

LA CAPACIDAD BIOPRODUCTIVA DE SABANAS

J. J. SAN JOSE

R. MONTES

EDITORES

Este volúmen es parte de los trabajos presentados en en Symposium Internacional sobre la "CAPACIDAD BIOPRODUCTIVA DE SABANAS" , celebrado en Caracas, 1985, bajo los auspicios del Centro Internacional de Ecología Tropical (UNESCO/CIET), Programa del Hombre y la Biosfera - (UNESCO/MAB), Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Universidad Simón Bolívar (U.S.B.) - e Instituto Universitario Pedagógico de Caracas (I.U.P.C.)

CENTRO INTERNACIONAL DE ECOLOGIA TROPICAL

Caracas , VENEZUELA

1987

EFFECTOS DE LA SUPRESION DEL FUEGO Y EL PASTOREO
SOBRE LA COMPOSICION DE UNA SABANA DE TRACHYPOGON EN LOS
LLANOS DEL ORINOCO

Mario Fariñas (1) y J.J. San José (2)
(1) Postgrado en Ecología Tropical,
U.L.A., Mérida, Z.P. 5101
(2) Centro de Ecología, IVIC, Apdo.21827
Caracas, 1010-A.
VENEZUELA.

RESUMEN

Se analizaron los cambios temporales, en la densidad y composición específica de una sabana de Trachypogon de los Llanos del Orinoco, en una parcela protegida del fuego y el pastoreo desde 1961. Esta sabana presenta una cubierta herbácea, principalmente de Trachypogon y Axonopus spp., con árboles aislados y dispuestos en bosquetes.

Los resultados indican que en el estrato arbóreo ocurrieron cambios cuantitativos en el número de especies, cuando se registraron 29 especies en el censo de 1983, comparado con 4 especies en el de 1961. En el estrato herbáceo los cambios cuantitativos en la composición específica, fueron asociados a cambios cualitativos, cuando además de la duplicación en el número de especies que ocurrió comparativamente, entre 1961 y 1969, se determinó que cinco especies de la muestra de 1961 no se registraron en 1969 y 16 especies de las presentes en 1969, no se encontraron en 1961.

Además es importante señalar que, durante el período de observación (1961-1983), se registró una inversión de la dominancia del estrato herbáceo al disminuir la importancia, de Trachypogon plumosus y aumentar simultáneamente la de Axonopus canescens. Actualmente la estructura específica de la matriz herbácea es condicionada por la competencia entre las gramíneas nativas y gramíneas exóticas invasoras.

La fisonomía de la parcela protegida ha venido cambiando progresivamente hacia una comunidad leñosa más densa con veinte y cinco veces más árboles en el censo de 1983 y un estrato herbáceo que está siendo invadido por Hyparrenia rufa.

INTRODUCCION

El fuego es sin duda uno de los factores ecológicos de mayor efecto sobre la sabana tropical, ya que éste influye notablemente sobre la composición florística y la estructura de la vegetación (San José & Fariñas, 1983). Esta influencia es particularmente acentuada en las sabanas estacionales donde el volumen de las precipitaciones es suficiente para producir una cantidad abundante de materia orgánica combustible (Walter, 1969; Spillion, 1983; Frost, 1985). La influencia del fuego, sobre la sabana, parece determinar que muchas de las plantas de la sabana sean consideradas como pirófitas (Walter, 1969; Sarmiento & Monasterio, 1975; Coutinho, 1982; Guillon, 1983; Sarmiento, 1983), y el gran número de adaptaciones señaladas parecen indicar que han debido estar sometidas a un régimen muy antiguo de fuegos recurrentes. Coutinho (1982), por ejemplo, señala que el fuego es necesario para iniciar el proceso

de floración en plantas del cerrado brasileño.

En la actualidad, el fuego es usado por el hombre como un instrumento de manejo, que le permite obtener pastos tiernos y alimenticios, en plena época seca; ya que el fuego no solamente aumenta la producción de biomasa (Blydenstein, 1963a; San José & Medina, 1975, 1976), sino que parece estimular la extracción de nutrientes del suelo; Medina, Mendoza & Montes (1977) encontraron retoños de plantas quemadas, con mayor contenido nutricional que en plantas cortadas experimentalmente.

Dada la gran influencia del fuego sobre la sabana tropical, muchos autores (ver revisión de San José et al., 1978) consideran que ésta no es sino un producto del fuego y algunas hasta parecen ser derivadas de otras sabanas (Budowski, 1956; Blydenstein, 1967; Vareschi, 1962, 1969; Menaut, 1977; Coutinho, 1982; Lacey et al., 1982). Por lo tanto, se predice que la supresión de los fuegos recurrentes daría lugar a un proceso de sucesión, que conduciría la sabana hacia un bosque. Esta hipótesis se basa en hechos tales como: a) que en algunos lugares, la destrucción del bosque conduce a la instalación de una vegetación con fisonomía de sabana, b) que existen mosaicos sabana-bosque, c) que la precipitación es suficiente para sustentar un bosque. Además, en experimentos de protección se ha encontrado que sabanas pueden regenerar a una vegetación boscosa (Vuattoux, 1970, 1975; Menaut, 1977, 1981; Coutinho, 1982; Huntley, 1982; Lacey et al., 1982; Menaut & Cesar, 1982). En tal sentido el fuego es considerado como parte integrante de la sabana (Blydenstein, 1962; Sarmiento & Monasterio, 1975; Guillon, 1982; Sarmiento 1983, 1984), y se conoce que en condiciones

naturales ocurren fuegos, aunque no con la frecuencia de los provocados por el hombre.

Es necesario señalar que, en los experimentos con exclusiones, se suprime simultáneamente el efecto del fuego y el pastoreo; y si bien es cierto que el fuego es uno de los factores ecológicos más importantes de la sabana, el pastoreo es un factor que también influye sobre la estructura y la composición del estrato herbáceo de la sabana de diferentes maneras. Así, se considera que un pastoreo moderado y equilibrado mantiene a un estrato herbáceo productivo y diverso (Singh et al., 1985), mientras que el "sobre pastoreo" en ciertas sabanas, puede producir un efecto semejante al de la supresión del fuego, haciendo posible el aumento del número de arbustos y de árboles (Bucher, 1982; Lacey et al., 1982; Huntley, 1982; Bille, 1985; Singh et al., 1985). Por otra parte, la falta de pastoreo o el "subpastoreo" puede producir una disminución de la productividad y de la diversidad (Singh et al., op.cit), causada por la biomasa remanente no consumida, tal como sucede con plantas pirófitas al no quemarse (Trollope, 1982; Menaut & Cesar, 1982; Walker, 1985).

