

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS

Patrones Espaciales y Respuestas Funcionales Durante El Establecimiento De Especies Leñosas En Una Sabana Estacional

**Trabajo Presentado Ante La Universidad De Los Andes Como
Requisito Parcial Para Optar Al Grado De Magister Scientiae En
Ecología Tropical**

Autor: Lic. Miguel A. Pirela Montiel
Tutor: Dr. Carlos García Núñez
Cotutor: Dr. Mario R. Fariñas G

Mérida Venezuela
2012

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Miguel Ángel Pirela Montiel**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Carlos García Núñez** y la Cotutoría del Dr. **Mario Ramón Fariñas García**, presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

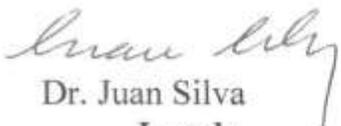
“Patrones espaciales y respuestas funcionales durante el establecimiento de especies leñosas en la sabana estacional.”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 12 de junio del 2012 a las 3:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Carlos García Núñez. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:30 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el **Trabajo de Grado a nuestra Consideración.**


Dr. Carlos García Núñez
Tutor




Dr. Juan Silva
Jurado


Dr. Fermín Rada
Jurado


Dr. Luis Daniel Llambi
Jurado

Índice general

Índice general.....	3
Índice de Figuras.	5
Índice de Tablas.....	10
Índice de Anexos.....	12
Agradecimiento.....	14
Resumen.....	15
Introducción.	17
Hipótesis Generales.....	25
Objetivos Generales.	25
Hipótesis Específicas.	26
Objetivos Específicos.....	26
Materiales y Métodos.	27
Área de estudio.....	27
Densidad y distribución de especies arbóreas en el gradiente mata sabana.....	30
Distribución espacial de los individuos en las parcelas.....	32
Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor.....	36
Caracterización microclimática y de las condiciones nutricionales en el gradiente borde de mata - sabana.	37
Estudio ecofisiológicos de especies leñosas seleccionadas.....	38
Medición del intercambio de gases.	40
Condiciones Microclimáticas	43
Temperatura aire.	43
Humedad relativa.....	44
Área foliar y área foliar específica.	44
Medición del potencial hídrico foliar.	45
Curvas presión volumen.....	45
Contenido de nitrógeno foliar.....	47
Análisis Estadístico de los datos Ecofisiológicos:.....	47
Resultados.....	48
Especies leñosas encontradas en el gradiente borde de mata – sabana	48
Densidad y distribución de árboles y gramíneas en el gradiente borde de mata – sabana.....	49
Distribución espacial de los individuos en las parcelas.....	55

<i>Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor.....</i>	<i>60</i>
<i>Condiciones microclimáticas y nutricionales</i>	<i>62</i>
<i>Relaciones hídricas e intercambio de gases.</i>	<i>64</i>
<i>Discusión</i>	<i>81</i>
<i> Patrones espaciales de las leñosas</i>	<i>81</i>
<i> Intercambio de gases y relaciones hídricas</i>	<i>87</i>
<i>Conclusión.</i>	<i>95</i>
<i>Limitaciones de este trabajo y aspectos a desarrollar en futuras investigaciones.....</i>	<i>96</i>
<i>Anexos.....</i>	<i>97</i>
<i>Referencias.....</i>	<i>124</i>

Índice de Figuras.

<i>Figura 1: Ilustración del desarrollo diferencial de las raíces de gramíneas (a), especies leñosas adultas (b) y juveniles (c). Según el modelo de Walter. (1971).</i>	18
<i>Figura 2: Hipótesis del desarrollo radicular de especies leñosas siempreverdes y deciduas.</i>	19
<i>Figura 3. Fotografías aéreas donde se evidencia el incremento significativo en la densidad de leñosas desde 1969 a la izquierda a 1985 a la derecha (cortesía Dirk Thielen).</i>	23
<i>Figura 4: individuos juveniles de las especies leñosas estudiadas: izquierda Curatella americana y derecha Cochlospermum vitifolium.</i>	24
<i>Figura 5: Área de estudio Estación Biológica de Los Llanos (EBLL), de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, situada en los Llanos Altos Centrales o Llanos de Calabozo estado Guárico, en la foto se indican los lugares de muestreo.</i>	28
<i>Figura 6: Climadiagrama de Calabozo Edo Guárico (8°51'24,96" N 67°23'05,91" O) Venezuela para el periodo 1969 – 2007. Con promedio de temperatura media mensual (---) y precipitación (---). Datos suministrados por Ministerio del Ambiente Dirección Estatal Ambiental Guárico, 37 años de registro.</i>	29
<i>Figura 7: Imagen que muestra la fisonomía de la sabana en el área de estudio en la cual se distinguen individuos aislados dispersos y otros agrupados en matas.</i>	30
<i>Figura 8: Diagrama de muestreo en el cual se muestra la distribución de las cuatro parcelas en las diferentes orientaciones alrededor de la mata, se indica la dirección de los vientos alisios del NE y como se divide la parcela en 15 subparcelas.</i>	31
<i>Figura 9: Diagrama de muestreo de árboles aislados de sabana vs sabana, El punto en el centro de los círculos representa un árbol adulto.</i>	36
<i>Figura 10: Estaciones microclimáticas (HOBO – Onset Corp.) empleadas para la caracterización de las condiciones microclimáticas en el gradiente mata sabana.</i>	37
<i>Figura 11: Diagrama ilustrativo de la toma de muestras de suelo en la parcela del muestreo.</i> ..	38
<i>Figura 12: Curatella americana, izquierda individuos adultos y derecha rebrote de juvenil después de la quema.</i>	39
<i>Figura 13: Cochlospermum vitifolium, izquierda rebrote de adulto quemado y derecha juveniles.</i>	40
<i>Figura 14: Distribución esperada de especies leñosas y gramíneas en el gradiente mata sabana.</i>	49
<i>Figura 15: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata A, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.</i>	51
<i>Figura 16: Variación de la abundancia de especies leñosas a medida que nos alejamos del borde de la mata.</i>	54

<i>Figura 17: Distribución espacial agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana. ..</i>	<i>56</i>
<i>Figura 18: Distribución espacial no agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.</i>	<i>57</i>
<i>Figura 19: Distribución espacial agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana. ..</i>	<i>57</i>
<i>Figura 20: Distribución espacial no agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.</i>	<i>58</i>
<i>Figura 21: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata A. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.</i>	<i>59</i>
<i>Figura 22: Curvas de saturación de especies para los censos en sabana y bajo árboles aislados de sabana.....</i>	<i>61</i>
<i>Figura 23: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de octubre de la época húmeda, para individuos juveniles de <i>C. americana</i>. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).</i>	<i>67</i>
<i>Figura 24: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de octubre de la época húmeda, para individuos juveniles de <i>C. vitifolium</i>. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).</i>	<i>68</i>
<i>Figura 25: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de noviembre de la época húmeda, para individuos juveniles de <i>C. americana</i>. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).</i>	<i>69</i>
<i>Figura 26: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de marzo de la época seca, para individuos juveniles de <i>C. americana</i>. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).</i>	<i>70</i>
<i>Figura 27: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos juveniles de <i>C. americana</i>. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).</i>	<i>71</i>
<i>Figura 28: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa</i>	

(HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos adultos de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$). 72

Figura 29: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de noviembre de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$). 73

Figura 30: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$). 74

Figura 31: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos adultos de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$). 75

Figura 32: Variación del potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}) y del potencial osmótico en el punto de pérdida del turgor (Ψ_{π}^0) para juveniles de *C. vitifolium* en la época húmeda (*C. vitifolium* EH), *C. americana* para la época húmeda (*Cur ame* EH) y seca (*Cur ame* ES). Se presentan la media ± 1 ES. 80

Figura 33: Imagen donde se señala la ubicación de las matas a las cuales se les realizaron los censos de vegetación, y los lugares donde se realizaron los estudios microclimáticos y ecofisiológicos, en la Estación Biológica de los Llanos. 97

Figura 34: Imagen donde se señala la ubicación de las matas A y B, cercanas a la mata del aceite en la Estación Biológica de los Llanos. 98

Figura 35: Imagen donde se señala la ubicación de las matas C y F, en la Estación Biológica de los Llanos. 99

Figura 36: Imagen donde se señala la ubicación de la mata D, en la Estación Biológica de los Llanos. 100

Figura 37: Imagen donde se señala la ubicación de la mata E y los lugares donde se realizaron los estudios microclimáticos y ecofisiológicos, en la Estación Biológica de los Llanos. 101

Figura 38: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata B, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos. 102

Figura 39: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata C, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos. 103

Figura 40: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata D, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos. 105

Figura 41: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata E, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos. 106

Figura 42: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata F, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos. 107

Figura 43: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata B. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria. 109

Figura 44: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata C. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria. 110

Figura 45: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata D. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria. 111

Figura 46: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata E. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria. 112

Figura 47: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata F. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria. 113

Figura 48: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO_2 (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos adultos de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,37$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,87$), para el mes de junio en la época húmeda. 116

Figura 49: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO_2 (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,68$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,69$), para el mes de junio en la época húmeda. 116

