

# **Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela**

Homenaje a Volkmar Vareschi

**Ernesto Medina**

**Otto Huber**

**Jafet M. Nassar**

**Pamela Navarro**

Editores

Fariñas MR (2013) Cambios en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Calabozo, Venezuela. En: Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 231-247.

**Ediciones IVIC**



# Cambios en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Calabozo, Venezuela

**Mario R. Fariñas**

Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAIE). Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela.

## Resumen

La vegetación tropical fue una pasión para Volkmar Vareschi, y la sabana llanera no fue la excepción. En 1960, la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales funda la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», bajo la idea de que la sabana es producto de la tala y las quemaduras recurrentes, y que su protección regeneraría el bosque primitivo. Vareschi contribuye analizando «la quema como factor ecológico» y dirigiendo tesis sobre la vegetación y el fuego. En 1962 Blydenstein establece una parcela permanente, que retomamos en 1969, 1977, 1983, 1986, 1991, 2000 y 2008; (desde 1969 hasta 1986 junto con J.J. San José). En el 2001 estudiamos el estrato herbáceo de la Estación junto con H. Moreno, y su cobertura arbórea con J. F. Silva y A. Zambrano. Bajo protección, la sabana de *Trachypogon* cambió a una de *Axonopus*, y luego a una de *Hyparrhenia*, por invasión de esta gramínea africana. En 1991 un gran incendio interrumpió el experimento, y en 2001 reencontramos la sabana de *Trachypogon* coexistiendo con la de *Hyparrhenia*. En la parcela el número de tallos/ha pasó de 93 en 1962 a 3.192 en 1986, y cayó a 1.563 en 2009. La cobertura arbórea aumentó dentro de la Estación, pero también lo hizo afuera sin protección. La parcela protegida nunca evolucionó hacia un bosque decíduo como se esperaba, pero tampoco retrocedió a la sabana rala de 1960.

## Introducción

Volkmar Vareschi era un apasionado de la vegetación tropical, y su llegada a Venezuela lo puso en contacto con ese mundo maravilloso, como lo atestiguan la amplitud y la diversidad de su obra, y media vida consagrada al país al que llamaba mi segunda patria. En sus primeros estudios de vegetación en Venezuela (Lasser & Vareschi 1957, 1959), Vareschi introdujo el estudio científico de la ecología vegetal, siguiendo la escuela fitosociológica de Braun-Blanquet.

Vareschi era partidario de la idea generalizada de que la sabana era el resultado de la tala y de las quemaduras recurrentes. Con el apoyo de Vareschi, y basándose en esta idea, la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN) fundó en 1960 la Estación Biológica de los Llanos (EBLI) con la intención de proteger un área de sabana. La idea era eliminar el fuego para permitir la reinstalación del bosque decíduo primitivo y estimular la investigación en ese ecosistema. En la publicación fundacional de la Estación escribe Vareschi: «[...] debe anotarse que la cantidad de lluvias en Calabozo es suficiente para

garantizar el desarrollo de una selva», y escribe también: «El terreno de la Estación constituye como un punto cero para el desarrollo del futuro: un buen ejemplo, un caso modelo, para una gran parte de las sabanas irracionalmente explotadas» (Vareschi 1960a). El mismo año, publica estudios sobre el viento y la transpiración de árboles llaneros en la época de sequía (Vareschi 1960bc), iniciando también los estudios ecofisiológicos en Venezuela. En 1962 publica el trabajo clave sobre la quema como factor ecológico en la sabana, en el que mide la temperatura de ignición de las gramíneas dominantes y la temperatura de cigarros y cigarrillos encendidos, concluyendo que es imposible encender un fuego de sabana con una colilla. En ese mismo trabajo mide la temperatura y la velocidad de las llamas en una sabana, y muestra que por encima de la cresta de la llama la temperatura se acerca a los 700 °C, pero que apenas 10 segundos después de pasadas las llamas, la temperatura en la superficie del suelo no es mayor de 90 °C, y que la temperatura dentro del suelo prácticamente no pasa de 35 °C (Vareschi 1962).

En 1961 Blydenstein, en un trabajo descriptivo de la vegetación de la Estación, señala la existencia de dos comunidades de sabana. Una en la parte sur, dominada por *Trachypogon vestitus* Anderson, y otra en la parte norte dominada por *T. plumosus* (Willd.) Nees (el nombre válido actual de ambas especies es *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze. Se mantienen en el texto los nombres antiguos por consideración de su uso común en la literatura ecológica sobre sabanas de Venezuela). En 1962, el mismo autor establece una parcela permanente de 3 ha usando la cuadrícula establecida en la Estación. En esta parcela, que sirve de base al presente estudio, Blydenstein censó el estrato arbóreo y muestreó el estrato herbáceo. Este censo registró 4 especies de árboles: *Curatella americana* L., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth y *Cassia moschata* Kunth, los tres primeros llamados por Aristeguieta «los campeones de la sabana», por crecer solitarios en medio del pastizal. Blydenstein determinó que el estrato herbáceo estaba dominado por *Trachypogon plumosus* (= *T. spicatus*), seguido por *Axonopus canescens* (Trin.) Pilger (Blydenstein 1963).

En 1965 J. Velásquez publica su tesis, dirigida por Vareschi, sobre la fitosociología del estrato herbáceo de la parte norte de la Estación. Detectó Velásquez dos asociaciones vegetales: una dominada por *T. plumosus* con abundancia de *Bulbostylis* spp., y asentada en lugares de suelo superficial, donde aflora una coraza laterítica o hay abundancia de cantos rodados: la «Sabana de Arrecife»; y la otra dominada por *T. plumosus* pero con pocos individuos de *Bulbostylis* spp., asentada en lugares de suelo profundo: la «Sabana Normal» (Velásquez 1965).

En 1965 Eden estudió el estrato herbáceo, encontrando que *T. plumosus* seguía siendo dominante, pero había disminuido su importancia numérica (Eden 1967). En 1966 se publica la flórmula de la Estación y sus alrededores (Aristeguieta 1966), documento básico para los estudios ecológicos en la Estación, y al año siguiente González (1967) publica su tesis, dirigida por Vareschi, donde muestra el efecto deletéreo del fuego sobre la germinación de diversas especies leñosas de la sabana. Posteriormente, Monasterio & Sarmiento (1968) publican un estudio muy detallado del estrato herbáceo de la sabana de la Estación, usando el Análisis de Asociación de Williams & Lambert (1959), con el que introducen al país la ecología computacional. Estos autores indican la existencia de una comunidad dominada por *T. plumosus* en el norte de la Estación y una dominada por *T. vestitus* en el sur, en los lugares más húmedos. Proponen, además, la presencia de cuatro niveles geomorfológicos basándose en la profundidad de una coraza laterítica que, según Santamaría & Bonazzi (1963), esta-

ría presente bajo toda la extensión de la Estación, y concluyen que la geomorfología sería el factor estructurante más importante para la vegetación (Monasterio & Sarmiento 1968). En 1969 San José & Fariñas (1971) analizaron la parcela permanente y encontraron que seguía estando dominada por *T. plumosus*, pero que esta especie había disminuido su importancia numérica. La parcela de Blydenstein siguió siendo analizada con los años: 1977, 1982, 1986 y 1991. En 1977 se detectó que *A. canescens* pasó a ser la especie dominante del estrato herbáceo de la parcela protegida (Fariñas & San José 1978). Sánchez (1987) estudió el estrato herbáceo de la Estación usando métodos de ordenamiento y clasificación. Este autor detectó cuatro tipos de comunidades de sabana, tres dominadas por *A. canescens*, y una dominada por *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf, y concluyó que la estructura de la comunidad herbácea dejó de estar determinada por factores físicos, como el fuego y el suelo, y que pasó a estar determinada por factores bióticos, como la competencia.