En el presente trabajo, se analizan los cambios cuantitativos ocurridos en la vegetación de una parcela permanente cubierta por una sabana de *Trachypogon* protegida del fuego y del pastoreo desde 1961.

MATERIALES Y METODOS

1. Area de estudio

La Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales fundó, en 1960, a la Estación Biológica de los Llanos, en Calabozo, Venezuela (8°

56°N, 67°25'W). Uno de los principales objetivos de dicha Estación era proteger del fuego a un área de la sabana de *Trachypogon* (*Blydenstein*, 1962), para seguir su evolución hacia el "bosque original" (*Bonazzi*, 1960; *Vareschi*, 1960).

La vegetación del área, donde se estableció la Estación Biológica, está caracterizada por un mosaico que comprende: 1) pastizales dominados por gramíneas de los géneros *Trachypogon* y *Axonopus*, 2) grupos de árboles, creciendo juntos (denominados localmente "matas"), y 3) sabanas arboladas donde los elementos leñosos crecen aislados en medio del pastizal. Las matas pueden ser de dos tipos, uno generalmente de poco diámetro, constituido por árboles perennifolios, de los que crecen aislados en el pastizal, y otro de mayor diámetro constituido por parches de bosque decíduo, donde también pueden crecer los árboles perennifolios. Los suelos de la Estación son ácidos (pH 4,5-5,30) y muy pobres en nutrientes (*Monasterio & Sarmiento*, 1968; *San José & García Miragaya*, 1979).

El estrato herbáceo de la vegetación de la Estación presenta dos grandes unidades florísticas principales, una dominada por *Trachypogon vestitus* al sur de ésta, y otra por *Trachypogon plumosus* al norte; en ambas, los elementos leñosos más importantes de la sabana son: *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgilioides* (*Blydenstein*, 1962; *Velazquez*, 1965; *Monasterio & Sarmiento*, 1968).

2. Análisis cuantitativo de la vegetación

Se estableció una parcela permanente (3ha) de "sabana parque" en la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, Venezuela

(Blydenstein, 1962), y se identificó con las coordenadas A7A8-D7D8 según la red de cuadrados permanentes. Se analizaron los cambios ocurridos en la estructura de la vegetación en 1969 (San José & Fariñas, 1971), 1977 (San José & Fariñas, 1983) y 1983, en comparación con 1961.

Así se muestreó el estrato herbáceo utilizando el método de los cuatro cuadrantes centrados (Cottam & Curtis, 1956) mediante 67 puntos dispuestos al azar, de acuerdo al trabajo original de Blydenstein, puesto que los resultados obtenidos, por el método empleado, dependen en parte del tamaño de la muestra. Los resultados se expresaron mediante la Densidad Relativa y la Dominancia Relativa de las especies, ya que la Frecuencia Relativa calculada, usando ese método, no es una medida correcta, al no existir una unidad definida de muestreo. Se estudió el estrato arbóreo enumerando todos los individuos de las especies presentes en 1969, 1977 y 1983. El origen de los individuos arbóreos no se pudo definir; por lo tanto su individualidad es desconocida y nos referiremos a individuos en el sentido de "tallos censados".

Se estimó la diversidad del estrato herbáceo usando el índice de Simpson, por tratarse de una muestra con un tamaño prefijado; y se expresó esta diversidad como su complemento (1-C). Este complemento del índice de Simpson, estima la probabilidad de extraer dos individuos de diferentes especies usando el mismo método de muestreo. Se calculó la diversidad del estrato arbóreo usando el índice de Brouillín, puesto que se trató de una población.

RESULTADOS

1. Estrato Arbóreo

En 1961, al iniciar Blydenstein (1962) las observaciones, las especies arbóreas presentes en la parcela eran: Curatella americana, Byrsonima crassifolia, Bowdichia virgilioides y Cassia moschata (Tabla 1). Esta última especie, en número de tres individuos que crecían en las matas, y las otras dos presentes en ambas unidades.

En el período de 22 años de observaciones, el número de especies arbóreas presentes en la parcela, aumentó de 4, en 1962, (Blydenstein, 1963b) a 29, en 1983; mientras que el número de tallos aislados en el pastizal, aumentó de 50, en 1962, a 4380, en 1983; al mismo tiempo el número de tallos, en las matas, pasó de 231, en 1962, a 2703, en 1983. La figura 1A representa la variación del número de tallos presentes en el pastizal y en matas entre los censos de 1962 y 1983. El proceso observado fue evidentemente exponencial, y el número aumentó asintóticamente después de 1977. Si analizamos el comportamiento de las seis especies más importantes del estrato arbóreo, encontramos los siguientes resultados: el número de individuos censados de Curatella americana, en las matas y en el pastizal, aumentó lentamente hasta 1977, y luego presentó el patrón exponencial observado en el conjunto de las especies. Cochlospermum vitifolium, una especie que ocurre también en bosques deciduos, fue censada por primera vez en 1969 y su número de individuos aumentó lentamente hasta 1977, cuando ocurrió un rápido incremento exponencialmente con un mayor número de individuos presente en el pastizal. Los individuos de Byrsonima crassifolia aumentaron lentamente en el pastizal y en la mata, aunque su número fué mayor en el pastizal; el número de Bowdichia virgilioides aumentó muy lentamente en las matas pero disminuyó en el pastizal de 23 a 18

Tabla 1. Número de tallos de las especies arbóreas presentes en una sabana de Trachypogon, protegida en 1961, por Blydenstein (1963b).