<i>Figura 50: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de C. americana (Cur ame) (R²=0,56) y C. vitifolium (Coc vit) (R²=0,75), para el mes de octubre en la época húmeda.....</i>	<i>117</i>
<i>Figura 51: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de C. americana (Cur ame) (R²=0,97) y C. vitifolium (Coc vit) (R²=0,86), para el mes de noviembre en la época húmeda.....</i>	<i>117</i>
<i>Figura 52: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para juvenil de C. americana (Cur ame) (R²=0,79), para el mes de marzo en la época seca.....</i>	<i>118</i>
<i>Figura 53: Curva presión volumen para C. vitifolium en la época húmeda</i>	<i>118</i>
<i>Figura 54: Curva presión volumen para C. vitifolium en la época húmeda</i>	<i>119</i>
<i>Figura 55: Curva presión volumen para C. vitifolium en la época húmeda</i>	<i>119</i>
<i>Figura 56: Curva presión volumen para C. americana en la época húmeda</i>	<i>120</i>
<i>Figura 57: Curva presión volumen para C. americana en la época húmeda</i>	<i>120</i>
<i>Figura 58: Curva presión volumen para C. americana en la época húmeda</i>	<i>121</i>
<i>Figura 59: Curva presión volumen para C. americana en la época húmeda</i>	<i>121</i>
<i>Figura 60: Curva presión volumen para C. americana en la época seca</i>	<i>122</i>
<i>Figura 61: Curva presión volumen para C. americana en la época seca</i>	<i>122</i>
<i>Figura 62: Curva presión volumen para C. americana en la época seca</i>	<i>123</i>

Índice de Tablas

<i>Tabla 1: Especies encontradas en la totalidad de los muestreos realizados</i>	48
<i>Tabla 2: Promedio de las abundancias de especies leñosas obtenidas para todas las subparcelas en las 6 matas del estudio, indicando las diferencias estadísticamente significativas encontradas para cada caso propuesto \pm Error estándar (ES).</i>	52
<i>Tabla 3: Abundancia de árboles \pm error estándar a medida que nos alejamos de la mata</i>	54
<i>Tabla 4: Índices de dispersión calculados para todos los individuos de las especies encontradas en las parcelas, donde P es la probabilidad de tener distribución agregada en las parcelas, ID es el índice de dispersión varianza/media, GI es el índice de Green, IM es el índice de Morisitas y K-S kolmogorov smirnov para un F tabulado de 1,67.</i>	55
<i>Tabla 5: Estadística descriptiva de medidas de tendencia central entre las parcelas de sabana y parcelas bajo árboles.</i>	61
<i>Tabla 6: Variables microclimáticas medidas en el borde de mata y sabana en la época húmeda y seca. Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) y temperatura al nivel del suelo.</i>	62
<i>Tabla 7: Resultados del análisis comparativo de suelo en tres localidades: árboles aislados, sabana y borde de mata, para los cuales se encontraron diferencias estadísticamente significativas.</i>	63
<i>Tabla 8: Tasas promedio de asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA), eficiencia en el uso del agua (EUA), relación entre la concentración de CO₂ intercelular y el ambiental (Ci/Ca), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y densidad de flujo de fotones (DFFF), para todos los cursos realizados en la época húmeda (EH) y seca (ES).</i>	64
<i>Tabla 9: Características fotosintéticas de hojas completamente extendidas en individuos juveniles y adultos de C. americana y C. vitifolium. Obtenidos a partir de las curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (anexo E 48 - 62). Se presenta la media \pm ES.</i>	76
<i>Tabla 10: Variación del potencial hídrico en las dos especies estudiadas. Potencial hídrico promedio (Ψ_{prom}), potencial máximo (Ψ_{max}) y potencial mínimo (Ψ_{min}). Se presenta la media \pm 1 ES.</i>	77
<i>Tabla 11: Variación de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen por época (anexo E 48 - 62), en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{π}^0), capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA⁰) y módulo de elasticidad (ϵ). Se presentan las medias \pm 1 ES.</i>	78
<i>Tabla 12: Variación de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen por mes en diferentes épocas (anexo E 48 - 62), en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{π}^0), capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA⁰) y módulo de elasticidad (ϵ). Se presentan las medias \pm 1 ES.</i>	79

<i>Tabla 13: Especies encontradas en los muestreos de especies leñosas de sabana.....</i>	<i>114</i>
<i>Tabla 14: Especies encontradas en los censos de especies leñosas en árboles de sabana.</i>	<i>115</i>

Índice de Anexos

<i>Anexo A: Ubicación de las matas estudiadas en el área de estudio</i>	<i>97</i>
<i>Anexo B: Densidad y distribución de árboles y gramíneas en el gradiente borde de mata – sabana.....</i>	<i>102</i>
<i>Anexo C: Distribución espacial de los individuos en las parcelas.....</i>	<i>109</i>
<i>Anexo D: Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor</i>	<i>114</i>
<i>Anexo E: Relaciones hídricas e intercambio de gases.....</i>	<i>116</i>

Este trabajo fue realizado en el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), bajo la tutoría del **Dr. Carlos Garcia Nuñez** y la cotutoría del **Dr. Mario Fariñas**. Fue financiado por el **CDCHTA-ULA** a través del proyecto **C-1595-08-01-B**.

Agradecimiento

En primer lugar a mi esposa Ivett y mis hijos José Miguel y Juan Carlos los motores de mi vida.

A Mario y Carlos por su ayuda, consejos, enseñanzas y sobre todo por su paciencia ya salimos de esto.

A la profesora Aura Azocar y a los profesores, Juan Silva, Fermín Rada y Luis Daniel Llambí, jurados en este trabajo, gracias por su aporte incondicional y consejos.

A los compadres Alex y Maribel gracias por toda la ayuda y horas dedicadas a que esto fuera posible.

A la gente del ICAE, Jhonny, Zulay, Idalba, Nancy por su ayuda, consejos y enseñanzas.

A los panas que me acompañaron de una u otra forma en este trabajo, ustedes saben que esto no se puede hacer solo.

A todos aquellos que de alguna u otra forma me ayudaron en este trabajo a todos ustedes muchas gracias.

Resumen

Las sabanas estacionales neotropicales son definidas como ecosistemas caracterizados por un continuo fisonómico que va desde pastizales sin árboles hasta bosques abiertos. Presentan una distribución desigual de las precipitaciones, reflejándose esto en una muy marcada estación de sequía. La flora que ocupa este ecosistema está sometida a escenarios ambientales que determinan la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permitan desarrollarse en ambientes con altas temperaturas, alta demanda evaporativa y suelos oligotróficos, bien drenados, que no sufren largos periodos de exceso de agua en los horizontes superficiales. La presencia de árboles aislados, bajos y con troncos retorcidos, de hojas grandes y escleromorfos ha llamado la atención de los investigadores debido a que estas especies deben presentar una serie de adaptaciones que permitan su desarrollo en la sabana. Por otra parte, característico del estrato arbóreo son la presencia de manchas o islas de bosque, llamadas matas, compuestas principalmente por especies deciduas. La coexistencia en la sabana de árboles con diferentes estrategias fenológicas (deciduos y siempreverdes) se ha explicado por diferencias en la profundidad del sistema radicular. Por lo general, los árboles siempreverdes, tienen acceso al agua de los horizontes profundos del suelo, mientras que las especies deciduas tienen raíces más superficiales y por lo tanto están más limitadas por el agua durante la estación seca. Estudios sobre la dinámica del componente leñoso sugerían que la invasión de especies deciduas al pastizal abierto pareciera estar más restringida por el fuego que por requerimientos nutricionales ó competencia. Sin embargo, estudios recientes en los Llanos Centrales, y en sabanas de África y Australia, indican que ha ocurrido un aumento sustancial en la cobertura de leñosas aproximadamente en los últimos 40 años, independientemente de que el fuego y pastoreo se hayan excluido; incluso especies arbóreas consideradas como sensibles al fuego, como especies deciduas de las matas, fueron abundantes en áreas de sabana con quemas recurrentes. En este trabajo, realizado en los Llanos Centrales de Venezuela, abordamos el problema del establecimiento de especies leñosas a partir de las matas, estudiando sus patrones de distribución espacial y su relación con la cobertura de gramíneas, mediante el empleo de índices de dispersión, así como también, la relación entre juveniles y adultos estudiando la repartición espacial de las especies leñosas en la sabana y bajo la sombra de árboles aislados en el pastizal y en el borde de matas, aplicando pruebas estadísticas para determinar si existen patrones diferenciales en los nichos de regeneración de especies leñosas deciduas y siempreverdes. También se estudió comparativamente el intercambio de gases y relaciones hídricas de juveniles de dos especies leñosas (*Cochlospermum vitifolium* y *Curatella americana*) con patrones de distribución (mata vs sabana) y fenología contrastantes (decidua vs siempreverde), enfocándonos en los procesos y mecanismos que determinarían su capacidad de establecerse en el pastizal. Como resultados resaltantes se tiene que: hay una distribución espacial principalmente agregada de los individuos juveniles de especies leñosas siempreverdes y deciduas alrededor de las matas y árboles siempreverdes aislados, lo cual sugiere procesos de facilitación durante su establecimiento. Los bordes de las matas y los individuos aislados de árboles siempreverdes en la sabana proporcionan micro islas que facilitan el establecimiento de especies leñosas. La distribución de las especies leñosas alrededor de las matas no parece ser afectada por

la dirección de los vientos, presentando una distribución espacial mayoritariamente agrupada. La respuesta ecofisiológica respecto al déficit hídrico diario de los individuos juveniles indican que *Cochlospermum vitifolium* es evasora y *Curatella americana* es tolerante. Comparativamente *C. vitifolium* se caracteriza por presentar mayor (más positivo) potencial hídrico a lo largo del día, lo cual está relacionado con la presencia de un xilopodio (estructura de almacenamiento de agua) que le permite amortiguar las pérdidas hídricas por transpiración. El carácter evasor de *C. vitifolium* la hace más vulnerable a la sequía en términos estacionales, lo cual se ve reflejado en su patrón de distribución principalmente agregado alrededor de las matas y bajo árboles aislados en el pastizal abierto. Por otra parte, el carácter tolerante de *C. americana* le permite establecerse en lugares de sabana de manera más conspicua que *C. vitifolium*. A pesar de la naturaleza marcadamente oligotrófica de los suelos de la sabana nuestros resultados muestran que los individuos juveniles de *C. vitifolium* presentan mayores tasas de asimilación de CO₂ durante la época lluviosa (mayor: Amax y eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno), por lo que la sequía estacional parece ser el factor más importante para su establecimiento, determinando su densidad y distribución espacial.