Al final del año 1991 un fuerte incendio penetró a la Estación quemándola completamente, interrumpiendo así 30 años de protección; y después de ese incidente, por diversas razones, la protección se hizo menos eficiente. Moreno (2001) analizó el estrato herbáceo de la Estación y detectó la reaparición de sabanas dominadas por *T. plumosus*, la ausencia de las sabanas dominadas por *A. canescens* y que ya no existen solamente las dos comunidades de sabana señaladas en los años 60: una dominada por *T. plumosus* y otra por *T. vestitus* (Blydenstein 1961, Monasterio & Sarmiento 1968), sino que una tercera comunidad dominada por *H. rufa* forma parte importante del estrato herbáceo de la sabana de la Estación. Silva *et al.* (2001), comparando fotos aéreas, encontraron un aumento de la cobertura arbórea dentro de los terrenos de la Estación, pero observaron que dicho aumento había ocurrido también fuera de ella, en sitios expuestos al fuego; y Thielen (2003), con la misma técnica, encontró también un aumento de la cobertura arbórea en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, aumento que atribuyó a una redistribución interanual de las precipitaciones, que habría mejorado las condiciones en la entrada de lluvias y en la estación húmeda.

En el presente trabajo nos proponemos analizar la evolución de la vegetación de la parcela protegida en la EBLI, usando datos publicados y propios, y discutirlos a la luz de los cambios climáticos.

## El área de estudio

La EBLI-SVCN se encuentra situada a unos 10 km al sur de la ciudad de Calabozo, estado Guárico, en la carretera que conduce a Cazorla (8°51'28"N y 67°23'04"O). Posee una extensión de 265 ha y está enclavada en la sabana de «*Trachypogon* del Alto Llano» (Blydenstein 1962). El clima es estacional de sabana tropical, con una temperatura media anual de 28 °C y una precipitación media anual de 1.300 mm (Vareschi & Huber 1971). Los suelos de la Estación son ácidos, oligotróficos, profundamente lixiviados y con una alta proporción de óxidos de hierro y aluminio. Son predominantemente oxisoles, ultisoles y entisoles (Santamaría & Bonazzi 1963; López *et al.* 1971; San José & García-Miragaya 1979). Los suelos están constituidos por sedimentos fluviales de diferente granulometría, que en algunos casos pueden estar cementados por óxidos férricos y formar una coraza laterítica (Monasterio & Sarmiento 1968; López *et al.* 1971).

## Métodos

El estrato herbáceo fue muestreado mediante el método de los cuatro cuadrantes centrados (Cottam & Curtis 1956), modificado por Blydenstein (1963) para vegetación herbácea. Éste consiste en fijar un punto que constituye el centro de un círculo imaginario, que se divide en sus cuatro cuadrantes, y en cada cuadrante se selecciona la planta más cercana al punto, se anota su especie, la distancia al punto y su diámetro basal, para construir un índice sintético: el Índice de Valor de Importancia (IVI). Blydenstein siguió el método de cálculo original, y estimó el IVI de las especies más abundantes; sin embargo, la frecuencia relativa como se estima con ese método no coincide con la definición estadística de frecuencia, por lo que utilizamos el número de apariciones de una especie dividido entre el número total de plantas muestreadas, como una frecuencia relativa de aparición (San José & Fariñas 1971), lo que en el método original se denomina Densidad Relativa. Dispusimos 67 puntos al azar tomando coordenadas cartesianas generadas aleatoriamente, siguiendo una caminata con pasos como unidad de distancia. El número de puntos se mantuvo en 67 como en el trabajo original, ya que el número de especies obtenido depende del tamaño de la muestra. Se realizaron muestras del estrato herbáceo en 1962 (Blydenstein 1963); 1969 (San José & Fariñas 1971); 1977, 1983, 1986 (Fariñas & San José 1987, San José & Fariñas 1991); 1991, 1998, 2000, 2004 y 2009.

Para el estrato arbóreo se realizó el censo de la parcela permanente en 1962 (Blydenstein 1963); 1969 (San José & Fariñas 1971); 1977 (San José & Fariñas 1983); 1982, 1986 (Fariñas & San José 1987, San José & Fariñas 1991), y 2008. Como en muchos casos, no fue posible discernir si los tallos censados correspondían a un crecimiento clonal o eran verdaderos individuos independientes, se enumeraron y denominaron tallos de especies arbóreas. Los censos del estrato arbóreo arrojaron las densidades de tallos de las especies y la estructura comunitaria en la parcela protegida.

La idea con la Estación era protegerla del fuego para que se convirtiera en un bosque, la «Selva Alisia» de Vareschi. Pero dada la interrupción de la protección, la única manera de estudiar su conversión a bosque es comparar los censos de los distintos años de la parcela permanente con un bosque. Por consiguiente, utilizamos el bosque más grande existente dentro de la Estación, denominado «Mata del Aceite», como punto de comparación. En 1970 San José y Fariñas censaron los árboles de 190 ha de la Estación, en unidades muestrales cuadradas (UM) de una hectárea de superficie, usando la cuadrícula que existía en la Estación en ese momento. La «Mata del Aceite», de aproximadamente 1,3 ha, ocupó completamente la hectárea 158 y parte de la 159 (San José *et al.* 1978). Un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 190 parcelas, permitió apreciar la variación en composición florística del estrato arbóreo de las parcelas de la Estación. La comparación de la composición florística de los censos de cada año con la hectárea de bosque permitiría apreciar la hipotética evolución «florística» de la parcela permanente hacia el bosque; de tal forma, que si la parcela permanente se convirtiera en un bosque, los censos sucesivos describirían una trayectoria, en el plano de ordenamiento, que la aproximarían a la parcela de bosque (N° 158). Por otra parte, el censo de Blydenstein (1963) fue publicado para las tres hectáreas en conjunto, por lo que debimos expresarlo en relación a 1 ha, dividiendo el resultado entre tres. Lo mismo hicimos con los censos de los años siguientes. Esta operación fue necesaria para crear una hectárea promedio sintética comparable con las unidades muestrales tomadas en 1970 (San José *et al.* 1978), ya que una unidad muestral de 3 hectáreas arrojaría resultados tres veces mayores que no serían comparables. Las hectáreas sintéticas de los años sucesivos fueron proyectadas dentro del plano de ordenamiento como individuos suplementarios.