ESPECIE	Solitarios	En matas
<i>Bordichia virgilioides</i>	23	36
<i>Bursera crassifolia</i>	14	111
<i>Curatella americana</i>	13	82
<i>Cassia moschata</i>	0	3
TOTAL	50	232

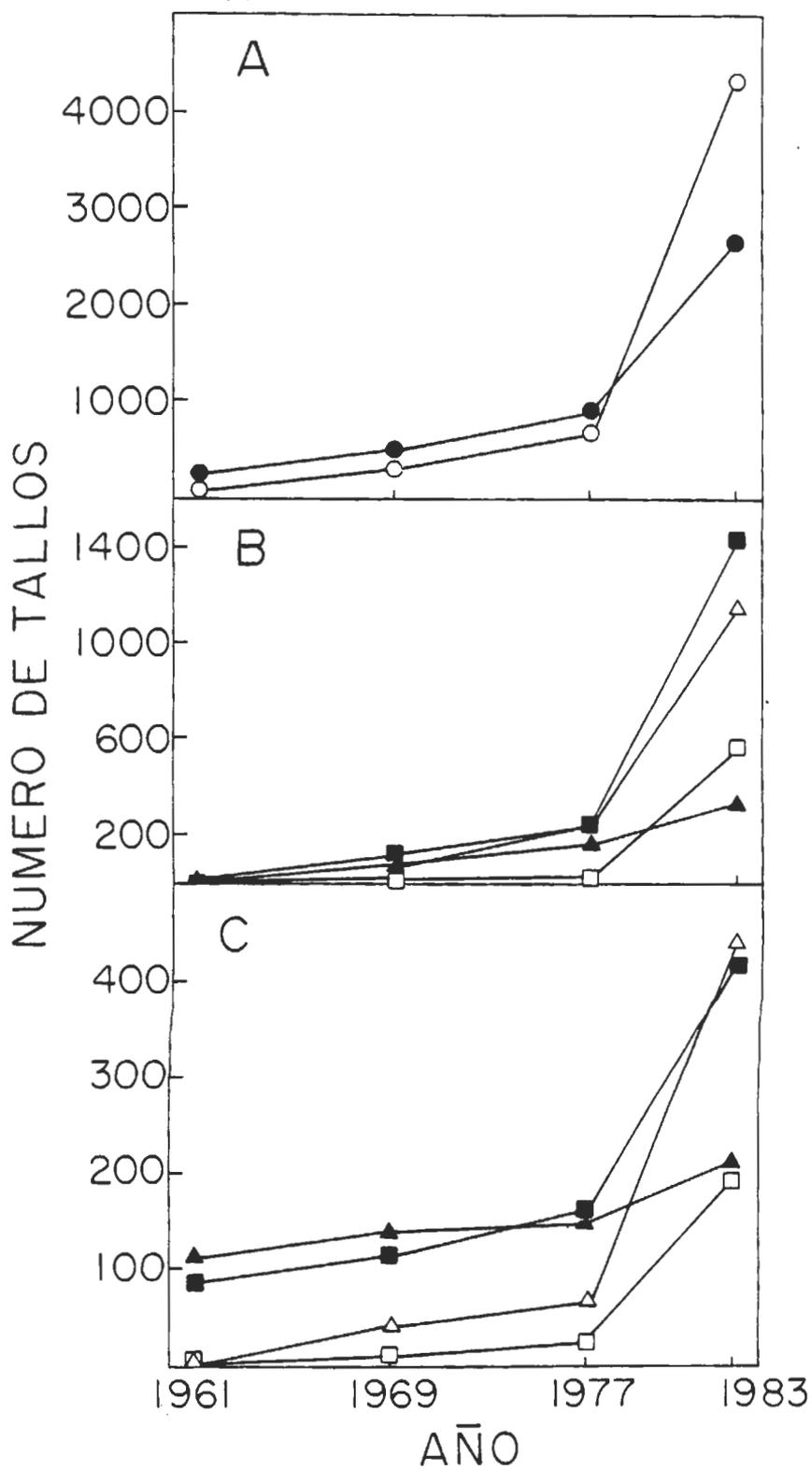


Figura 1A. Cambios en el número de tallos de las especies arbóreas presentes en pastizal (0) y en bosque (•) de una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

Figura 1B y 1C: Cambios en el número de tallos de las especies arbóreas: C. americana (■), C. vitifolium (▲), G. macrocarpa (□) y B. crassifolia (▲) presentes en el pastizal (B) y en bosque (C) de una sabana de Trachypogon, protegida desde 1961.

individuos entre 1961 y 1977, y en 1983, su número fue de 84; Goodmania macrocarpa, una especie también de bosques deciduos, fue censada por primera vez en las matas durante el muestreo de 1969 y su número aumentó lentamente hasta 1977, cuando también aumentó exponencialmente; esta especie fue censada en el pastizal solamente después de 1977, cuando se registraron 6 individuos y 588 individuos en 1983. Finalmente, Cassia moschata, especie de bosque deciduo, fue censada solamente en las matas entre 1962 y 1983 (3 y 9 individuos, respectivamente), y solamente apareció en el pastizal en el censo de 1983. Especial interés reviste el censo de 1983 debido a la presencia en el pastizal de especies tales como: Cassia moschata, Genipa caruto, Platymiscium pinnatum, Guettarda elliptica, Casearia decandra, Machaerium pseudoacutifolium, Copaifera officinalis, Tabebuia spp, Chomelia espinosa, Connarus venezuelensis, Jacaranda obtusifolia, Vochisia venezolana, Pterocarpus podocarpus, Annona jahnii y Xylosma pallidifolium; las cuales aparentemente no se encuentran fuera del ámbito de las matas. La figura 1B presenta las variaciones de la densidad de tallos de C. americana, C. vitifolium, G. macrocarpa y B. crassifolia en el pastizal de la parcela de Blydenstein. La figura 1C presenta las variaciones de la densidad de tallos de estas mismas especies en las matas. Una lista de las especies arbóreas presentes en la parcela estudiada se presenta en la tabla 2.

2. Estrato herbáceo

En la muestra de 1962 (Blydenstein, 1963b) las especies herbáceas más importantes eran: Trachypogon plumosus (57.7%), Axonopus canescens (16.4%) y Bulbostylis capillaris (8.2%) (Tabla 3).

Tabla 2. Cambios en el número de tallos de las especies presentes en el estrato arbóreo de una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

ESPECIE	1962	1969	1977	1983
<i>Byrsonima crassifolia</i>	125(1)	230	323	540
<i>Curatella americana</i>	95	231	414	1869
<i>Bowdichia virgilioides</i>	58	60	73	136
<i>Cassia moschata</i>	3	4	5	14
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0	105	311	1614
<i>Cordia hirta</i>	0	64	223	966
<i>Genipa caruto</i>	0	24	21	86
<i>Guettarda elliptica</i>	0	20	69	126
<i>Godmania macrocarpa</i>	0	14	30	786
<i>Platimiscium pinnatum</i>	0	5	5	10
<i>Casearia decandra</i>	0	1	2	487
<i>Machaerium pseudoacutifolium</i>	0	0	4	300
<i>Copaifera officinalis</i>	0	0	3	27
<i>Jacaranda obtusifolia</i>	0	0	0	42
<i>Pterocarpus podocarpus</i>	0	0	0	41
<i>Vochisia venezuelana</i>	0	0	0	10
<i>Fagara caribea</i>	0	0	0	9
<i>Xylosma pallidifolium</i>	0	0	0	9
<i>Connarus venezuelensis</i>	0	0	0	8
<i>Xylopia aromatica</i>	0	0	0	1
<i>Hymenea courbaril</i>	0	0	0	1
<i>Tabebuia blakeana</i>	0	0	0	1
<i>Casearia hirsuta</i>	0	0	24	?
<i>Bactris</i> sp.	0	1	2	?
TOTAL	281	797	1619	7083