Introducción.

Sarmiento. (1983, 1990, 1992) define las sabanas estacionales como ecosistemas caracterizados por un continuo fisonómico que abarca desde pastizales sin árboles hasta bosques abiertos. Presentan una distribución anual desigual de las precipitaciones, reflejándose esto en una muy marcada estación de sequía. La flora que ocupa este ecosistema está sometida a escenarios ambientales que determinan la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permitan desarrollarse en ambientes con altas temperaturas, alta demanda evaporativa y suelos oligotróficos, bien drenados, que no sufren largos periodos de exceso de agua en los horizontes superficiales. La estacionalidad y la distribución espacial del recurso agua provoca la dominancia de ciertas formas de vida adaptadas a tales condiciones. La presencia de árboles aislados, bajos y con troncos retorcidos, de hojas grandes y escleromorfos ha llamado la atención de los investigadores debido a que estas especies deben presentar una serie de adaptaciones que permitan su desarrollo en estos ambientes (Goldstein *et al.* 1990).

La estructura y funcionamiento de la sabana ha sido explicada por el efecto de las variables que intervienen en su desarrollo (agua, nutrientes, fuego y herbivoría). La disponibilidad de agua y de nutrientes son considerados como los factores principales que determinan la estructura y funcionamiento de la sabana, mientras que el fuego y el pastoreo son considerados como los factores que la modifican (Medina y Silva. 1990). Los árboles y las gramíneas coexisten en la sabana debido a sus diferentes capacidades para adquirir los recursos limitantes. Para explicar esta interacción se han planteado diversos modelos, la mayoría de ellos basados en la competencia por el agua y los efectos del fuego como los principales factores que limitan la cobertura de los árboles en la sabana (Medina y Silva. 1990; Sankaran *et al.* 2004).

El modelo clásico que explica la coexistencia de los árboles con las gramíneas es el de Walter. (1971), el cual supone que el agua es el factor limitante. Los árboles y las gramíneas tendrían acceso diferencial a este recurso debido a la diferencia en el desarrollo de sus sistemas radiculares (Fig. 1), lo cual implica que competirían por este recurso en los horizontes superficiales. Las gramíneas tendrían superioridad

competitiva. Sin embargo, esta ventaja es solventada por los árboles al tener acceso al agua en los horizontes más profundos, permitiendo así su coexistencia.

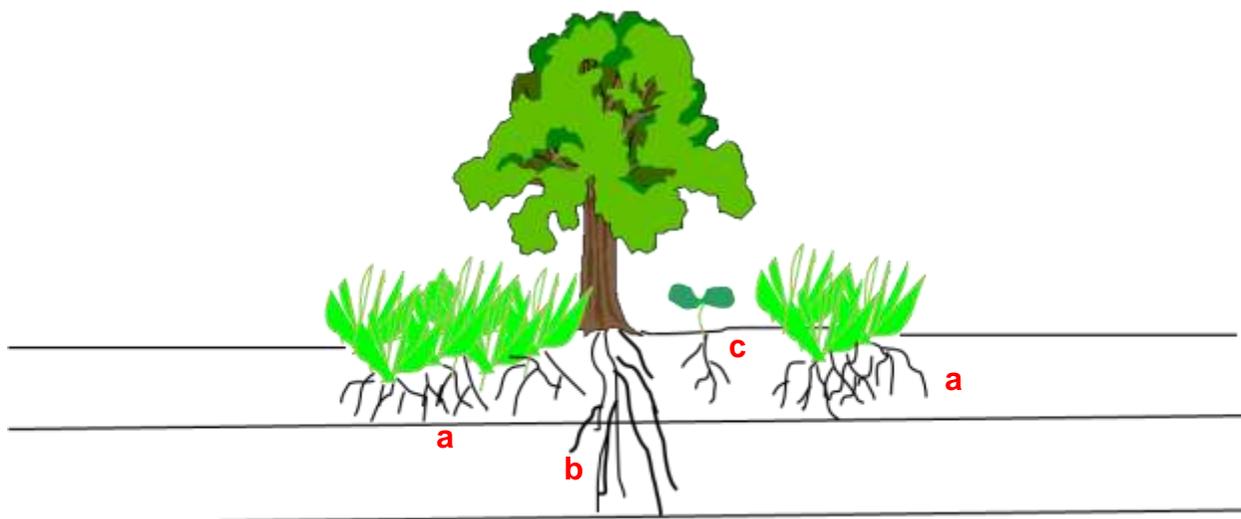


Figura 1: Ilustración del desarrollo diferencial de las raíces de gramíneas (a), especies leñosas adultas (b) y juveniles (c). Según el modelo de Walter. (1971).

La cobertura de gramíneas tiene diferentes efectos sobre el establecimiento de las especies leñosas (De Steven. 1991 a, b), pudiendo reducir el número de árboles que emergen del estrato de gramíneas de dos maneras: de forma directa compitiendo por luz, agua y nutrientes o indirectamente variando la frecuencia e intensidad del fuego el cual es afectado por la cantidad de materia seca acumulada (Scholes y Archer. 1997). Otros factores que influyen la relación árboles/gramíneas, están relacionados, no sólo, con la disponibilidad de agua, tipo de substrato, profundidad del suelo, sino también, con otros factores prominentes tales como, disturbios crónicos y episódicos, heterogeneidades a pequeña escala (Van de Koppel y Prims-Herbert. 1998; Gomez-Sal *et al.* 1999) y cambios climáticos (Jacklyn. 2000; Thielen. 2003).

Las interacciones intra e interespecíficas entre árboles es otro factor importante que determina la estructura, densidad y distribución de las leñosas en la sabana; estas interacciones pueden ser positivas o de facilitación, encontrándose distribuciones agregadas de los individuos (San José *et al.* 1991). Las interacciones también pueden ser negativas reflejando competencia entre los individuos adultos cuando estos se encuentran dispersos de manera uniforme. Sin embargo hay pocos estudios que

investigan los mecanismos que describen como los árboles de sabana interactúan entre sí (Scholes y Archer. 1997).

Aunque los patrones espaciales pueden indicar el sentido de las interacciones (positivas o negativas) intra e interespecíficas, no hay que dejar a un lado que estos patrones también pueden ser el producto de las estrategias de regeneración y dispersión de las especies, así como también el resultado de requerimientos de recursos similares de las especies en ambientes heterogéneos espacialmente (Barbour *et al.* 1999).

La coexistencia en la sabana de árboles con diferentes estrategias fenológicas (deciduos y siempreverdes) ha sido explicada por diferencias en la profundidad de su sistema radicular. Los árboles siempreverdes capaces de cambiar las hojas progresivamente durante la estación seca tendrían acceso al agua de los horizontes profundos del suelo, mientras que las especies deciduas tendrían raíces más superficiales y por lo tanto estarían más limitadas por el agua durante la estación seca, por lo que pierden sus hojas en esta estación (Fig. 2) (Medina. 1982; Sarmiento. 1984; Goldstein *et al.* 1990).

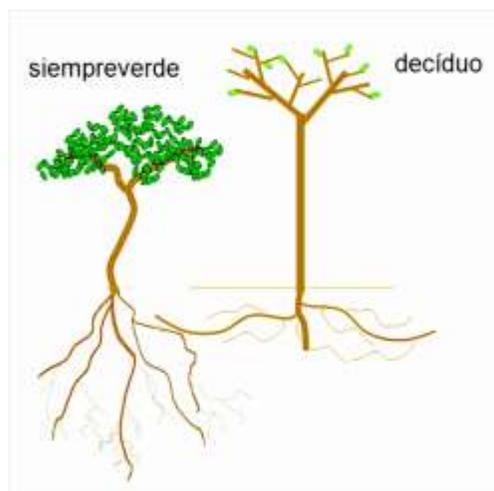


Figura 2: Hipótesis del desarrollo radicular de especies leñosas siempreverdes y deciduas.

Jackson *et al.* (1999) consideran que este tipo de clasificación basada en la profundidad de las raíces no es la más adecuada, ya que encuentran en el Cerrado Brasileño que algunas especies siempreverdes adquieren el agua de los horizontes

superficiales mientras que algunas especies deciduas la adquieren de los horizontes más profundos. Goldstein *et al.* (1990) menciona que algunos trabajos han generado la noción de que los árboles deciduos tienen tasas de transpiración y fotosintéticas mayores a los árboles siempreverdes y que los sistemas de transporte de agua en las especies siempreverdes son menos eficientes que los de las especies deciduas. Sin embargo, Goldstein *et al.* (1987) reportan para árboles de la sabana que la eficiencia en el transporte de agua parece ser mayor en las especies siempreverdes que en las deciduas. Por otro lado, también se han encontrado evidencias de que las especies deciduas no exhiben tasas de asimilación mayores (por unidad de área) a las especies siempreverdes (Goldstein *et al.* 1990; Sobrado. 1994). Estas diferencias son explicadas en relación a la diferencia que se observa en el peso foliar específico de estas especies, ya que las hojas de los árboles siempreverdes son escleromorfas con contenidos de nitrógeno menores a las deciduas, presentando así un peso foliar específico más alto. Las especies deciduas al tener mayores contenidos de nitrógeno por unidad de peso y presentan la tendencia de una mayor eficiencia en el uso de nitrógeno que las especies siempreverdes, lo cual también está relacionado con el área foliar específica, encontrando que a medida que esta es mayor la eficiencia en el uso del nitrógeno aumenta (Eamus y Prior. 2001).

