pp. 169-192. En: Sano, S. y Pedrosa de Almeida, S. (eds.) *CERRADO: ambiente e flora*. EMBRAPA, Planaltina, DF.
- Pausas J. 2001. Resprouting vs. Seeding a Mediterranean perspective. *Opinion Oikos* 94-1: 193-194.

- Peterson, R.L. 1975. The initiation and development of root buds. In: Torrey, G. y Clarkson, D.T. (eds.), *The Development and Function of Roots*. Academic Press, pp 125-161.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R. A. y Solomon, A. M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19:117-134.
- Pivello, V. y Coutinho, L. 1996. A qualitative sucesional model to assist in the management of Brazilian cerrados. *Forest Ecology and Management* 87:127-138.
- Poorter, H. y Garnier E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: Pugnaire, F. y Valladares, F. (eds.) *Handbook of functional plant ecology*, pp. 81-120.
- Poorter, H. y de Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143:163-176.
- Reich, P., Walters, M. y Ellsworth, D. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 94:1370-1374.
- Reich, P. 1998. Variation among plant species in leaf turnover rate and associated traits: implications for growth at all life stages. En: Lambers, H., Poorter, H. y van Wuuuren, M. (eds.). *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, pp. 467-487, Backhuys, Publishers, Leiden.
- Rizzini, C. y Heringer E. 1962. Underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 34: 235-247.
- Rizzini, C. T. 1965. Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52:410-426.
- Rizzini, C.T. 1970a. Efeito tegumentar na germinação de *Eugenia dysenterica* DC (Myrtaceae). *Revta bras. Biol.* 30: 381-402.
- Rizzini, C.T. 1970b. Inibidores de germinação e crescimento em *Andira humilis* Benth. *Ab. Acad. brasil. Ciênc.* 42 (supl.): 329-366
- Queiroz Neto, J.P. 1982. Solos da região dos cerrados e suas interpretações. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 6:1-12.
- Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R.F y Gifford, D.R. 1977. Observações adicionais sobre cerrado de solos mesotróficos no Brasil Central. In: Simposio sobre o Cerrado. Sao Paulo, USP, pp. 306-316.
- Ribeiro, F.F.; Silva, J.V.S. y Azevedo, L.G. 1981. Estrutura composição florística em tipos fisionômicos do cerrados e sua interação com alguns parâmetros do solo.

- Pp. 141-156. In: *Anais do 32º Congresso Nacional de Botânica*. Sociedade Botânica do Brasil, Teresina.
- Reich, P., Tjoelker, M. Walters, M., Vanderklein, D. y Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings on nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 337-338.
- San José, J. J. y Fariñas, M. 1971. Estudio sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la estación biológica de los llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 119-120:136-147.
- San José, J. J. 1977. Gas exchange in *Paspalum repens*. *Revista Brasileira de Biología* 37 (3): 525-533.
- San José, J.J. y M.R. Fariñas. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna in Venezuela. *Ecology*, 64:447-458.
- San José, J.J., M.R. Fariñas y J. Rosales. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a *Trachypogon* Savanna of the Orinoco Llanos. *Biotropica*, 23(2):114-123.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1969. Corte ecológico del Estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 28(115-116):83-106.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1971. Ecología de las sabanas de América tropical. I. Análisis macroecológico de los Llanos de Calabozo, Venezuela. Cuadernos Geográficos No. 4. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. En: *Ecosystems of the world Tropical savannas*. Bourliere, F. (Ed.), Elsevier Scientific Publ. Amsterdam.
- Sarmiento, G. 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *Journal of Biogeography*, 10:373-391.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Tropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. (Translated by Otto Solbrig).
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas de América del Sur. Actas del 1er Simposio Regional del Programa RSSD de la IUBS (ed pro G. Sarmiento), Mérida, Venezuela.
- Sarmiento, G. 1996. Ecología de pastizales y sabanas en América Latina. En: *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina*. Sarmiento G. y M. Cabido (Eds.). Ediciones CYTED y CIELAT. Venezuela. Pp. 15-24.