Tabla 1  
Frecuencia relativa de *Trachypogon plumosus*, *Axonopus canescens* e *Hyparrhenia rufa*, y número de especies muestreadas en la parcela protegida desde 1961

Especie	1962	1969	1977	1983	1986	1991	1998	2000	2004	2009
<i>Trachypogon plumosus</i>	0,57	0,49	0,24	0,14	0,22	0,26	0,30	0,30	0,30	0,34
<i>Axonopus canescens</i>	0,16	0,25	0,44	0,33	0,38	0,29	0,25	0,21	0,10	0,07
<i>Hyparrhenia rufa</i>	0,00	0,00	0,07	0,24	0,30	0,40	0,36	0,42	0,48	0,46
Núm. Esp.	11	22	18	18	12	12	16	8	12	14

## Resultados

### El estrato herbáceo

Los análisis de la vegetación de la Estación, que Vareschi llamó «Chaparral Llano» (Vareschi 1962), se iniciaron con el estudio descriptivo de Blydenstein, pero los primeros resultados cuantitativos se obtuvieron en la parcela permanente situada en el sector norte de la Estación. Blydenstein (1963) encontró 11 especies en un estrato herbáceo dominado por *T. plumosus*, con *A. canescens* como segunda especie más importante. Velásquez (1965), en el norte de la Estación, detectó dos asociaciones vegetales, *sensu* Braun-Blanquet, también dominadas por *T. plumosus*, con 33 especies herbáceas en un área mínima de 100 m<sup>2</sup>: el *Trachypogonetum arenosum* y el *Trachypogonetum bulbostylosum* (Velásquez, 1965). Monasterio & Sarmiento (1968), en su análisis de toda la Estación, confirmaron la existencia de las dos comunidades dominadas por las dos especies de *Trachypogon*, así como las sabanas normal y de arrecife. En 1969, en un análisis de la parcela permanente, San José & Fariñas (1971) encontraron 22 especies herbáceas con las mismas dominantes, pero 5 especies herbáceas listadas en 1962 no estuvieron presentes en la nueva muestra. La Tabla 1 presenta la frecuencia relativa de *T. plumosus*, *A. canescens* e *H. rufa*, las especies más importantes del estrato herbáceo, así como el número de especies herbáceas encontradas en las muestras de las diferentes fechas. La Figura 1 muestra las variaciones de la frecuencia relativa de las especies más importantes en la parcela protegida durante el período de estudio. En 1962 *T. plumosus* es la especie dominante, y va perdiendo importancia numérica hasta 1983, cuando se revierte esa tendencia; *A. canescens* pasa de una frecuencia relativa baja a ser la es-

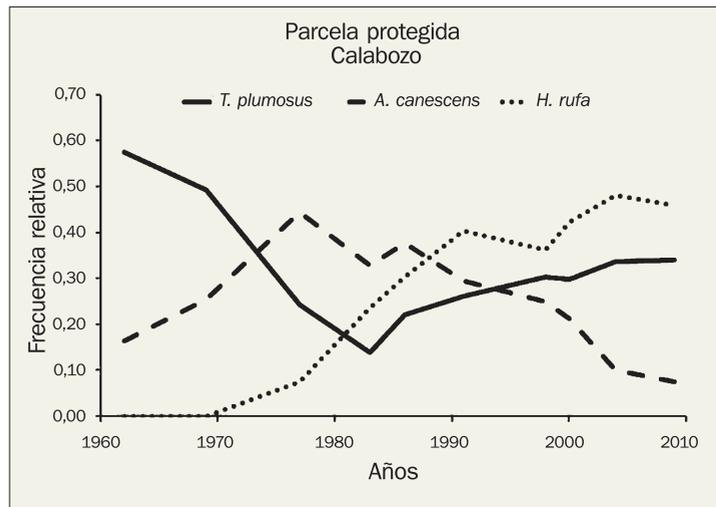


Figura 1. Cambios en las frecuencias relativas de aparición de *Trachypogon plumosus*, *Axonopus canescens* e *Hyparrhenia rufa*, las especies más importantes de la parcela de sabana protegida en 1961. Se observa el cambio de dominancia del estrato herbáceo.

Tabla 2  
**Lista de especies arbóreas, con sus densidades correspondientes, número total de tallos y número de especies en la parcela protegida desde 1961.**

(Identificaciones actualizadas mediante la *Flora vascular de los Llanos de Venezuela* (Duno de Stefano R, Aymard G & O Huber (Eds.) 2007)

Especie	1962	1969	1977	1983	1986	2008
<i>Curatella americana</i> L.	95	172	414	1.869	2.648	1.663
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	125	145	323	540	550	261
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	58	60	73	136	139	257
<i>Cassia moschata</i> Kunth	3	4	5	14	16	10
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng	0	41	311	1.610	1.777	387
<i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.	0	4	30	786	902	144
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0	4	24	30	35	71
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	0	2	5	10	16	1
<i>Genipa americana</i> L. var. <i>caruto</i> (Kunth) K. Schum.	0	16	21	86	90	41
<i>Guettarda divaricata</i> (R. & S.) Standl.	0	2	69	126	275	24
<i>Cordia sagotii</i> I.M. Johnston	0	7	223	966	962	45
<i>Conarus venezuelanus</i> Baill.	0	0	2	8	46	1
<i>Copaifera officinalis</i> (Jacq.) L.	0	0	3	27	45	0
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0	0	3	127	221	5
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	0	0	83	487	544	1
<i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E. Moore	0	0	2	2	2	1
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.	0	0	0	922	935	10
<i>Tabebuia ochracea</i> subsp. <i>heterotricha</i> (A.DC.) A. H. Gentry	0	0	0	1	1	0
<i>Jacaranda obtusifolia</i> Bonpl.	0	0	0	42	55	9
<i>Vochysia venezuelana</i> Stafleu	0	0	0	10	10	1
<i>Pterocarpus acapulcensis</i> Rose	0	0	0	41	44	1
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	0	0	0	9	9	2
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	0	0	0	1	22	0
<i>Xylosma benthamii</i> (Tul.) Tr. & Planch.	0	0	0	9	9	0
<i>Vitex schomburgkiana</i> Schauer	0	0	0	0	0	1
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	0	0	0	0	0	1
Número de tallos	281	457	1.591	7.859	9.353	2.937
Número de especies	4	11	16	24	24	22

pecie dominante en 1977, luego comienza a perder importancia hasta la última muestra; *H. rufa* aparece en la parcela en 1977, se hace dominante en 1991 y no ha dejado de aumentar su frecuencia.

En 1987 Sánchez había encontrado 3 comunidades dominadas por *A. canescens* y 1 dominada por *H. rufa*, mientras que Moreno (2001) encontró 6 tipos de comunidades en el estrato herbáceo: 4 dominadas por especies de *Trachypogon* y 2 dominadas por *H. rufa*. En efecto, en la rama correspondiente a las comunidades de *Trachypogon* spp., esta autora encontró una comunidad de sabana de *T. plumosus* y *A. canescens*, la sabana normal de Velásquez (1965); una comunidad de sabana dominada por *T. plumosus*, pero con abundancia de *Bulbostylis* spp., la sabana de arrecife de Velásquez, una comunidad de sabana dominada por *T. plumosus*, pero con *A. canescens* y *H. rufa* en igual proporción. Estas son localidades transicionales que van camino a convertirse en sabanas dominadas por *H. rufa*. Finalmente, una comunidad dominada por *T. vestitus* y *A. canescens*, pero con la presencia de *H. rufa*, se encontró localizada al sur de la Estación. En la rama correspondiente a las sabanas dominadas por *H. rufa*, Moreno (2001) encuentra dos comunidades, una situada al

norte de la Estación con *H. rufa* y *T. plumosus*, y otra al sur con *H. rufa* y *T. vestitus*.