Estudios sobre la dinámica del componente leñoso sugerían que la invasión de especies deciduas al pastizal abierto parece estar más restringida por el fuego que por requerimientos nutricionales o competencia (González. 1967; Montes y Medina. 1977; San José y Fariñas. 1971. 1983. 1991). Sin embargo, Silva *et al.* (2001) mediante fotografías aéreas de fechas diferentes, detectaron que el incremento de la cobertura arbórea que tuvo lugar dentro de la Estación Biológica de los Llanos (EBLL), también ocurrió fuera de ésta en áreas quemadas continuamente; Thielen. (2003), usando la misma técnica, encontró también un aumento de la cobertura arbórea en el parque Nacional Aguaro-Guariquito, a escasos Kilómetros de la EBLL, el cual carece totalmente de protección; hallazgos semejantes fueron realizados por Daugét y Ménaut. (1992) en Costa de Marfil (África), por Jacklyn. (2000) y Banfai y Bowman. (2005) en Australia; lo que hace pensar que los cambios contabilizados dentro de la EBLL no son consecuencia exclusiva de la protección contra el fuego. Incluso especies

arbóreas consideradas como sensibles al fuego, como especies deciduas de las matas, fueron abundantes en áreas de sabana con quemas recurrentes (Silva *et al.* 2001). Hoffman. (1996) encuentra respuestas contradictorias en relación al efecto del fuego sobre el establecimiento de las plántulas, hallando que el fuego favorece el establecimiento al eliminar la cubierta de gramíneas, mientras que para especies deciduas disminuye su capacidad de establecimiento al reducir la disponibilidad de sitios seguros. El efecto del fuego sobre la fisonomía de la sabana ha sido interpretado por Silva y Sarmiento. (1997) mediante su hipótesis del equilibrio fluctuante, en la cual indican que debido a la naturaleza espacialmente discontinua del fuego, producto de la variación en la cantidad, calidad y proporción de la materia seca así como por la dirección y velocidad del viento (Lacey *et al.* 1982), las poblaciones de leñosas se mantienen con tasas de crecimiento poblacional (positivo o negativo) que fluctúa en un estrecho rango, manteniendo la fisonomía de la sabana. Estas investigaciones apuntan a la conclusión de que el fuego, pastoreo y cobertura de gramíneas son solo parte de un sistema complejo de factores que interactúan afectando la estructura de la sabana (Walker. 1987).

La dinámica de colonización de las especies leñosas de las “matas” (grupo de árboles de muchos o pocos individuos que interrumpen la continuidad de la sabana (según Aristeguieta. 1966) al pastizal y las características funcionales de las diferentes especies que determinan los patrones espaciales y temporales en su distribución y densidad, es un aspecto de la ecología de sabanas aún poco comprendido. El déficit hídrico estacional debería afectar el establecimiento de plántulas e individuos jóvenes, cuyos sistemas radiculares están más expuestos a los potenciales hídricos muy negativos encontrados en los horizontes superficiales del suelo (Franco. 2004). Aunque hay poca información sobre el establecimiento de plántulas de especies leñosas en las sabanas tropicales, los resultados de algunos estudios realizados con especies deciduas y siempreverdes en el Cerrado Brasileño (Oliveira y Silva. 1993; Franco *et al.* 1996 a, b; Nardoto *et al.* 1998; Kanegae *et al.* 2000), en especies siempreverdes (García-Núñez. 2003) y deciduas (Zambrano. 2003) en los Llanos de Venezuela, evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa subterránea, en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y

sobrevivir después del fuego durante la estación seca. Sin embargo, otros estudios indican que el desarrollo de un sistema radicular lo suficientemente profundo es de aproximadamente 2 años (Rizzini. 1979; Moreira y Klink. 2000), periodo en el cual las plántulas mantienen tasas de asimilación de CO₂ muy cercanas a cero en la estación seca (Sasaki *et al.* 1997; Moraes y Prado. 1998). La supervivencia de las plántulas al fuego y la estación seca está relacionada con su tolerancia al estrés hídrico y su capacidad de rebrote (Pérez y Moraes. 1991; Moraes y Prado. 1998).

Trabajos realizados en áreas de los Llanos Centrales y Occidentales, muestran una disposición espacial de las leñosas principalmente agregada, tanto a nivel inter como intra específica, tendencia que es más pronunciada en los individuos juveniles que en los adultos (San José *et al.* 1991; García-Núñez *et al.* 2001), lo cual ha sido interpretada por algunos autores como facilitación en la estructuración de la sabana (Scholes y Archer. 1997). Por otra parte, Sarmiento y Monasterio (1967) han señalado que para la EBLL las matas se encuentran ubicadas entre los límites de los niveles geomorfológicos lo cual puede indicar que la agregación de leñosas en estos sitios puede ser el producto de la heterogeneidad ambiental y no solo de la facilitación.

La estructura espacial es la disposición en el espacio de los componentes de la vegetación. Esta estructura de la comunidad en un momento dado puede ser considerada como una expresión resultante de los procesos que han ocurrido durante su desarrollo, también como resultado de los procesos que tienen lugar en el momento de la observación. El análisis de la estructura de la vegetación permite una mejor comprensión de las relaciones entre las especies, permitiendo así la obtención de una visión conjunta de la organización de la comunidad (Fariñas. 1985). En los Llanos Centrales de Venezuela (EBLL y Parque Nacional Aguaro-Guariquito), donde se ha documentado un incremento significativo en la densidad de leñosas (Silva *et al.* 2001; Thielen. 2003) (Fig. 3), el patrón espacial encontrado fue principalmente por agregación de árboles individuales, y pequeños grupos de árboles, en "matas". Esta agregación puede ser producto de interacciones positivas entre diferentes plantas lo cual puede determinar la estructura y la diversidad local de estos agrupamientos de especies leñosas (Callaway. 1995, 1997; Tewksbury y Lloyd. 2001). Este tipo de distribución

espacial podría indicar nodricismo en el cual algunas plantas tienen efectos positivos sobre otras (Tewksbury y Lloyd. 2001). Este síndrome puede ser inicialmente inferido mediante el estudio de las relaciones espaciales entre las potenciales especies asociadas. Sin embargo, requiere estudios complementarios sobre los procesos que explican la presencia de las plantas beneficiadas, como la llegada y supervivencia de las semillas, su capacidad de germinación y la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Larrea. 2007). A este respecto, Kellman. (1979) señala que el suelo bajo los árboles de sabana está enriquecido en nutrientes mientras que Kellman y Miyanishi. (1982) y Kellman. (1985), señalan que los sitios bajo los árboles de la sabana son sitios seguros para la supervivencia y crecimiento de plántulas de árboles de bosques deciduos circundantes.

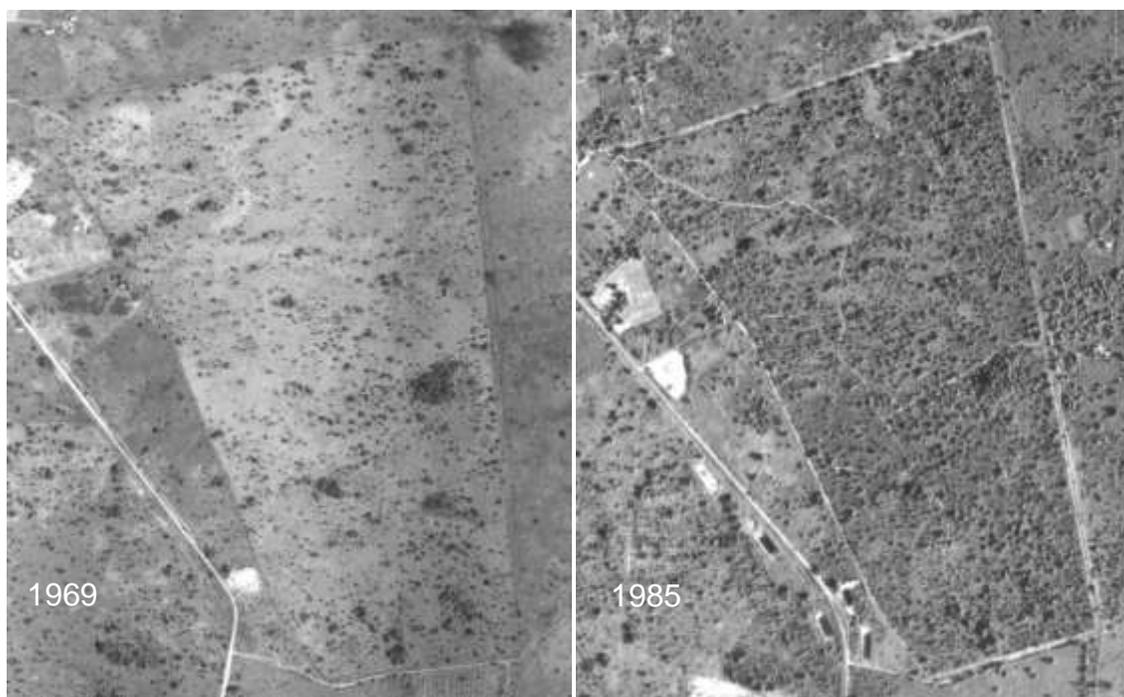


Figura 3. Fotografías aéreas donde se evidencia el incremento significativo en la densidad de leñosas desde 1969 a la izquierda a 1985 a la derecha (cortesía Dirk Thielen).