Tabla 3. Presencias, densidad relativa y dominancia relativa de especies del estrato herbáceo de una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

ESPECIES	Presencias N ^o	Densidad Relativa	Dominancia Relativa
<i>Trachypogon plumosus</i>	154	57,5	74,3
<i>Axonopus canescens</i>	44	16,4	17,8
<i>Bylbotstylis capillaris</i>	22	8,2	5,6
<i>Borreria ocimoides</i>	14	-	-
<i>Andropogon brevifolius</i>	13	-	-
<i>Pectis carthusianorum</i>	9	-	-
<i>Euphorbia thymifolia</i>	6	-	-
<i>Borreria capitata</i>	2	-	-
<i>Cuphea micrantha</i>	2	-	-
<i>Cassia hispidula</i>	1	-	-
<i>Dichromena ciliata</i>	1	-	-
TOTAL	268	100%	100%

Densidad y dominancia relativas calculadas para individuos con más de 20 presencias.

Luego al transcurrir el período total de observaciones (1962-1983), la importancia relativa de Andropogon hirtiflorus e Hyparrhenia rufa (tabla 4), fue considerable. El número de presencias de T. plumosus disminuyó desde 1962 mientras que el de A. canescens aumentó entre 1962 y 1977, cuando se registró una inversión de la dominancia del estrato al disminuir la importancia de T. plumosus, y A. canescens fue la especie dominante del estrato. Entre 1977 y 1983, la importancia relativa de A. canescens disminuyó, pero continuó siendo la especie dominante. La importancia relativa de H. rufa, que aparece por primera vez en la muestra en 1977, aumentó en 1983 cuando su dominancia la ubica en segundo lugar de la lista, antes de T. plumosus. La especie de B. capillaris fue importante en 1962, pero posteriormente fue relativamente rara. A. hirtiflorus que también apareció por primera vez en la muestra en 1977 y perdió importancia para 1983.

En la figura 2A se presentan las variaciones de la Densidad Relativa de T. plumosus, A. canescens y H. rufa. Se observa como T. plumosus era la especie más abundante en 1962 y 1969, luego en 1977 la densidad relativa de A. canescens aumentó por encima de T. plumosus y apareció en la muestra H. rufa con una dominancia cercana al 10%. En 1983, A. canescens es todavía la especie más abundante, pero su importancia relativa disminuyó y H. rufa fue más abundante que T. plumosus. Para este mismo año 1983, H. rufa se observó creciendo en las interfaces de muchas matas en lugar de las especies que típicamente ocupan esa interface, tales como gramíneas del género Paspalum.

La Dominancia Relativa de T. plumosus (Fig. 2B) disminuyó desde 1962, mientras que la de A. canescens aumentó entre 1962 y

Tabla 4. Cambio en el Valor de Importancia de especies del estrato herbáceo de una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

ESPECIE	1962	1969	1977	1983
<i>Trachypogon plumosus</i>	154	132	65	37
<i>Axonopus canescens</i>	44	68	119	88
<i>Bulbostylis capillaris</i>	22	1	0	2
<i>Andropogon brevifolius</i>	13	6	4	5
<i>Borreria suaveolens</i>	2	1	3	3
<i>Euphorbia thymifolia</i>	6	1	0	0
<i>Borreria ocimoides</i>	14	0	0	0
<i>Cassia hispidula</i>	1	0	0	0
<i>Cuphea micrantha</i>	2	0	0	0
<i>Dichromena ciliata</i>	1	0	0	0
<i>Pectis carthusianorum</i>	9	0	0	0
<i>Eragrostis maipurensis</i>	0	8	1	0
<i>Paspalum multicaule</i>	0	4	4	3
<i>Andropogon angustatus</i>	0	5	0	1
<i>Hyptis suaveolens</i>	0	3	5	8
<i>Sebastiania corniculata</i>	0	1	2	2
<i>Desmodium barbatum</i>	0	2	1	2
<i>Diodia teres</i>	0	1	2	5
<i>Byllostylis conifera</i>	0	6	3	3
<i>Sida rhombifolia</i>	0	3	0	0
<i>Rhynchospora</i> spp.	0	2	0	0
<i>Anonopus purpusii</i>	0	7	0	0

Continuación Tabla 4.

ESPECIE	1962	1969	1977	1983
<i>Hackelochloa granularis</i>	0	1	0	0
<i>Indigofera asperifolia</i>	0	1	1	0
<i>Sida linifolia</i>	0	4	6	0
<i>Galactia jussiaenna</i>	0	1	1	0
<i>Cassia bauhiniaefolia</i>	0	1	1	0
<i>Cordia curassaviaca</i>	0	0	2	0
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0	0	1	2
<i>Hyparrhenia rufo</i>	0	0	20	63
<i>Andropogon hirtiflorus</i>	0	0	28	24
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	0	0	0	9
<i>Borreria aff. latifolia</i>	0	0	0	7
<i>Godmania macrocarpa</i>	0	0	0	1
<i>Amazonia campestris</i>	0	0	0	1
<i>Calopogonium mucunoides</i>	0	0	0	1