## El estrato arbóreo

El número de tallos de especies arbóreas presentes en la parcela permanente en 1962, cuando se quemaba anualmente, era de 281 distribuidos entre 4 especies (Blydenstein 1963), y 24 años después de iniciada la protección, en 1986, se alcanzó un máximo de 9.353 tallos repartidos entre 24 especies (San José & Fariñas 1991). En 2008, 17 años después del gran incendio y una protección menos estricta, el censo arrojó un número de tallos de 2.937, 110 árboles muertos en pie y el número de especies reducido a 22. La Tabla 2 presenta la lista de especies arbóreas y su densidad en las diferentes fechas, y la Figura 2 presenta la variación del número total de tallos de especies arbóreas.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 190 hectáreas (Figura 3) mostró, a lo largo del primer eje, un gradiente de densidad arbórea, la transición desde UM (unidades muestrales) tomadas en hectáreas con pocos árboles hasta UM tomadas en parcelas con muchos árboles. A lo largo del segundo eje, el análisis mostró un cambio entre UM con árboles de bosque y las UM con árboles que crecen principalmente aislados en medio de la sabana. La correlación de las variables, en este caso la densidad de las especies arbóreas, con los ejes de ordenamiento, muestra el aumento de la densidad de tallos de todas las especies en el sentido derecha-izquierda, un efecto de cantidad. El segundo eje separa las especies de árboles de sabana de las especies de árboles de bosque, un efecto de calidad. Las hectáreas promedio, correspondientes a los censos de 1962, 1969, 1977, 1983 y 1986, proyectadas como individuos suplementarios en el plano de ordenamiento, siguen una tra-

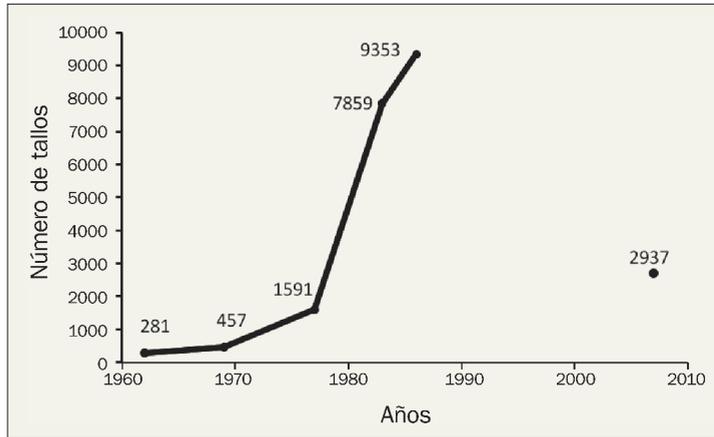


Figura 2. Crecimiento del número de tallos arbóreos en la parcela permanente establecida por Blydenstein. En los primeros 25 años el crecimiento fue evidentemente exponencial.

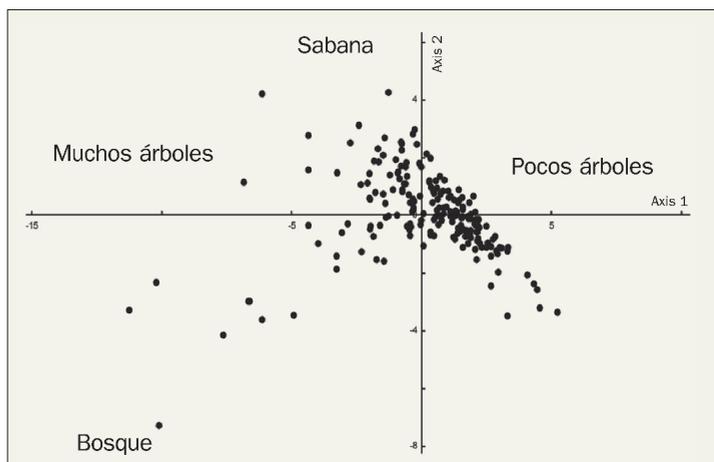


Figura 3. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la composición del estrato arbóreo de 190 ha de la Estación Biológica de los Llanos. El primer eje señala un gradiente de densidad arbórea y el segundo eje indica el cambio de parcelas de sabana hacia parcelas de bosque.

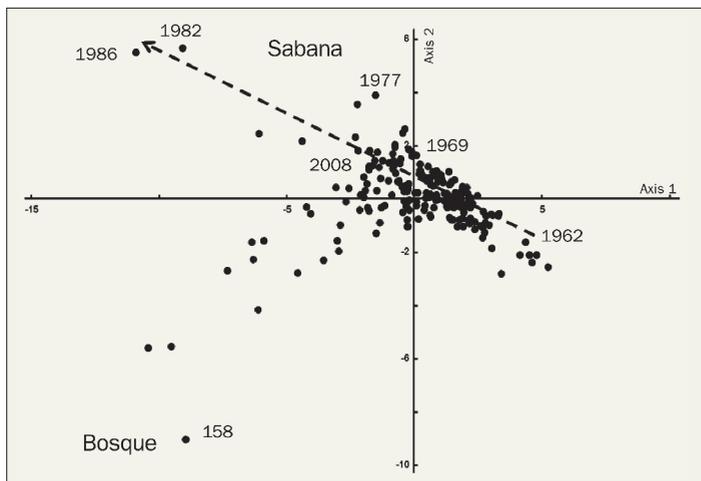


Figura N° 4. Proyección de los censos de 1962, 1969, 1977, 1983, 1986 y 2008, de la parcela protegida en el primer plano de ordenamiento del ACP. Los censos de años sucesivos siguen una trayectoria ascendente, indicando el aumento del número de tallos, pero alejándose de la parcela de bosque.

vectoria ascendente de derecha a izquierda, que indica el aumento en el número de árboles en el tiempo, pero en dirección divergente a la parcela de bosque deciduo, UM N° 158, indicando que su composición no está cambiando en esa dirección, por lo menos en los años de observación. La UM promedio, correspondiente al censo de 2008, 17 años después del gran incendio, retrocedió a la altura del censo de 1977 y se colocó un poco por debajo de aquel, pero siempre en la zona de sabana (Figura 4).