En el presente proyecto abordamos el problema del establecimiento de algunas especies leñosas, a partir de las matas, estudiando sus patrones de repartición

espacial y su relación con la cobertura de gramíneas. Con el fin de explicar los patrones espaciales de especies con fenología contrastante escogimos dos especies representativas de cada grupo funcional (siempreverde y decidua). Se estudió comparativamente el intercambio de gases y relaciones hídricas de individuos juveniles de *Curatella americana* (siempreverde) y *Cochlospermum vitifolium* (decidua) (Fig. 4) con patrones de distribución (sabana abierta vs mata) y fenología contrastantes, enfocándonos en los procesos y mecanismos que determinarían su capacidad de establecerse en el pastizal.



Figura 4: individuos juveniles de las especies leñosas estudiadas: izquierda *Curatella americana* y derecha *Cochlospermum vitifolium*.

Hipótesis Generales.

Los patrones fenológicos de los árboles de la sabana, con respecto a la tasa de recambio de hojas (siempreverdes y deciduos), se relacionan con un conjunto de características morfofuncionales: las especies siempreverdes crecen en la sabana en suelos oligotróficos, tienen sistemas radiculares profundos, hojas escleromorfas y alta resistencia al fuego, mientras que los caducifolios crecen en parches de suelo ricos en nutrientes, con un sistema radical más superficial y sus hojas son menos escleromorfas (Sarmiento. 1984). Estas diferencias deben traducirse en diferencias en los procesos de intercambio de gases, relaciones hídricas y crecimiento, determinando su capacidad de colonizar el pastizal.

Los propágulos de especies leñosas de las matas son sensibles al estrés hídrico y el fuego (Montes y Medina. 1977; Hoffman. 2004), por lo que la colonización y persistencia de estas especies sería restringida espacialmente a ciertos micrositios. Por lo tanto las plántulas se agregarían en los bordes de mata y bajo los árboles aislados.

Si las “matas” y los árboles siempreverdes en la sabana modifican las condiciones en su entorno, actuando como micro islas de recursos favorables, podrían entonces facilitar el establecimiento de especies leñosas.

Si bien los síndromes adaptativos de tolerancia y evasión, relacionados a la respuesta al déficit hídrico en individuos adultos de especies arbóreas de *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium*, podrían ser explicados por diferencias en la profundidad de sus sistemas radiculares, los individuos juveniles durante la etapa de establecimiento en la época lluviosa tendrían sistemas radiculares superficiales y por lo tanto estarían sometidos a condiciones hídricas similares, por lo cual no deberían presentar diferencias en sus respuestas funcionales al déficit hídrico.

Objetivos Generales.

Caracterizar los patrones de distribución espacial de plántulas, juveniles y rebrotes de los individuos de las especies leñosas en el gradiente borde de mata – sabana y analizar su relación con factores ambientales y bióticos de su entorno.

Estudiar algunos aspectos ecofisiológicos asociados con las relaciones hídricas y el intercambio de gases durante el período de establecimiento en el pastizal abierto de dos especies leñosas de la sabana con características fenológicas contrastantes, *Cochlospermum vitifolium* (decidua) y *Curatella americana* (siempreverde).

Hipótesis Específicas.

- Las especies leñosas de la sabana, mostrarían patrones espaciales agregados alrededor de focos de establecimiento en el entorno de las matas y árboles siempreverdes aislados, los cuales actuarían como islas de recursos hídricos y nutricionales.
- La dirección de los vientos predominantes (alisios del NE) afectarían la forma de propagación de las quemadas. Esto podría producir patrones diferenciales de establecimiento de las leñosas alrededor de las matas; de existir un lado menos afectado por el fuego.
- Los mecanismos ecofisiológicos (evasión – tolerancia) respecto al déficit hídrico y regulación estomática del intercambio de gases encontrado en los juveniles será similar a sus congéneres adultos, es decir, baja eficiencia de uso de agua determinada por patrones poco restrictivos de la pérdida de agua durante la época lluviosa y ausencia de ajuste osmótico estacional como lo reporta García-Núñez *et al.* (2011) para especies leñosas siempreverdes de los llanos occidentales de Venezuela.

Objetivos Específicos.

- Examinar el patrón de distribución de las especies encontradas en relación al borde de la mata y en relación a individuos adultos aislados.
- Examinar la densidad de las especies leñosas en el gradiente espacial borde de mata – sabana.
- Caracterizar estacionalmente las condiciones microclimáticas de los sitios ocupados por los juveniles.

- Caracterizar las condiciones nutricionales del suelo en el gradiente espacial borde de mata – sabana.
- Caracterizar estacionalmente las tasas de fotosíntesis, transpiración, la conductancia estomática y el potencial hídrico, en individuos juveniles de *Curatella americana*.
- Caracterizar en la época húmeda las tasas de fotosíntesis, transpiración, la conductancia estomática y el potencial hídrico, en individuos juveniles de *Cochlospermum vitifolium*.
- Caracterizar estacionalmente los componentes osmóticos del potencial hídrico, mediante curvas presión – volumen, en individuos juveniles de *Curatella americana* y durante la estación húmeda en los individuos juveniles de *Cochlospermum vitifolium*.
- Comparar las especies seleccionadas (*Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium*) en base a su contenido de nitrógeno foliar por unidad de peso seco y área foliar específica durante la época húmeda.

Materiales y Métodos.

Área de estudio.

El presente estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica de Los Llanos (EBLL), de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, situada en los Llanos Altos Centrales o Llanos de Calabozo, a unos 10 km al sureste de la ciudad de Calabozo (8° 56' N, 67° 25' O), Estado Guárico. Consta de una superficie de 250 ha, con altitudes que oscilan entre los 90 y los 100 m.s.n.m. decrecientes de norte a sur (Ramia. 1970, Sarmiento. 1984 y Moreno. 2001) (Fig. 5).

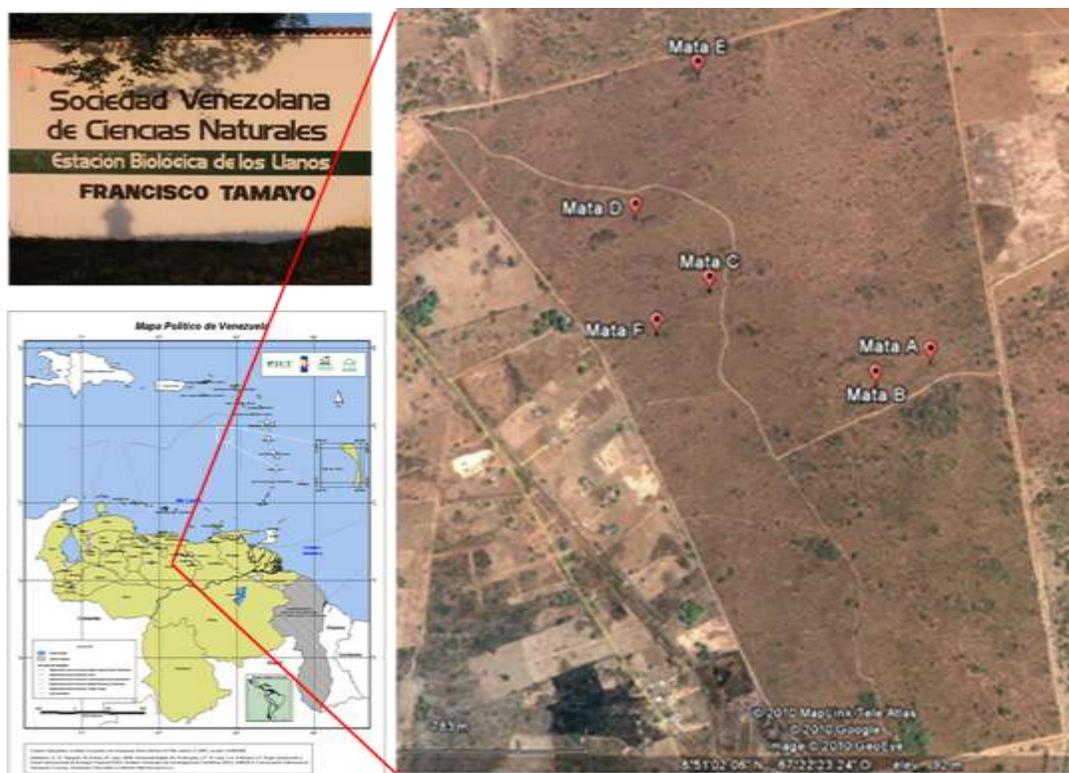


Figura 5: Área de estudio Estación Biológica de Los Llanos (EBLL), de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, situada en los Llanos Altos Centrales o Llanos de Calabozo estado Guárico, en la foto se indican los lugares de muestreo.

El clima es cálido durante todo el año (temperatura media anual de 27°C) mientras que la precipitación (1326 mm promedio anual) es marcadamente estacional y concentrada entre mayo y noviembre (Fig. 6). Los suelos de la EBLL han sido sometidos a lixiviación durante un tiempo prolongado y se caracterizan por presentar texturas arenosas, ácidos y de bajo contenido nutricional. Estos suelos son predominantemente ultisoles y oxisoles (Sarmiento y Monasterio. 1969). Monasterio y Sarmiento. (1968) identificaron, además, 4 niveles geomorfológicos basándose en la forma del relieve, la pendiente y la profundidad de la coraza laterítica, y concluyeron que estos niveles representaban las bases físicas de la organización espacial de la comunidad. Insistieron, los autores, en que los bosquetes no estaban dispuestos de manera aleatoria, sino que ocupaban los límites entre niveles geomorfológicos de una manera precisa. Un aspecto importante de la EBLL respecto a la dinámica de la vegetación, es el hecho de haber sido protegida del fuego y pastoreo desde 1960

(Blydenstein. 1962) hasta 1991, lo cual determinó cambios en la estructura del estrato herbáceo y arbóreo (Moreno. 2001; San José y Fariñas. 1971, 1983, 1991; Silva *et al.* 2001).