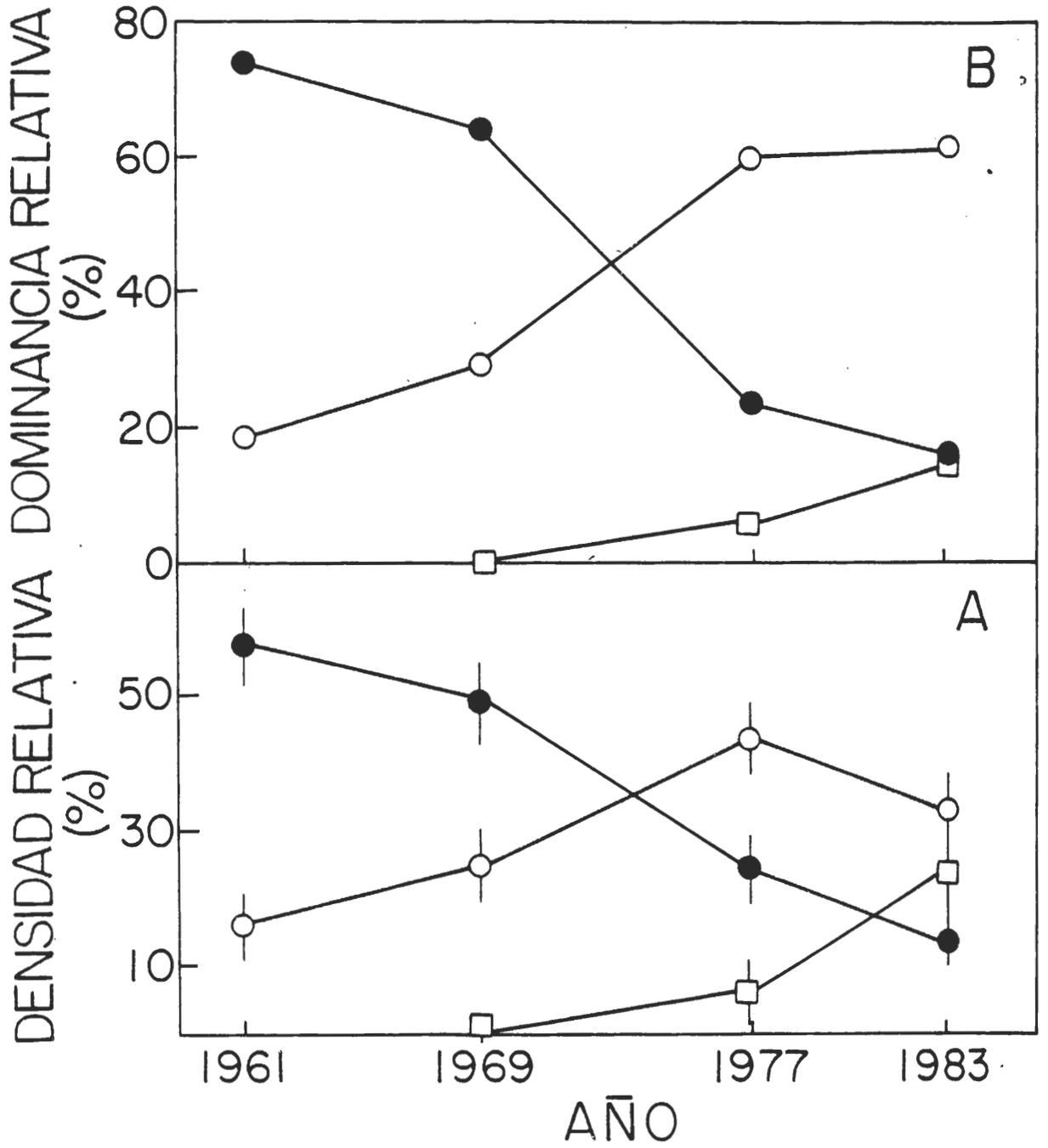


Figura 2. Cambios en la Densidad Relativa (A) y Dominancia Relativa (B) de T. plumosus (•), A. canescens (0) y H. rufa (◻) en un pastizal de una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

1977, para posteriormente mantenerse estable. La Dominancia Relativa en H. rufa, aumentó desde su aparición en la muestra en 1977. Se observó una inversión en la dominancia de las especies del estrato entre 1969 y 1977.

Las distancias medias "punto-planta" estimadas en 1962, 1969, 1977 y 1983 fueron: 10,2; 15,8; 16,1 y 10,3 cm, respectivamente, lo que equivaldría a densidades de 96; 40; 39 y 94 plantas /m², respectivamente. Las distancias medias estimadas en 1969, 1977 y 1983 fueron diferentes estadísticamente ($F_{(2,801)}=26,1$; $P < 0.001$) y los valores correspondientes a 1969 y 1977 fueron ambos significativamente diferentes de los correspondientes a 1983, pero no fueron diferentes entre sí (método F, Sokal & Rohlf, 1981). Esto indica que en los últimos seis años ha habido una disminución de la distancia media entre las plantas, lo que resulta en una menor cantidad de espacio libre entre las plantas del estrato herbáceo, que pudiera reflejarse en una mayor competencia.

Si consideramos cada muestra del estrato herbáceo como el resultado de extraer 268 individuos de una población infinita multinomial, la Densidad Relativa puede realmente considerarse como una Frecuencia Relativa, lo que nos permitiría analizar (estadísticamente) los cambios en la densidad de las especies. Para tal fin, dividimos cada muestra en tres fracciones, una que comprende la proporción de presencias de T. plumosus, otra que comprende la proporción de A. canescens y otra que comprende la proporción del resto de las especies. Las proporciones correspondientes a 1961 son: 0.575 para T. plumosus; 0.165 para A. canescens y 0.260 para otras especies, que corresponderían a las proporciones características de la parcela bajo régimen de quemas anuales. Las proporcio

nes obtenidas en 1969, 1977 y 1983 se compararon a las de 1962, (prueba G, Sokal & Rohlf, 1981) bajo la hipótesis nula de que la su presión de la quema no afecta la estructura específica de la comunidad. Las proporciones estimadas en las muestras sucesivas, presentaron todas diferencias significativas con las de 1962, y éstas diferencias se hicieron cada vez mayores a medida que transcurría el tiempo (tabla 5), lo que muestra que efectivamente han habido cambios en las proporciones de las especies al suprimirse las quemadas, y que éstos se han acentuado en función del tiempo.

3. Diversidad

La diversidad específica del estrato herbáceo (tabla 6) aumentó inicialmente y se mantuvo prácticamente estable desde 1969, mientras que la del estrato arbóreo aumentó a través del tiempo de observación. La diversidad de ambos estratos también aumentó a lo largo del tiempo, según los índices calculados.

DISCUSION

Los resultados indican que el aumento del número de especies del estrato arbóreo representa un cambio cuantitativo; sin embargo, la duplicación del número de especies en el estrato herbáceo, observado entre 1962 y 1969 (San José & Fariñas, 1971), reflejó además un cambio cualitativo de la composición florística del estrato cuando 5 especies de las obtenidas en la muestra de 1962, no fueron detectadas en 1969, y 16 especies de las presentes en la muestra de 1969 no se registraron en 1962. Una lista de las especies presentes en las muestras del estrato herbáceo se recopila en la tabla 4.