## Discusión

La exclusión del fuego de la Estación produjo cambios importantes, pero la exclusión simultánea del pastoreo por el ganado pudiera enmascarar algunos resultados, dado que el ganado afecta el proceso de forestación de sabanas (Archer 1994). Los cambios observados en la parcela protegida no fueron solamente cuantitativos, ya que algunas especies desaparecieron o se volvieron raras al eliminarse el fuego, y otras fueron apareciendo en ambos estratos. El número inicial de especies herbáceas se duplicó en los primeros 8 años, y el de especies arbóreas casi se triplicó, sugiriendo que la protección fue realmente efectiva. Treinta años después, y todavía bajo protección, el número de especies herbáceas había caído prácticamente a la mitad, y después del gran incendio, ese número aumentó y se mantuvo oscilando en torno a 12 durante los próximos 18 años. Un rasgo muy importante de este proceso fue el cambio de dominancia del estrato herbáceo. En efecto, al principio (1962-1969), la sabana era dominada por *T. plumosus*, pero luego en ausencia de fuego (1977-1986) ocurre la inversión de dominancia del estrato al pasar *A. canescens* a ser la especie más importante numéricamente. A partir de 1991, *H. rufa*, que apareció dentro de la parcela en 1977, pasa a ser la especie dominante.

Igualmente, en el primer censo de árboles (1962) se encontraron solamente 4 especies, y 21 años después se había alcanzado un máximo de 24 especies que se mantuvo hasta 1986. En 2008, 22 años después del gran incendio, censamos 22 especies. Por otro lado, el número inicial de tallos fue de 281, y en 1986, después de haber crecido exponencialmente por 25 años, ese número se había multiplicado por 33. Veintidós años después del gran incendio el número de tallos de árboles se había reducido a un tercio. Indudablemente, el fuego había comenzado a actuar nuevamente destruyendo árboles adultos y rebrotes.

Los años de protección permitieron la invasión del estrato herbáceo por parte de los árboles, en especial de los dispersados por el viento, como *Cochlospermum viti-*

*folium* (Willd.) Spreng. y *Godmania macrocarpa* (Benth.) Hemsl. (nombre actualizado *G. aesculifolia* (Kunth) Standl). Además, árboles de bosque como *Cassia moschata* Kunth, *Connarus venezuelanus* Baill. y *Vochysia venezuelana* Stafleu, crecieron aislados en medio del estrato herbáceo. Indudablemente, la ausencia de fuego permitió que especies sensibles crecieran en medio del estrato herbáceo. Así por ejemplo, en el censo de 1962, cuando se quemaba anualmente, *C. vitifolium* y *G. aesculifolia* estaban ausentes de la parcela permanente (Blydenstein 1963), pero en el siguiente censo ya estaban presentes en medio del estrato herbáceo y dentro de grupos de árboles denominados localmente «matas» (San José & Fariñas 1971). En los Llanos de Barinas, en sabanas expuestas al fuego, estas especies sensibles al fuego estuvieron presentes solamente dentro de las matas (Farji & Silva 1995), mientras que hoy en día son muy abundantes en la sabana de Calabozo a pesar del regreso del fuego.

El incremento de tallos del estrato arbóreo permitió que la sabana de la Estación se convirtiera en un sumidero de carbono. San José *et al.* (1998) estimaron que la sabana quemada contenía un total de 401 g C m<sup>-2</sup>, mientras que el bosque decíduo existente dentro de la Estación contendría un total de 9.215 g C m<sup>-2</sup>. En 25 años de protección, el aumento del número de tallos en la parcela protegida se tradujo en 626 g C m<sup>-2</sup>, pero de haberse convertido la sabana en un bosque similar al presente dentro de la Estación, se habría alcanzado una cantidad de carbono como la del bosque; es decir, unos 9.000 g C m<sup>-2</sup>. En conjunto, la vegetación de la parcela protegida alcanzó una concentración de carbono de 1.060 g C m<sup>-2</sup> después de 25 años de protección, lo que la sitúa relativamente lejos del nivel del bosque decíduo. San José *et al.* (1998) estimaron en 51 años el tiempo que tardaría la parcela protegida en acumular una cantidad de carbono similar a la del bosque. De acuerdo con esto, 30 años de protección no fueron suficientes para generar un bosque, lo que explicaría por qué, a pesar del importante aumento de tallos, las parcelas promedio de los sucesivos años de muestreo no se aproximaron estructuralmente a la parcela de bosque.

No sabemos cómo disminuyó el número de tallos después de interrumpida la protección contra la quema, pero en el cerrado brasileño, en un experimento de quema programada de una parcela protegida por 25 años, la tasa de mortalidad de árboles en la primera quema fue de 7,2 %, y después de la segunda, dos años más tarde, alcanzó el 19,1 % (Silva *et al.* 1996).

En otro experimento para analizar el efecto de la temporada de quema en una parcela protegida por 18 años, se encontraron tasas de mortalidad entre 13 % y 15,5 % (Sato & Miranda 1996). En Calabozo hoy todavía se encuentran árboles muertos en pie y restos semicarbonizados, pero lo interesante es la presencia de árboles altos de fuste recto, por haber crecido en ausencia de fuego, y que por su tamaño ya han escapado a la «trampa del fuego», que consiste en la quema reiterada de los rebrotes anuales, lo que los mantiene reprimidos (Hoffmann *et al.* 2009; Grady & Hoffmann 2012).

La composición del estrato leñoso de la parcela permanente nunca llegó a aproximarse a la del bosque, y en la actualidad, con la sabana nuevamente expuesta al fuego, no ha regresado a su composición y estructura iniciales. Aparentemente, hay una cierta resistencia de la masa leñosa, o el nuevo régimen de quemadas no ha sido tan intenso como el original; o hay algún otro factor, además del fuego, que está interviniendo. En efecto, Silva *et al.* (2001), mediante fotos aéreas de 1960 y 1977, confirmaron que la cobertura arbórea había aumentado dentro de la Esta-

ción, lo que había sido atribuido a la exclusión del fuego, pero notaron que en los alrededores de la Estación, donde no había ningún tipo de protección, la cobertura arbórea también había aumentado, y en algunos casos en una proporción mayor que dentro de la Estación, lo que ponía en duda el efecto exclusivo del fuego. Hallazgos semejantes fueron realizados por Daugét & Ménaut (1992) en Costa de Marfil, por Jacklyn (2000) y Banfai & Bowman (2005) en Australia, y por Hudak & Wessman (2001) en Sur África. Thielen (2003), comparando fotografías aéreas, encontró también un aumento de la cobertura arbórea en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, cercano a la Estación, donde no existe ninguna clase de protección contra el fuego. Este autor atribuyó el aumento a una redistribución interanual de las precipitaciones, que resultaría en un mejoramiento de las condiciones en entrada de lluvias y en la estación lluviosa propiamente, «[...] tornándose estas estaciones de una condición inicial relativamente más seca (1922-1940) a una sensiblemente más húmeda (1941-1997)».