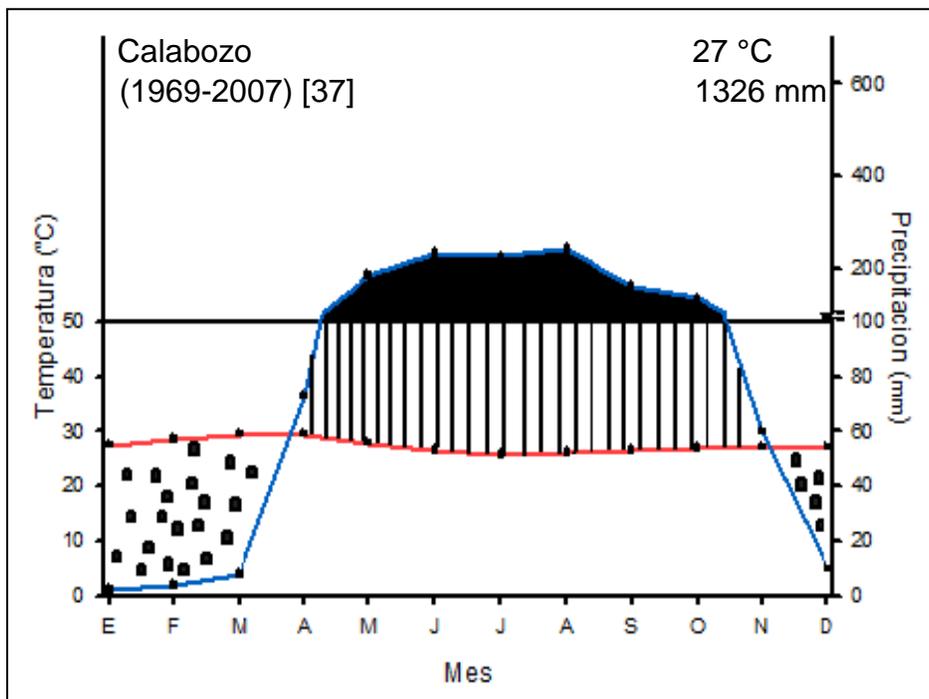


Figura 6: Climadiagrama de Calabozo Edo Guárico ($8^{\circ}51'24,96''$ N $67^{\circ}23'05,91''$ O) Venezuela para el periodo 1969 – 2007. Con promedio de temperatura media mensual (---) y precipitación (---). Datos suministrados por Ministerio del Ambiente Dirección Estatal Ambiental Guárico, 37 años de registro.

La vegetación nativa se caracteriza por un estrato herbáceo de unos 100 cm de altura, compuesto predominantemente por gramíneas C4 y cyperaceas (*Trachypogon spicatus*, *Axonopus canescens* y varias especies de *Bulbostylis*); el estrato arbóreo es descrito por Monasterio y Sarmiento. (1976), presentando dos tipos fisonómicos: sabana y bosque (“matas”). La estación presenta un continuum de fisonomías desde pastizales abiertos hasta sabanas densamente arboladas lo cual depende del geomorfológico que determina el sustrato con respecto a la profundidad de la coraza laterítica. Por otro lado, las matas se presentan como pequeños enclaves de bosque decíduo dentro de la sabana, las cuales varían desde pequeñas islas de árboles hasta grandes manchas de bosque (Fig. 7).



Figura 7: Imagen que muestra la fisonomía de la sabana en el área de estudio en la cual se distinguen individuos aislados dispersos y otros agrupados en matas.

Densidad y distribución de especies arbóreas en el gradiente mata sabana.

Para la determinación de la densidad y distribución espacial de las especies estudiadas, se delimitaron 24 parcelas (15m x 5m (75 m²)) dispuestas alrededor de 6 matas de tamaño uniforme (4 parcelas por mata, Fig. 8 y Anexo A: Figuras 33 - 37), orientadas según la dirección de los vientos predominantes en la estación seca (Alisios del NE).). Los muestreos de vegetación se realizaron en la época lluviosa, en los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2007. Tomando en cuenta que el fuego se propaga movido por el viento, lo cual podría producir patrones diferenciales de quemados alrededor de las matas, las parcelas se ubicaron radialmente a partir de las matas siguiendo las direcciones NE, NO, SE y SO. Las matas varían de tamaño pequeño a mediano (430 a 1500 m²); cada parcela fue dividida cada metro (total = 360 subparcelas de 1m x 5m = 1800 m² de área muestreada).

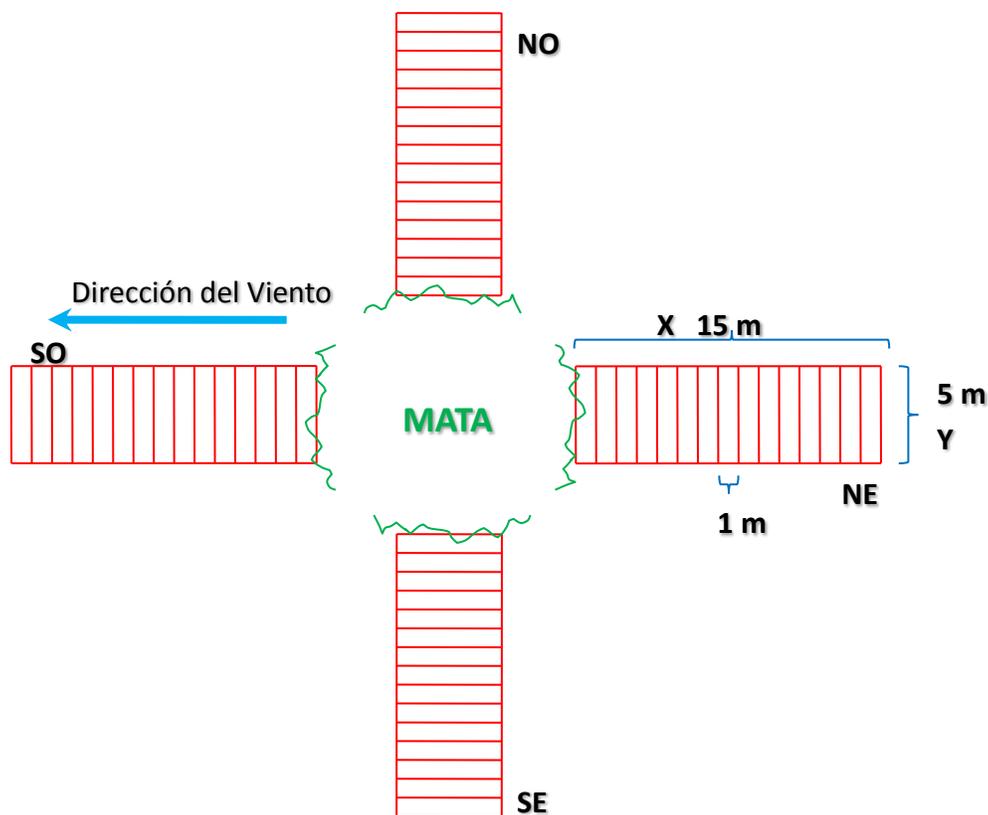


Figura 8: Diagrama de muestreo en el cual se muestra la distribución de las cuatro parcelas en las diferentes orientaciones alrededor de la mata, se indica la dirección de los vientos alisios del NE y como se divide la parcela en 15 subparcelas.

En cada parcela se realizó un censo, determinando la ubicación espacial de cada individuo, mediante coordenadas cartesianas (x , y) generándose así un conjunto de datos que recibe el nombre de patrón espacial de puntos (Diggle. 2003) con miras a elaborar planos de distribución.

Este método asume que el patrón espacial de puntos de una población, comunidad, etc., es una muestra concreta de un proceso espacial subyacente, que se puede describir, y cuyas propiedades son una representación del patrón o procesos subyacentes (De la Cruz. 2006). Su empleo se basa en la asunción de que el análisis del patrón espacial podría explicar los mecanismos subyacentes a la construcción de la estructura y al funcionamiento de la dinámica de poblaciones y comunidades (Wiegand *et al.* 2003; Seabloom *et al.* 2005). Este método de muestreo ($n= 6$ matas) permitió disponer de seis parcelas orientadas para cada sentido (NE, SE, NO y SO),

pudiéndose comparar la densidad y dispersión en las cuatro direcciones cardinales para las seis matas; a su vez, permitió comparar estos parámetros (densidad de individuos y patrones de distribución espacial) disponiendo de las 24 parcelas en conjunto y así determinar si existen diferencias entre las matas y entre las parcelas de una misma mata. La predicción esbozada en la figura 14, se sometió a prueba ajustando a una distribución logarítmica los datos de abundancia de individuos leñosos y de la cobertura de gramíneas (estimada a través del método del cuadrado puntual) a lo largo del gradiente bode de mata – sabana.

Se realizaron observaciones sobre el patrón de distribución espacial de las especies leñosas encontradas, de dos maneras. Primero se sometió a prueba la hipótesis de que los individuos están distribuidos uniformemente a medida que nos alejamos del borde de la mata, lo cual se realizó comparando una distribución uniforme con la distribución observada (Pélissier y Goreaud. 2001). Por otro lado, se estudió si la densidad de plántulas de especies leñosas es la misma a campo abierto o bajo el dosel de árboles adultos creciendo en medio del pastizal. Se estimó la cobertura de las gramíneas, alejándonos del borde de la mata, utilizando el método del cuadrado puntual, realizando 50 puntos por cada subparcela teniendo un total de 750 puntos por parcela. Esta estimación permitió mostrar como varía la cobertura de gramíneas a medida que nos alejamos o nos acercamos a la mata teniendo partes de la parcela en sabana y partes con influencia directa de la mata.

Distribución espacial de los individuos en las parcelas.