Tabla 5. Cambios en la presencia de T. plumosus (Tp.) y A. canescens (Ac.), en una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

AÑO	Tp.	Ac.	Otras	Total	G	g.l.
1962	154	44	70	268		
1969	132	68	68	268	14,51	2
1977	65	118	85	268	154,29	2
1983	37	88	143	268	222,20	2
TOTAL	234	274	296	804	285,05	2

G = prueba G (Sokal & Rohlf, 1981).

$$\chi^2(0.05) = 5.99$$

Tabla 6. Cambios en la diversidad de especies en una sabana de Trachypogon protegida desde 1961.

AÑO	Estrato arbóreo		Estrato herbáceo	
	H	N ² de especies	1-c	N ² de especies
1962	3,572	4	0,632	11
1969	6,096	13	0,691	22
1977	6,483	16	0,732	19
1982-83	8,034	25	0,809	20

H = Índice de Brouillin

1-c = probabilidad de encontrar dos individuos de diferentes especies cuando se observan, 268 presencias, mediante el método de los cuatro cuadrantes centrados.

El cambio en el número de especies presentes en las muestras de 1962 y 1969 del estrato herbáceo, está asociado a: 1) un aumento en la diversidad 2) una ligera disminución de la importancia de T. plumosus, la especie dominante originalmente, y 3) un ligero aumento en la importancia de A. canescens, la especie subdominante. Estas variaciones ocurrieron durante los primeros ocho años de observaciones.

La disminución de la frecuencia de los fuegos aparentemente favoreció el crecimiento en diámetro de las plantas de las especies dominantes del estrato herbáceo y, consecuentemente, produjo una disminución de la distancia media punto-planta. A pesar del aumento de su cobertura basal, la importancia relativa de T. plumosus disminuyó y la de A. canescens aumentó; sin embargo, T. plumosus continuó siendo la especie dominante. Eden (1967) comparó una muestra de un sitio protegido por cuatro años, ubicado en el norte de la Estación Biológica, con los resultados de Blydenstein (1963b), y encontró el mismo comportamiento en las especies dominantes, y aunque sus resultados no son estrictamente comparables a los nuestros (debido a diferencias en la ubicación), muestran la misma tendencia descrita.

Después de 1969, el número de especies arbóreas y el número de individuos de éstas, continuó aumentando lentamente, y la tendencia a disminuir de T. plumosus y a aumentar A. canescens que habíamos detectado en 1969, se acentuó definitivamente, produciéndose así la inversión en la dominancia específica del estrato herbáceo (Fariñas & San José, 1985). Este cambio, que es el más evidente en ese estrato, sugiere que en ausencia de fuegos recurrentes, la competencia entre ambas especies herbáceas se pone

de manifiesto, y que en éstas condiciones la capacidad competitiva de T. plumosus disminuyó frente a A. canescens. Aparentemente el fuego interfiere y/o enmascara la competencia entre las especies del estrato herbáceo, impidiendo cambios en la estructura de la comunidad debidos a la competencia específica. Así, las quemas anuales determinarían el inicio del crecimiento de la fitomasa epigea de la comunidad en forma cíclica, y en esta forma, se mantendría un equilibrio dinámico. Indudablemente que este mecanismo hipotético de equilibrio no es tan simple y determinístico, porque como sabemos, las quemas no tienen la misma intensidad todos los años, ya que dependen, entre otros factores, de la materia orgánica acumulada y la disposición espacial de la quema; de manera que algunos años quedan parches sin quemar y parches quemados, mientras que otros, la quema es total. Estos dos últimos factores hacen que se produzcan variaciones interanuales que pueden llegar a ser muy importantes. Además, es necesario señalar que la inversión de la dominancia del estrato herbáceo no es una función única del tiempo de protección, pues en los sitios donde aflora la coraza laterítica o donde la plintita es superficial, T. plumosus continúa siendo la especie dominante.

La capacidad competitiva diferencial, observada en las especies del estrato herbáceo de la sabana de *Trachypogon*, podría estar asociada con el comportamiento reproductivo de las gramíneas del pastizal. Así, T. plumosus parece ser una especie de reproducción esencialmente vegetativa y con capacidad reproductiva sexual menor que A. canescens (Silva 1983; Silva & Ataroff, 1985). El crecimiento de ambas especies, T. plumosus y A. canescens, parece ser limitado por la fitomasa marcescente acumulada

después de la protección, como sucede con otras especies de sabanas (Coutinho,1982; Guillon,1982; Menaut & Cesar,1982), pero en el caso de A. canescens, la producción de un número mayor de propágulos y la producción de plántulas con posibilidades de sobrevivencia en la ausencia de fuego (Castro,1986; Castro & Silva, 1986) parecerían asegurar su dominancia en condiciones de protección.

En el período entre 1977 y 1982, la vegetación arbórea parece alcanzar el número crítico de individuos necesarios para una reproducción masiva y un aumento exponencial del número de individuos. Resultados similares han sido señalados por Vuattoux - (1970,1976) para una serie de parcelas protegidas, desde 1962, en Costa de Marfil (Africa). Sin embargo, es necesario señalar que cuando se analiza la Estación en conjunto, se observa que la coraza laterítica superficial limita la invasión total de los árboles. En el mismo período entre 1977 y 1983, el estrato herbáceo es dominado por A. canescens, pero H. rufa surge como una especie altamente competitiva con importancia relativa cercana a la de la especie dominante: A. canescens (Fariñas & San José,1985). Así, H. rufa es una especie importante para el estrato herbáceo y para el proceso de cambio que se opera en él, pues podría esperarse que después de 1977, A. canescens continuaría siendo la especie dominante por un período de tiempo relativamente largo; sin embargo, la gramínea africana parece que desplazará a A. canescens en un tiempo relativamente corto. En este punto es necesario señalar que en otra parcela, establecida en 1969 para estudiar la invasión de H. rufa, se calculó su importancia específica y se encontró por debajo de la de T. plumosus y por encima de

la de A. canescens; luego en 1977, H. rufa era la dominante absoluta y las dos gramíneas nativas no se registraron en la muestra. Así, la probabilidad de extraer dos individuos de especies diferentes (complemento del índice de Simpson) pasó de 0,50 en 1969 a 0,05 en 1977. Este comportamiento de H. rufa permitiría predecir que en un tiempo, relativamente corto, el estrato herbáceo de la parcela de Blydenstein, y quizás el de la Estación Biológica, sería totalmente invadido por la gramínea africana; sin embargo, cuando se contrastan los suelos donde la gramínea africana forma parches monoespecíficos con los suelos donde está ausente, se observa que en el último caso existe una coraza laterítica o plintítica cercana a la superficie. Esta situación indica la capacidad de H. rufa para desplazar a las gramíneas nativas es aparentemente modulada por las condiciones del suelo. Esto último refleja los resultados de Baruch et al. (1985), quienes encontraron que H. rufa presenta un intercambio gaseoso más eficiente que T. plumosus bajo condiciones óptimas de irrigación y fertilización.