El aumento de cobertura leñosa pudiera ser el resultado de un proceso muy antiguo (Archer *et al.* 1995; Polley *et al.* 1996a; Archer *et al.* 2001); y de acuerdo con Kgope *et al.* (2010), sería atribuible al incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, acelerado por la actividad humana. Esta concentración se habría duplicado desde el último máximo glacial, y pudiera duplicarse de nuevo hacia finales de este siglo. Con relación a esto, Higgins & Scheiter (2012) apuntan que aunque algunas sabanas africanas se convertirían en bosque hacia finales del siglo, esos cambios pudieran ser locales y dificultados por las temperaturas muy altas. Kgope *et al.* (2010), en experimentos de invernadero realizados con dos leñosas y una gramínea de la sabana africana, encontraron que *Acacia karroo* y *Acacia nilotica* aumentaron su crecimiento y su capacidad de rebrote en atmósferas enriquecidas en CO<sub>2</sub>, mientras que la gramínea *Themeda triandra* respondió muy poco al aumento de la concentración de carbono atmosférico. Los autores señalan; sin embargo, la necesidad de realizar un mayor número de estudios de campo. En una compilación bibliográfica que incluyó 156 especies, Poorter (1993) encontró que el aumento de crecimiento promedio en atmósfera enriquecida en carbono fue de 37 %, y que el estímulo fue mayor en plantas C<sub>3</sub> que en plantas C<sub>4</sub> (41 % en C<sub>3</sub> vs. 22 % en C<sub>4</sub>), y que las plantas C<sub>3</sub> fijadoras simbióticas de nitrógeno eran las que mejor respondían. El autor señala también que las dicotiledóneas respondían mejor que las monocotiledóneas, lo que apunta a que la atmósfera enriquecida favorecería a los árboles de la sabana. Norby *et al.* (1999) y Ainsworth & Long (2005), comparando experimentos de invernadero con experimentos de campo en cámaras abiertas, concluyen que los resultados de estos últimos confirman los encontrados en vivero. Polley (1997) señala que los árboles (C<sub>3</sub>) son los que más responden al enriquecimiento en carbono, mientras que las plantas C<sub>4</sub> muestran muy poca respuesta. Igual conclusión alcanzaron Ainsworth & Long (2005) después de revisar 15 años de experimentos.

Una de las consecuencias del cambio climático sería una disminución de las tasas de transpiración a medida que incrementa la concentración de CO<sub>2</sub>, y al mismo tiempo, el aumento de la fotosíntesis y el crecimiento de algunas plantas (Polley *et al.* 1997), lo que se traduciría en una mayor disponibilidad de agua en el suelo. Plántulas de *Prosopis glandulosa* en atmósfera enriquecida en CO<sub>2</sub> aumentaron el porcentaje de supervivencia, gracias a que la concentración elevada de CO<sub>2</sub> permi-

tió disminuir la conductancia estomática y mejorar la eficiencia en el uso del agua (Polley *et al.* 1996b, 1999). Por otro lado, Hoffmann *et al.* (2000) muestran que en *Kielmeyera coriacea*, árbol del cerrado brasileño, el aumento de la concentración de carbono atmosférico incrementa la concentración de carbohidratos no estructurales, dándole una mayor capacidad y velocidad de rebrote, que le permite escapar a la «trampa del fuego» (Wigley *et al.* 2009; Grady & Hoffmann 2012). Efectivamente, una elevada velocidad de crecimiento de los rebrotes es una de las maneras de escapar a la trampa del fuego y crecer hasta una altura segura (Gignoux *et al.* 1997; Grady & Hoffmann 2012; Wakeling *et al.* 2011). Norby *et al.* (2010) señalan que una disponibilidad limitada de nitrógeno pudiera reducir el efecto del aumento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, situación que se aplicaría en nuestras sabanas a las especies incapaces de obtener nitrógeno por simbiosis.

Aunque no se puede afirmar de manera definitiva, parecería que el enriquecimiento de CO<sub>2</sub> de la atmósfera es uno de los principales factores que están impulsando el incremento de los árboles de la sabana, aun con la presencia del fuego; lo que unido al mejoramiento de las condiciones pluviométricas en las sabanas de los Llanos Centrales explicaría el incremento del número de tallos arbóreos. Es interesante observar que, según Thielen (2003), en los Llanos el período 1979-1997 sería más húmedo que el promedio, y que es a partir de 1977 cuando se observa el arranque del crecimiento exponencial del número de tallos en la parcela de Blydenstein. Sin embargo, el aumento de humedad redundaría también en un aumento de la producción del estrato herbáceo, lo que se traduciría en mayor biomasa seca en la época seca y una mayor masa combustible que produciría incendios más intensos, lo cual iría en sentido contrario al aumento del número de tallos.

En lo que respecta al estrato herbáceo, la ausencia de fuego permitió la acumulación en pie de la materia orgánica no quemada, lo que parece haber alterado la relación entre *T. plumosus* y *A. canescens*. La capacidad competitiva de *T. plumosus* parece haber disminuido frente a la de *A. canescens*, permitiéndole a esta última constituirse en la especie dominante del estrato. En efecto, *T. plumosus* parecería ser una especie de reproducción predominantemente vegetativa y de capacidad reproductiva sexual menor que la de *A. canescens*, ya que el número de espiguillas con cariopsis y el número de plántulas de *T. plumosus* observadas es bajo (Silva & Ataroff 1985; Suárez & Baruch 1994). En ausencia de fuego, el crecimiento de ambas especies parece ser limitado por la fitomasa marcescente acumulada después de la protección, como sucede con otras especies «pirófilas» (Coutinho 1982; Gillon 1983; Ménaut & César 1982). Pero en el caso de *A. canescens*, la producción de un número mayor de propágulos y la producción de plántulas con posibilidades de supervivencia en ausencia de fuego (Silva & Ataroff 1985) parecerían asegurar su dominancia en condiciones de protección, como fue observado desde 1977. Aparentemente, el fuego modifica o enmascara las relaciones de competencia entre las especies del estrato herbáceo, y las diferencias que pudieran producirse año tras año desaparecerían cada vez que el estrato se quema, impidiendo la incorporación de cambios en la estructura comunitaria debidos a la competencia interespecífica, lo que produciría un equilibrio dinámico (Fariñas & San José 1985). Por otro lado, es necesario señalar que la inversión de la dominancia del estrato herbáceo no es función única del tiempo de protección, pues en los sitios donde aflora la coraza laterítica o hay acumulaciones de cantos rodados, *T. plumosus* continúa siendo la especie dominante.

Una complicación adicional fue la aparición de la gramínea africana *H. rufa*, especie que ha estado invadiendo la Estación desde finales de los años 60, pero en ausencia de fuego, contrariamente a lo señalado por Daubenmire (1972) para Costa Rica. Esta gramínea africana es una planta  $C_4$  al igual que las gramíneas nativas, pero tiene características de planta invasora: presenta mayor tasa fotosintética que las nativas (Baruch *et al.* 1985), una mayor eficiencia en el uso del agua y de los nutrientes (Bilbao & Medina 1990; Baruch & Fernández 1993), una mayor proporción de asimilados dirigidos a las hojas y mayor tolerancia a la defoliación (Simoes & Baruch 1991; Baruch & Bilbao 1999) y un mayor potencial de germinación (Rincón 1977; Pieters & Baruch 1997). Todo esto le da a *H. rufa* un alto potencial competitivo y en amplios sectores de la Estación ha desplazado las gramíneas nativas, en especial en el nivel geomorfológico tres, donde existen los mejores suelos de la Estación (Moreno 2001). En los lugares de suelo superficial, nivel geomorfológico uno, *H. rufa* es incapaz de competir con las especies nativas (Pieters & Baruch 1997). Muy interesante es la respuesta de la gramínea africana al aumento de  $CO_2$  atmosférico. Baruch & Jackson (2005), comparando *T. plumosus* con *H. rufa* y *Melinis minutiflora*, encontraron que el  $CO_2$  elevado aumenta el poder competitivo de las gramíneas africanas de varias maneras. Por un lado, incrementa la germinación y el tamaño de las semillas, y por otro incrementa la tasa relativa de crecimiento de las plántulas de las gramíneas invasoras ( $0,58 \text{ g g}^{-1} \text{ semana}^{-1}$  vs  $0,25 \text{ g g}^{-1} \text{ semana}^{-1}$ ), ventaja que se mantiene en las plantas adultas. Estos autores concluyen que la superioridad de las gramíneas invasoras bajo atmósfera elevada de  $CO_2$  favorecería su invasión a las sabanas. En una parcela vecina a la protegida, nivel geomorfológico tres, la frecuencia relativa de *H. rufa* pasó de  $0,295 \pm 0,11$  a  $0,975 \pm 0,022$  en solamente 8 años, produciendo una sabana más cerrada y el doble de alto que la sabana de *Trachypogon* original.