El análisis de la distribución espacial se hizo con el fin de describir el patrón de agregación general de los individuos de especies leñosas producto de la respuesta de las especies a los gradientes ambientales en las en las parcelas.

Para realizar este análisis se emplearon diferentes métodos para caracterizar la distribución espacial en las parcelas, como el Índice de dispersión (ID) o Relación de varianza sobre la media, lo cual se comparó con la distribución ji-cuadrada en conjunto. El índice de dispersión es igual a:

$$ID = \frac{S^2}{\bar{X}}$$

Donde

\bar{X} es la media y

S^2 es la varianza;

Si la muestra estudiada tiene repartición aleatoria, lo cual corresponde a una distribución de Poisson, entonces ID será igual a 1; la significancia de ID se somete a prueba comparando con la distribución teórica de ji-cuadrado (χ^2), siendo igual a:

$$X^2=ID(N-1)$$

Donde N es el número de individuos del área de estudio, según la prueba de ji-cuadrado con un grado de significancia de probabilidad de 0,05 sí el valor calculado para X^2 se encuentra entre los valores críticos tabulados para ji-cuadrado (0,975 y 0,025) la dispersión es aleatoria, si el valor calculado es mayor al tabulado la distribución es agrupada y si es menor la distribución es uniforme.

Otro índice es el de Green (GI) donde $GI=IC/(N-1)$, donde n es el número de individuos en la parcela; cuando GI tiende a 0 indica que la distribución de los individuos en la parcela es aleatoria y cuando es igual a 1 este indica un máximo de agrupamiento (Ludwig y Reynolds. 1988).

El índice de Morisita está relacionado con el Índice de agregación. Es la probabilidad de que dos puntos elegidos al azar entre toda la población se encuentren en el mismo cuadrante. Cuando mayor es el valor de IM, más agrupada es la distribución.

En el caso de patrones uniformes o regulares, la probabilidad de encontrar un punto en las inmediaciones de otro es menor de la que tendría un patrón aleatorio mientras que en los patrones agrupados la probabilidad es mayor. El estimador más popular de las propiedades de segundo orden es la función K de Ripley (De la Cruz

2006). Al igual que otras herramientas para el análisis de la estructura espacial, esta ecuación se basa en la hipótesis nula de que el patrón de puntos presenta una distribución aleatoria. El rechazo de esta hipótesis implica que las especies estudiadas no tienen una distribución aleatoria (Said. 2001).

La función K se define como

$$K(r) = \lambda^{-1} \quad [n^{\circ} \text{ medio de individuos en un radio } r \text{ alrededor de cualquier individuo}]$$

siendo λ la densidad de individuos (n° de individuos por unidad de área). Con frecuencia se define la función K diciendo que $\lambda K(r)$ es el número medio de individuos dentro de un círculo de radio r alrededor de un individuo 'típico' del patrón (sin contar dicho individuo central). Por lo tanto, $K(r)$ describe las características del proceso de puntos a muchas escalas (tantas como diferentes r consideremos). La forma más sencilla de estimar λ y $K(r)$ sería:

$$\lambda = \frac{N}{A} \qquad K(r) = \frac{1}{\lambda} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N I(d_{ij} < r)$$

dónde:

N es el número de puntos del patrón,

A la superficie del área de estudio y

$I(d_{ij} < r)$ la función indicadora,

que toma el valor de 1 si la distancia entre los puntos i y j es menor que r , y 0 en el caso contrario (Rosenberg y Anderson. 2011; De la Cruz. 2006; Rozas y Camarero. 2005; Northa y Greenberg. 1998; Barot *et al.* 1999).

La función $K(r)$ refleja el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos mediante el cómputo del número de puntos vecinos que se encuentran dentro de un círculo de radio d centrado en cada uno de los puntos. El

estadístico fue calculado cada 1cm y para un valor máximo de r igual a 10% de la escala, analizando a todas las parcelas del muestreo (Haase. 1995).

La distribución espacial aleatoria fue generada mediante la simulación de las coordenadas correspondientes a series aleatorias de puntos del mismo tamaño que cada una de las series analizadas. El análisis univariable de 99 simulaciones permitió obtener intervalos de confianza del 95% a partir de los valores máximo y mínimo de $K(d)$ para cada valor de d . Para las distribuciones aleatorias la curva $K(r)$ se mantiene dentro del intervalo de confianza del 95% así construido.

Las medidas de este tipo son muy susceptibles a los efectos de borde, esto ocurre cuando uno de los puntos queda muy cerca o en el borde de la parcela, teniendo que estimar el número de individuos que pudieron quedar dentro del círculo de radio r . Hay varias posibles correcciones para los efectos del borde, el toroide, la estimación, el uso de una banda de seguridad dentro de la parcela (Getis. 1984; Gignoux *et al.* 1999; Haase. 1995); en este estudio se empleó la corrección de borde: Superficie de la circunferencia, en la cual se estima el número de individuos que se pueden encontrar en la porción de la circunferencia que queda fuera de la parcela (Rosenberg y Anderson. 2011).

Los resultados obtenidos fueron transformados en la función $L(d) = d \cdot [K(d)/\pi]^{1/2}$ para matrices de dos dimensiones. La interpretación de los resultados se realizó representando gráficamente $L(d)-d$ contra d . Esta transformación ajusta la hipótesis nula al valor cero y estabiliza la varianza, facilitando la interpretación de los resultados. Si la función empírica es igual a cero o se encuentra entre los límites de confianza entonces tiene una distribución aleatoria, si es significativamente mayor que cero existe regularidad, si es significativamente menor que cero hay agregación (Haase. 1995; Szwagrzyk y Czerwczak. 1993 y Rosenberg y Anderson. 2011).

Por otra parte, el análisis de la estructura espacial de una población se hace bajo la asunción de estacionaridad (es decir, que este no cambia en su intensidad en el área de estudio a lo largo de gradientes) (De la Cruz Rot. 2006). Este aspecto debe tomarse en cuenta en la interpretación de los resultados de la K de Ripley en este estudio, ya

que la agregación de puntos pudiera ser en parte el resultado de los cambios en densidad de las especies desde la mata hacia la sabana y no reflejar una agregación espacial local entre individuos a la escala que estos interactúan entre sí (individuo a individuo, a escala de menos de 1 m) (Luis Daniel Llambí, comunicación personal).

Para realizar este análisis se empleó el programa PASSAGE (Rosenberg y Anderson. 2011) de licencia libre recomendado por Rozas y Camarero. (2005) y Camarero y Rozas. (2006).

Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor.

Para estimar la relación entre los individuos juveniles de especies leñosas y los individuos adultos dispersos en la sabana, se estudiaron 30 árboles de sabana estableciendo una parcela circular cuyo centro es el árbol; la parcela tiene un diámetro de 8 metros; en ésta se contó el número de individuos dentro de cada parcela circular para determinar la media y la varianza de estos. Luego se escogieron 30 parcelas al azar del mismo tamaño en la sabana, en las cuales no existían árboles adultos y se realizó el mismo procedimiento (Fig. 9).

Los resultados fueron analizados mediante el empleo del test de Kruskal-Wallis. Otros métodos que se emplearon fueron: el test de la mediana y el test de la media. De existir relaciones positivas, se esperaría que la densidad de individuos sea mayor bajo la cobertura de los árboles adultos que en el pastizal.

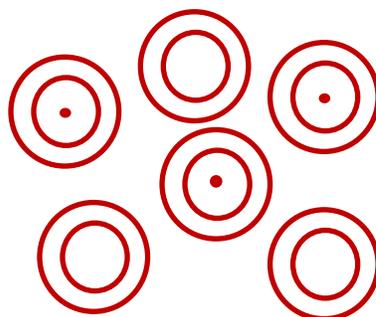


Figura 9: Diagrama de muestreo de árboles aislados de sabana vs sabana, El punto en el centro de los círculos representa un árbol adulto.

Caracterización microclimática y de las condiciones nutricionales en el gradiente borde de mata - sabana.

Para la caracterización microclimática de los sitios de estudio (borde de mata y sabana) se emplearon dos estaciones microclimáticas (HOBO – Onset Corp.) (Fig. 10). Las estaciones microclimáticas se distribuyeron en diferentes situaciones: borde mata; y sabana. Cada estación registró los siguientes datos: densidad de flujo de fotones fotosintético (DFFF; 1 sensor colocado a 1,5 m sobre el nivel del suelo); temperatura del suelo superficial (1 sensor protegido de la radiación directa). Las mediciones se realizaron desde la 6:00 a las 18:00 horas durante nueve días de la época lluviosa en los meses de octubre 2007 (tres días;72 horas); noviembre 2007 (tres días;72 horas) y junio 2008 (tres días;72 horas), y durante tres días (72 horas) de la estación seca (marzo 2008).



Figura 10: Estaciones microclimáticas (HOBO – Onset Corp.) empleadas para la caracterización de las condiciones microclimáticas en el gradiente mata sabana.

Para la caracterización del estatus nutricional de los suelos se seleccionaron tres matas en las cuales se realizaron los censos de árboles; se tomaron 6 muestras de suelo de 0 – 15 cm de profundidad; 3 muestras de 0-5m y 3 muestras de 10-15m desde el borde de la mata (Fig. 11); se obtuvieron muestras compuestas para cada distancia desde el borde para las tres matas. Se caracterizó las condiciones físico – químicas del suelo: textura, estructura, pH, concentración de Al^{3+} , contenido de materia orgánica, %

de saturación de bases, capacidad de intercambio catiónico, profundidad del suelo (Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes).