La invasión de H. rufa a la parcela protegida de la Estación Biológica, podría estar relacionada con la partición de recursos en el clima de sabanas. Así, H. rufa desarrolla su máxima área foliar al final de la temporada de lluvias, cuando el follaje de otras gramíneas se encuentra en senescencia (Rincón, 1977; Gallardo de M., 1983); de esta manera el agua del suelo estaría disponible para la especie. Además, H. rufa produce una alta cantidad de propágulos con un peso cincuenta por ciento menor que los de T. plumosus (Rincón, 1977), y la dispersión ocurre durante la temporada seca cuando teóricamente, las condiciones serían más favorables que las que ocurren durante la temporada de lluvia cuando

do sucede la dispersión de las gramíneas nativas (Silva, 1983; Silva & Ataroff, 1985).

Cambios similares en la vegetación del Cerrado, debido a la invasión de gramíneas, han sido reportados por Coutinho (1982). Así, en Emas, la vegetación de una parcela de Cerrado protegida, fue invadida por vegetación boscosa, y en el transcurso del proceso, las gramíneas nativas fueron desplazadas por Melinis minutiflora, una gramínea africana. En otro experimento similar, realizado en Paracopeba, las gramíneas nativas fueron desplazadas por H. rufa. Actualmente en Venezuela, H. rufa invade las sabanas de baja altitud y M. minutiflora lo hace en sabanas laderas. En muchos casos esta invasión es favorecida por el hombre, que utiliza los pastos africanos para sustituir los pastos nativos; sin embargo, en la Estación Biológica de los Llanos, H. rufa ha venido invadiendo la sabana protegida sin ser cultivada y contrariamente a lo señalado para Costa Rica por Daubenmire (1972), la ausencia de fuego no ha inhibido su floración y más bien parece haber favorecido su expansión.

La fisonomía de la parcela protegida ha cambiado tras el aumento de la densidad de árboles, que produjo un incremento de la cobertura del estrato arbóreo en detrimento del estrato herbáceo. Este cambio ha afectado principalmente a la estructura horizontal del estrato herbáceo, pero no a su estructura específica; ésta última es más bien condicionada por : la competencia entre las gramíneas nativas, y más recientemente, entre las gramíneas exóticas y las nativas. La aparición de H. rufa, por otra parte, ha introducido cambios en la estructura vertical del estrato herbáceo, puesto que H. rufa crece hasta más de dos metros de alto,

lo que se traduce en un estrato herbáceo, más alto y más cerrado, en comparación con el de la sabana de Trachypogon original, que alcanza hasta 80 cm. Finalmente, queremos señalar que en ausencia de quemas, muy probablemente la vegetación de la parcela protegida continuará haciéndose más densa y evolucionando hacia una fisonomía de arboleda ("Woodland") en aquellos lugares donde las condiciones del suelo lo permitan; asimismo el estrato herbáceo será invadido por H. rufa en aquellos lugares donde las condiciones del suelo sean favorables; de tal manera que, en los sitios donde ocurra superficialmente la coraza laterítica o plintita, entonces probablemente T. plumosus continuará siendo la especie dominante, y el número de árboles probablemente aumentaría muy lentamente. Sin embargo, en los lugares donde el nuevo estrato herbáceo sería dominado por H. rufa, la instalación y el crecimiento de nuevos árboles deberían ser analizados, pues desconocemos el efecto de un estrato más alto y cerrado sobre las semillas y las plántulas de los árboles de las sabanas de Trachypogon. Así, la dominancia de la gramínea africana podría limitar la invasión de los árboles, ya que ocurre una drástica disminución de la diversidad con la aparición de H. rufa.

AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos expresar nuestro agradecimiento al Prof. J. Silva de la U.L.A.; por sus aportes a la discusión del trabajo. Esta investigación fue parcialmente realizada mediante subvención del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT SIDF.DC.FOR-1EBLL).

BIBLIOGRAFIA

- Baruch, Z., Ludlow, M.M., and Davis, R. 1985. Photosynthetic response of native and introduced C₄ grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67: 388-393.
- Bille, J.C. 1985. Some aspects of bush incroachment in the African rangelands. Pages 213-219 in J.C. Tothill & J.J. Mott, Editors. *Ecology and Management of the World's Savannas*. The Australian Academy of Science, Camberra.
- Blydenstein, J. 1962. La Sabana de Trachypogon del ALto Llano. Estudio ecológico de la Pegión de Calabozo, Edo. Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 102:139-215.
- Blydenstein, J. 1963a. Cambios en la vegetación después de protección contra el Fuego. I. Aumento anual en material vegetal en varios sitios quemados en la Estación Biológica. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. 103: 233-238.
- Blydenstein, J. 1963b. Cambios de la vegetación después de protección contra el Fuego. II. Análisis de una parcela de Estación Biológica después de un año sin quemar. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. 103:239-244.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48:1-15.
- Bonazzi, J. 1960. Proyectos de la Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. páginas 9-16 in *Publicación Número Uno de la Estación Biológica de los Llanos*. Editorial Sucre. Caracas.

- Bucher, E.H. 1982. Chaco and caatinga South American arid savannas, woodlands and thickets. Pages 48-79 in B.J. Huntley & B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas, Springer Verlag. Berlin.
- Budowski, C. 1956. Tropical savannas and sequence of forest felling and repeated burning. Turrialba 6: 23-33.
- Castro, F. 1986. Ecología de la supervivencia de Andropogon semiberbis (Nees) Kunt. Tesis Facultad de Ciencias. U.L.A.
- Castro, F., and Silva, J. 1987. Fire, growth and survivorship in Andropogon semiberbis (Nees) Kunth., codominant grass in a tropical savanna from western Venezuela. Enviado a publicación.
- Cottam, G., and Curtis, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology 37: 451-460.
- Coutinho, L.M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. Pages 273-291 in B.J. Huntley and B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag. Berlin.
- Daubenmire, R. 1972. Ecology of Hyparrhenia rufa (Nees) in derived savanna in North-Western Costa Rica. Journal of Applied Ecology 9: 11-23.
- Eden, M. 1967. The effect of changing fire condition on the vegetation of the Estación Biológica de los Llanos, Calabozo. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 111: 104-113.
- Fariñas, M.R. and San José, J.J. 1985. Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de Sabana protegida del fuego y del pastoreo durante 23 años. Calabozo. Venezuela. Acta Científica Venezolana 36: 199-200.