Queda ahora la pregunta ¿Cómo será la respuesta de los árboles comparada con la de las gramíneas africanas frente al aumento de concentración de  $CO_2$ ?

## Conclusión

Los resultados mostrados permiten concluir que la forestación de la sabana de la Estación no fue generada solamente por la supresión del fuego, y que a pesar del notable aumento del número de tallos, la composición del estrato arbóreo nunca se acercó a la del bosque, como lo muestra la trayectoria de la parcela protegida en el primer plano de ordenamiento del ACP, ya que, aunque esta parcela aumentó en número de tallos y de especies, solamente una pequeña fracción correspondió a árboles de bosque. Es muy posible que esta forestación haya sido impulsada, además de la exclusión del fuego y el aumento en las precipitaciones, por el enriquecimiento en  $CO_2$  de la atmósfera, que favorecería los árboles ( $C_3$ ) en detrimento de las gramíneas ( $C_4$ ), y en especial después de haber disminuido la protección contra el fuego, ya que los árboles tendrían mayor capacidad de respuesta para escapar de la trampa de fuego.

La supresión del fuego afectó las características competitivas de las gramíneas nativas dominantes, ya que los cambios acumulativos logrados por competencia se eliminarían por acción del fuego, y una vez excluido éste, la existencia de una biomasa marcescente en pie favorecería a *A. canescens*, que pasó a ser dominante

por varios años antes de que *H. rufa* lo desplazara. La ausencia de *H. rufa* del nivel geomorfológico uno, aun después del período de protección, confirma la incapacidad de la gramínea africana de penetrar en los lugares de suelo esquelético (Pieters & Baruch 1997).

El retorno del fuego puso «las cosas en orden», permitiéndole a *T. plumosus* retomar su posición de especie dominante del estrato herbáceo en los lugares donde *H. rufa* no ha llegado todavía, ya que en lugares de suelo esquelético *T. plumosus* nunca dejó de ser dominante.

Finalmente, parece evidente que 30 años de protección no fueron suficientes para permitir la implantación del bosque, sobre todo en lugares de suelo profundo y con mayor humedad, ya que dudamos que en lugares de acumulación de cantos rodados o donde aflora la coraza laterítica se pudiera implantar un bosque. Ni 17 años de quema han sido suficientes para regresar la parcela permanente a la condición que tenía en 1962, cuando se quemaba continuamente.

## Bibliografía

- Ainsworth EA & SP Long (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *New Phytologist* 165:351-372.
- Archer S (1994) Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. En: Vavra M, Laycock W & R Pieper (Eds.) *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*. Society for Range Management. Denver. Pp. 13-68.
- Archer S, Schimel D & E Holland (1995) Mechanism of shrubland expansion: land use, climate or CO<sub>2</sub>. *Climatic Change* 29:91-99.
- Archer S, TW Boutton & KA Hibbard (2001) Trees in grasslands: Biogeochemical consequences of woody plant expansion. En: Schultze ED, Harrison SP, Heimann M, Holland EA, Lloyd J, Prentice IC & SD Schimel (Eds.) *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. Academic Press. San Diego. Pp. 115-137.
- Aristeguieta L (1966) Flórlula de la Estación Biológica de Los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 110:228-307.
- Banfai D & DJ Bowman (2005) Dynamics of a savanna-forest mosaic in the Australian monsoon tropics inferred from stand structures and historical aerial photography. *Australian Journal of Botany* 53:185-194.
- Baruch Z, Ludlow MM & R Davis (1985) Photosynthetic responses of native and introduced C<sub>4</sub> grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67:388-393.
- Baruch Z & DS Fernández (1993) Water relations of native and introduced C<sub>4</sub> grasses in a neotropical savanna. *Oecologia* 96:179-185.
- Baruch Z & B Bilbao (1999) Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C<sub>4</sub> grasses in Neotropical savannas. *Oecologia* 119:510-520.
- Baruch Z & RB Jackson (2005) Responses of tropical native and invader C<sub>4</sub> grasses to water stress, clipping and increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Oecologia* 145:522-532.
- Bilbao B & E Medina (1990) Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. *Journal of Biogeography* 17:421-425.

- Blydenstein J (1961) La vegetación de la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 100:208–212.
- Blydenstein J (1962) La sabana de *Trahypogon* del Alto Llano. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 102:139–206.
- Blydenstein J (1963) Cambios de la vegetación después de la protección contra el fuego. II. Análisis de una parcela de la Estación Biológica después de un año sin quemar. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 103:239–244.
- Cottam G & JT Curtis (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451–460.
- Coutinho LM (1982) Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag, Berlin. Pp 273–291.
- Daubenmire R (1972) Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Nees) in derived savanna in North-Western Costa Rica. *Journal of Applied Ecology* 9:11–23.
- Daugét JM & JC Ménaut (1992) Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savanna boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Candollea* 47:621–630.
- Duno de Stefano R, Aymard G & O Huber (Eds) (2007) *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela*. FUDENA–Fundación Empresas Polar–FIBV. Caracas. 738 pp.
- Eden MJ (1967) The effect of changing fire conditions on the vegetation of the Estación Biológica de los Llanos, Calabozo. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:104–113.
- Fariñas MR & JJ San José (1978) Análisis de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo. La vegetación herbácea. *V Congreso Venezolano de Botánica*. Barquisimeto, Venezuela. 98 pp.
- Fariñas MR & JJ San José (1985) Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y el pastoreo durante 23 años. Calabozo, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 36:199–200.
- Fariñas MR & JJ San José (1987) Efectos de la supresión del fuego y el pastoreo sobre la composición de una sabana de *Trachypogon* en los Llanos del Orinoco. En: San José JJ & R Montes (Eds.) *La Capacidad Bioproductiva de las Sabanas*. Ciet-Unesco–MAB–IVIC–USB–IUPC. Caracas. Pp. 513–545.
- Farji A & JF Silva (1995) Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651–669.
- Gignoux J, Clobert J & JC Ménaut (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110:576–583.
- Gillon D (1983) The fire problem in tropical savannas. En: Bourlière F (Ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 617–641.
- González V (1967) Efecto del fuego sobre la reproducción de algunas plantas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:70–103.
- Grady JM & WA Hoffmann (2012) Caught in a fire trap: Recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology* 93:2052–2060.
- Higgins SI & S Scheiter (2012) Atmospheric CO<sub>2</sub> forces abrupt vegetation shifts locally, but not globally. *Nature* 488:209–212 doi:10.1038/nature11238. Consultado 12-10-2012.
- Hoffmann WA, Bazzaz FA, Chatterton NJ, Harrison PA & RB Jackson (2000) Elevated CO<sub>2</sub> enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312–317.