- Shackleton C. 2000?. The influence of fire on the germination of savanna tree seeds. Division of Water, Environment and Forestry Technology, CSIR.
- Saxton, K.E., Rawls, W. J., Romberger, J.S. y Papendick, R. I. 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Sci. Soc, Am. J.* 50:1031-1036.
- Setterfield, S. 2000 . Germination and fire. Environme NT. The Newsletter of the Environment Centre NT.
- Silva J., Raventos H, y Caswell. 1990. Fire and fire exclusión effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta OEcológica* 11:783-800.
- Silva J. F., Zambrano A. y Fariñas M.R. 2001. Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28: 977-983.
- Scholes R, y S. Archer. 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annu. Rev. Ecol.Syst.* 28:517-544.
- Seghier, J. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *J. Tropical Ecol.* 11:237-254.
- Simpson, G. 1990. Seed dormancy in grasses, Cambridge, Cambridge, University Press.
- Silva, J.F., M. Monasterio y G. Sarmiento. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales. II. El norte del Estado Barinas. *Acta Científica Venezolana*, 22:60-71.
- Singh J.S. Milchunas D.G. y Lauenroth W.K. 1998. Soil water dynamics and vegetation patterns in a semiarid grassland. *Plant Ecology* 134:77-89.
- Smith, T. y Huston, M. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetation*, 83:49-69.
- Smith, S. 2002. Respuesta especial de las leñosas dominantes de las sabanas de mesas, al patron especial del agua disponible. Tesis Doctoral. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Mérida, Venezuela.
- Solbrig, O. T. (ed). 1991. Savanna modelling for global change. *Biology International, Special Issue # 24.* International Union of Biological Sciences, Paris.
- Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. 1996. Determinants of Tropical Savannas. En: *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A global Perspective.* Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.) Capítulo 2. *Ecological Studies* 121. Springer, Berlin. pp31-44.

- Thompson, K., y Grime, J. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67:893-921.
- Vleeshouwers. L. , Bouwmeester, H. y Karssen C. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83:1031-1037
- Skarpe C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *J. Veg. Sci.* 2: 565-572.
- Skarpe C. 1992. Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 3: 293-300.
- Thompson, K., Band, S. Y Hodgson, J. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* 7 : 236-241.
- Vivas Leonel. 1992. El Cuaternario. Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones, Mérida, Venezuela.
- Walker, B. (Ed.). 1987. Determinants of Tropical Savannas. Oxford, Uk:IRL. 156 p.
- Walker, B. 1992. Biodiversity and ecological redundancy *Conserv. Biol.* 6:18-23.
- Walter, H. 1979. Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere. Springer-Verlag. NY.
- Warming, E. 1892. Lagoa Santa. Sao Paulo, Editora da Universidade de Sao Paulo.
- Weiherr, Evan, van der Werf, Adrie, Thompson, Ken, Roderick, Michael, Garnier, Eric y Eriksson, Ove. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10:609-618.
- Weiherr, E. y Keddy, P. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. En: Weiherr, E. y Keddy, P. (eds) *Ecological assembly rules ; perspectives advances, retreats*, pp. 251-271.
- Whelan R. 1997. Survival of individuals organisms pp. 57-134. In: Whelan R. (Ed). *The Ecology of Fire*. Cambridge studies in ecology, Cambridge University Press.
- Werner, P. (ed.). 1991. Savanna ecology and management: Australian *Perspectives and intercontinental comparisons*. Black well scientific Publications. London.
- Zinck A. y Urriola, P. 1970. Orígen y Evolución de la Formación Mesa. Un Enfoque Edafológico, Ministerio de Obras Públicas, Dirección de Obras Hidráulicas.
- Zinck, A. 1980. Valles de Venezuela. Cuadernos Lagoven, Venezuela.