- Frost, P.G.H. 1985. The responses of savanna organisms to fire. Pages 232-237 in J.C. Tothill and J.J. Mott, editors. Ecology and Management of the World's Savannas. The Australian Academy of Sciences. Canberra.
- Gallardo de Maldonado, H. 1983. Patrones de crecimiento, asignación de recursos y energía en tres gramíneas de las sabanas estacionales: Sporobolus cuhensis, Trachypogon plumosus e Hyparrhenia rufa. Tesis de Magister Scientia en Ecología Tropical. U.L.A.
- Guillon, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. Pages 617-641 in F. Bourliere, editor. Tropical Savannas. Elsevier Amsterdam.
- Huntley, B.J. 1982. Southern African Savannas. Pages 101-119 in B.J. Huntley and B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas, Springer Verlag. Berlin.
- Lacey, C.J., Walker, J., and Nobile, I.R. 1982. Fire in Australian tropical savannas. Pages 246-272 in B.J. Huntley and B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag. Berlin.
- Medina, E., Mendoza, A., and Montes, R. 1977. Balance nutricional y producción de materia orgánica en las Sabanas de Trachypogon de Calabozo, Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 184: 101-120.
- Menaut, J.C. 1977. Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea Savanna of Ivory Coast. Pages 541-558 in Actas del IV Simposium Internacional de Ecología Tropical. Impresora de la Nación. Panamá.

- Menaut, J.C. 1981. Funcionamiento de los principales tipos de productores primarios, en relación a las condiciones ecológicas: Un ejemplo de Africa del Oeste. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 36: 375-394.
- Menaut, J.C., and Cesar, J. 1982. The Structure and dynamics of a West African Savanna, Pages 8-100 in B.J. Huntley and B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag. Berlin.
- Monasterio, M., and Sarmiento, G. 1968. Análisis ecológico y fitosociológico de la Sabana de la Estación Biológica de los Llanos. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. 21: 477-524.
- Rincón, N. 1977. Fenología y eficiencia de la reproducción de una gramínea africana y de tres gramíneas nativas en las Sabanas de Barinas. Tesis Facultad de Ciencias. U.L.A., Mérida.
- San José, J.J. and Fariñas, M.R. 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 de Ciencias Naturales ^{2a} ~~119-120~~; 136-146.
- San José, J.J., Fariñas, M.R. & Rabinovich, J.E. 1978. Análisis cuantitativo de la vegetación arbórea de la Estación Biológica de los Llanos. I Mapas de disposición, frecuencia y densidad. Bol.Soc.Ven.Cienc. Nat. 119-120: 136-147.
- San José, J.J., and Fariñas, M.R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna. Venezuela.Ecology 64:447-458
- San José, J.J. and García Miragaya, J. 1979. Contenido de nutrientes en el suelo y en la fitomasa de comunidades de la Sabana de Trachypogon de Calabozo, Venezuela. Boletín de la Soc. Ven. Cienc. Nat.

- Sokal, R., and Rohlf, F.J. 1981. Biometry. 2nd Ed. Freeman. San Francisco.
- Trollope, W.S.W. 1982. Ecological effects of fire in South African Savannas. Pages 292-306 in B.J. Huntley and B.H. Walker, editors. Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag. Berlin.
- Vareschi, V. 1960. La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y su tarea. Fundación S.V.C.N., Estación Biológica de los Llanos. Public. Num. 1: 17-27.
- Vareschi, V. 1962. La quema como factor ecológico en los Llanos Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 101: 9-26.
- Vareschi, V. 1969. Las sabanas del Valle de Caracas. Acta Botánica Venezuelica 4: 427-522.
- Velásquez, R. 1965. Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Estado Guárico. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 26: 59-101.
- Vuattoux, R. 1970. Observations sur L'evolution des strates arboreé et arbustive dans une Savane de Lamto. (Côte-D'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan, ser. E. Ecologie. III: 282-315.
- Vuattoux, R. 1975. Contribution a l'etude de l'evolution des strates arboreé et arbustive, dans une savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Deuxieme Note. Ann. Univ. Abidjan, ser. C, Xii: 35-63.
- Walker, B.H. 1985. Structure and funtion of savannas: an overview Pages 83-91 in Tothill & Mott (eds.). Ecology and Management of the

- Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 134: 113-122.
- San José, J.J. and Medina, E. 1975. Effects of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. Pages 151-164 in F.B. Golley and E. Medina, editors. Tropical Ecological Systems. Springer Verlag. New York.
- San José, J.J., and Medina, E. 1976. Organic matter production in the Trachypogon Savanna at Calabozo, Venezuela. Tropical Ecology 17: 113-124.
- 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 neotropical savannas. Translated by O. Solbrig. Harvard University Press Cambridge. Mass.
- Sarmiento, G. and Monasterio, M. 1975. A critical consideration of the environmental condition associated with the occurrence of savanna ecosystem in Tropical America. Pages 223-230 in F.B. Golley and E. Medina, editors. Tropical Ecological Systems. Springer Verlag. Berlin.
- Silva, J. 1983. Contrastes ecológicos entre gramíneas codominantes de una sabana tropical. Trabajo de ascenso. Facultad de Ciencias. U.L.A., Mérida.
- Silva, J. and Ataroff, M. 1985. Phenology seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. Oecologia Plantarum 6: 41-51.
- Singh, J.S. Yang Hanxi, and Sajise, P.E. 1985. Structural and functional aspects of Indian and Southeast Asian savanna Ecosystems. Pages 34-52 in J.C. Tothill and J.J. Mott, editors. Ecology and Management of the World's Savannas.

world savannas. Australian Academy of Science Canberra.

Walter, H. 1969. El problema de la sabana. Investigaciones ecofi
siológicas en el Africa Sur-Occidental en comparación -
con las condiciones existentes en Venezuela. Bol. Soc.
Ven. Cienc.Nat., 115-116.