- Hoffmann WA, Adsame R, Haridasan M, Carvalho MT, Gaiger EL, Pereira MA, Gotsh SG & A Franco (2009) Tree topkills, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90:1326-1337.
- Hudack AT & CA Wessman (2001) Textural analysis of high resolution imagery to quantify bush encroachment in Madikwe Game Reserve, South Africa, 1955-1996. *International Journal of Remote Sensing* 22:2731-2740.
- Jacklyn P (2000) Tropical savannas: not what they used to be. Savanna Links. <http://savanna.ntu.edu.au>. Issue 14:8-11. Consultado el 18-07-2012.
- Kgope BS, Bond WJ & GF Midgley (2010) Growth responses of African savanna trees implicate atmospheric [CO<sub>2</sub>] as a driver of past and current changes in savanna tree cover. *Austral Ecology* 35:451-463.
- Lasser T & V Vareschi (1957) La vegetación de los Médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 87:223-272.
- Lasser T & V Vareschi (1959) La vegetación del lago de Guanoco. *Acta Biologica Venezuelica* 2:407-452.
- López D, Roa P & I Ramírez (1971) Estudios en un sedimento ferruginoso llamado localmente «ripio». *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 129:27-49.
- Ménaut JC & J César (1982) The structure and dynamics of a West African savanna. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag. Berlin. Pp. 8-100.
- Monasterio M & G Sarmiento (1968) Análisis Ecológico y Fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 113:477-524.
- Moreno H (2001) *Diversidad y estructura fractal del estrato herbáceo de la sabana de Trachypogon de la Estación Biológica de los Llanos. Calabozo, estado Guárico. Venezuela*. Tesis de Maestría. PET-ICAE. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 117 pp.
- Norby RJ, Wullschlegler SD, Gunderson CA, Johnson DW & R Ceulemans (1999) Tree response to rising CO<sub>2</sub> in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment* 22:683-714.
- Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, Medlyn BE & RE McMurtrie (2010) CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *PNAS* 107:19368-19373. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1006463107](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1006463107). Consultado el 08-8-2012.
- Pieters A & Z Baruch (1997) Soil depth and fertility effects on biomass and nutrient allocation in jaraguagrass. *Journal of Range Management* 50:268-273.
- Polley HW (1997) Implications of rising atmospheric carbon dioxide concentration for rangelands. *Journal of Range Management* 50:561-577.
- Polley HW, Johnson HB, Mayeux HS & CR Tischler (1996a) Are some of the recent changes in grassland communities a response to rising CO<sub>2</sub> concentrations? En: Körner Ch & FA Bazzaz (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations and Communities*. Academic Press. San Diego. Pp. 177-196.
- Polley HW, Johnson HB, Mayeux HS, Tischler CR & DA Brown (1996b) Carbon dioxide enrichment improves growth, water relations and survival of droughted mesquite (*Prosopis glandulosa*) seedlings. *Tree Physiology* 16:817-823.
- Polley HW, Mayeux HS, Johnson HB & CR Tischler (1997) Viewpoint: Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil water, and shrub/grass ratios on rangelands. *Journal of Range Managements* 50:278-284.

- Polley HW, Tischler CR, Johnson HB & RE Pennington (1999) Growth, water relations, and survival of drought-exposed seedlings from six maternal families of honey mesquite (*Prosopis glandulosa*): responses to CO<sub>2</sub> enrichment. *Tree Physiology* 19:359-366.
- Poorter H (1993) Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration. *Vegetatio* 104-105:77-97.
- Rincón N (1977) *Fenología y eficacia de la reproducción de una gramínea africana y tres gramíneas nativas en las sabanas de Barinas*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 75 pp.
- Sánchez PV (1987) Clasificación y ordenación de la vegetación de la comunidad herbácea de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 44:114-122.
- San José JJ & MR Fariñas (1971) Estudios 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 de Ciencias Naturales* 119-120:136-147.
- San José JJ & MR Fariñas (1983) Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64:447-453.
- San José JJ & MR Fariñas (1991) Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica* 12:237-247.
- San José JJ & Fariñas MR & J Ravinovich (1978) Análisis cuantitativo de la vegetación arbórea de la Estación Biológica de los Llanos. I. Mapas de disposición, frecuencia y densidad. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120:136-147.
- San José JJ & J García-Miragaya (1979) Contenido de nutrientes en el suelo y la fitomasa de comunidades de la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 136:113-122.
- San José JJ, Montes, R & MR Fariñas (1998) Carbon stocks and fluxes in a temporal scaling from a savanna to a semi-deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 105:251-262.
- Santamaría F & A Bonazzi (1963) Factores edáficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerofítico en el Alto Llano de Venezuela. El arrecife. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 106:9-17.
- Sato MN & HS Miranda (1996) Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidas a diferentes regimes de quema. En: Miranda H, Sato N & H de Souza (Eds.) *Impacto de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Universidade de Brasilia, Brasilia. Pp. 101-111.
- Silva GT, Sato MN & HS Miranda (1996) Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetido a queimadas prescritas. En: Miranda H, Sato N & H de Souza (Eds.) *Impacto de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Universidade de Brasilia, Brasilia. Pp. 93-101.
- Silva JF & M Ataroff (1985) Phenology, seed crops and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Oecologia Plantarum* 6:41-51.
- Silva JF, Zambrano A & MR Fariñas (2001) Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28:977-983.
- Simoës M & Z Baruch (1991) Responses to simulated herbivory and water stress in two C<sub>4</sub> grasses. *Oecologia* 88:173-180.
- Suárez N & Z Baruch (1994) Viabilidad y germinación de *Trachypogon plumosus* (Poaceae). *Ecotropicos* 7:37-40.

- Thielen D (2003) *Tendencias de la precipitación y la dinámica espacial y temporal de las leñosas en una sabana estacional del neotrópico*. Tesis Doctoral en Ecología Tropical. ICAE, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 230 pp.
- Vareschi V (1960a) La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y su tarea. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 17-28.
- Vareschi V (1960b) Efecto del viento en los Llanos, en la época de sequía. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 29-38.
- Vareschi V (1960c) Observación sobre la transpiración de árboles llaneros en época de sequía. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 39-45.
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico en los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 101:9-31.
- Vareschi V & O Huber (1971) La radiación solar y las estaciones anuales de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120:50-135.
- Velásquez J (1965) Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Edo. Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26:59-101.
- Wakeling JL, Starver C & WJ Bond (2011) Simply the best: the transition of savanna sapling to trees. *Oikos* 120:1448-1451.
- Wigley BJ, Cramer MD & WJ Bond (2009) Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilisation of carbon reserves in *Acacia karroo*. *Plant Ecology* 203:1-11.
- Williams WT & JM Lambert (1959) Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. *Journal of Ecology* 47:83-101.