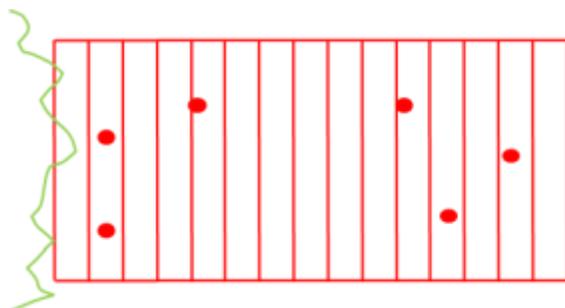


Figura 11: Diagrama ilustrativo de la toma de muestras de suelo en la parcela del muestreo.

Estudio ecofisiológicos de especies leñosas seleccionadas.

Mediante un muestreo preliminar fueron seleccionadas dos especies, *Curatella americana* (siempreverde) y *Cochlospermum vitifolium* (decidua) para ser comparadas en términos de sus patrones de intercambio de gases y relaciones hídricas. Ambas especies son dominantes en el estrato abierto de la sabana y en las matas respectivamente.

Curatella americana (Dilleniaceae) (Fig. 12) es un árbol siempreverde de 4 a 6 m de alto, con ramas escamosas con numerosos nudos y entrenudos cortos. Las hojas son alternas, el haz y el envés foliar son ásperos al tacto, la nerviación es prominente por el envés, la lámina foliar es oblonga, el ápice redondeado, la base es angosta o truncada, de 6 a 16 cm. de longitud y de 2 a 8 cm. de ancho, con borde aserrado. Las inflorescencias son en racimos caulinares, de 2 a 3 cm pedicelados, con 7 a 14 flores. Los frutos cuando están inmaduros son globosos e hispídos. Su distribución geográfica incluye a Cuba, México, Honduras, Belice, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Guatemala, El Salvador, Guayana Francesa, Surninam, Guyana, Trinidad, Venezuela, Colombia, Perú, Brasil y Bolivia. Esta especie está adaptada al fuego, a las altas temperaturas y a condiciones de suelo seco. Es uno de los primeros colonizadores

después del fuego (Schnee. 1984). En el área de la sabana abierta de Roraima al norte de la Amazonia Brasileña, se reporta que el pico de floración es entre los meses de noviembre y diciembre, pudiéndose alargar de octubre a febrero dependiendo de las condiciones climáticas Barbosa *et al.* (2003).



Figura 12: *Curatella americana*, izquierda individuos adultos y derecha rebrote de juvenil después de la quema.

Cochlospermum vitifolium (Cochlospermaceae) (Fig. 13) es un árbol caducifolio, de 3 a 12 m (hasta 17 m) de altura con un diámetro a la altura del pecho de hasta 70 cm, copa redondeada y abierta, hojas alternas de 10 a 30 cm de ancho, acorazonadas en la base, profunda y palmadamente 5-lobulada, lóbulos acuminados, crenado-aserrados, glabros en el haz, puberulentos en el envés; tronco derecho, ramas ascendentes, bastante gruesas y de apariencia desgarrada; corteza externa lisa a someramente fisurada en los árboles viejos, se desprende en pedazos largos y pequeños, brillante cuando joven, gris plumiza, a veces con lenticelas longitudinales grandes; inflorescencias en racimos o panículas pubescentes, creciendo en las axilas superiores o terminales y midiendo hasta 15 cm de largo y 45 cm de ancho. Su distribución geográfica varía desde México hasta Sudamérica; se le encuentra en los trópicos del continente americano desde el occidente de México, a lo largo de Centroamérica, y en el norte de América del Sur, hasta Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil, las Guyanas y Trinidad. Prospera en climas secos, se desarrolla en suelos de tipo: arcilloso, moreno-seco y roca caliza (Schnee. 1984). Para los bosques pioneros en Costa Rica se encuentra que la producción de hojas ocurre continuamente durante la estación lluviosa, mientras que su caída se inició en ausencia de cambios en el

contenido de agua del suelo. La reproducción ocurrió durante la sequía, y la brotación ocurrió antes del inicio de las lluvias (Fallas-Cedeño *et al.* 2009).



Figura 13: *Cochlospermum vitifolium*, izquierda rebrote de adulto quemado y derecha juveniles.

Medición del intercambio de gases.

Durante la época lluviosa se realizaron, para individuos juveniles de ambas especies, 6 cursos diarios (Dos cursos en octubre de 2007, dos cursos en noviembre de 2007 y dos cursos en junio de 2008) de intercambio de gases y potenciales hídricos a intervalos regulares desde la madrugada hasta el atardecer (6:00 – 18:30), así como de variables microclimáticas (temperatura foliar, temperatura del aire y HR %). Igualmente, para tener como un parámetro de referencia durante la época lluviosa se realizaron dos cursos diarios de estas variables en individuos adultos de ambas especies. En la estación seca, solo se pudo hacer mediciones en los juveniles de *C. americana* (3 cursos diarios en marzo de 2008), ya que no se encontraron plantas juveniles de *C. vitifolium*. como parámetro comparativo se midió el intercambio de gases para individuos adultos de estas especies. Para las mediciones de asimilación de CO₂ (A), transpiración (E), conductancia estomática (Gs) y densidad de flujo de fotones fotosintético (DFFF), se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases, operado en modo abierto (ADC LCA-4, Hoddesdon, UK), consistente en una cámara foliar, una unidad abastecedora de aire y un analizador de gases infrarrojo. Las

mediciones se realizaron en individuos juveniles de ambas especies de recién establecimiento (≤ 1 año). Este carácter en el caso de *C. americana* se verificó escarbando alrededor de cada planta dejando expuesto el sistema radicular; de este modo se comprobó su origen (rebrote interconectado a la raíz de un adulto o plántula individual), viendo el número de hojas, presencia de verticilos de cicatrices foliares; profundidad estimada de la raíz a través de los cambios del grosor con la longitud. Los individuos medidos de *C. americana* se encontraban en la sabana y bajo árboles aislados con un dosel muy abierto. En el caso de *C. vitifolium*, los individuos fueron marcados a comienzos de la época lluviosa en el mes de julio; estos eran de recién germinación ya que todavía poseían adheridos los cotiledones. Para el momento en el que se realizaron las mediciones ecofisiológicas (octubre – noviembre 2007) tenían entre 6 y 7 meses. Los individuos medidos de *C. vitifolium* se encontraban en el borde de una mata y bajo árboles aislados con un dosel muy abierto. Se utilizaron 5 individuos ($n=5$) por especie, una hoja por individuo, 3-5 registros por hoja.

Para *C. americana* se construyeron estacionalmente curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz, con los datos obtenidos en el campo para estudiar el efecto de la sequía sobre: la eficiencia cuántica, tasa máxima de fotosíntesis a luz saturante, punto de compensación. En el caso de *C. vitifolium* solo se hicieron en la época lluviosa ya que para la época seca después de la quema no se encontraron individuos juveniles.

Ecuaciones empleadas para los cálculos del intercambio de gases (manual del LCA-4, ADC):

- Conversión de flujos molares a flujos volumétricos:
El LCA-4 mide los flujos de aire utilizando flujímetros de masa, teniendo que los flujos medidos son flujos molares.

$$V = u * V_{m20} * (273 + T_{ch}) / 293 * p * 60 \text{ (unidades: ml min}^{-1}\text{); donde:}$$

V : flujo volumétrico de aire

V_{m20} : volumen de 1 mol de aire a 20 °C y 1 bar (m^3)

T_{ch} : temperatura de la cámara foliar (°C)

p : presión ambiental (bar)

- Flujo molar de aire por m^2 de superficie foliar:
 $u_s = u / \text{área}$;

dónde: u : flujo molar de aire (mol s^{-1})

área : área foliar proyectada (m^2)

- Tasa de transpiración:
 $E = u_s * \Delta W$

dónde: ΔW : diferencia de concentración de vapor de agua (vapor de agua que entra y sale de la cámara; mol mol^{-1}) (efecto de dilución por transpiración, corregido)

u_s : flujo molar de aire hacia dentro de la cámara por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

- Resistencia estomática al vapor de agua:
 $r_s = (W_{\text{hoja}} - W_{\text{an}}) / (\Delta W * u_s) - r_b$

dónde: W_{hoja} : concentración de vapor de agua a saturación a la temperatura de la hoja (mol mol^{-1}); $W_{\text{hoja}} = e_s / p$

e_s : presión de vapor a saturación a la temperatura de la cámara foliar (mbar)

p : presión atmosférica (mbar)

ΔW : diferencia de concentración de vapor de agua a través de la cámara foliar (mol mol^{-1})

W_{an} : concentración de vapor del vapor de agua que sale de la cámara (mol mol^{-1})

r_b : resistencia en capa límite al vapor de agua ($m^2 \text{s mol}^{-1}$)

u_s : flujo molar de aire por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

- Conductancia estomática al vapor de agua:
 $g_s = 1 / r_s$ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

dónde: r_s resistencia estomática al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

- Tasa fotosintética (tasa de intercambio de CO_2 en la cámara foliar):
 $A = u_s^* \Delta C$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

dónde: ΔC diferencia en la concentración de CO_2 a través de la cámara ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

u_s : flujo molar de aire por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

- Concentración de CO_2 en la cavidad sub-estomática (C_i):
 $C_i = [(g_c - E/2) c'_{an} - A] / (g_c + E/2)$ ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

dónde: $g_c = 1 / (1,6r_s + 1,37r_b)$

c'_{an} : Flujo de CO_2 hacia afuera de la cámara ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) (efecto de dilución corregido)

E : tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

A : tasa fotosintética de intercambio de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

r_b : resistencia en capa límite al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

r_s : resistencia estomática al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

Condiciones Microclimáticas

Temperatura aire.

Se utilizaron termopares contruidos con dos metales diferentes (tipo "T", Cobre-Constantan), formando dos uniones, las cuales al estar a diferente temperatura generan un pequeño diferencial eléctrico que es proporcional al diferencial de temperatura que puede ser medido con la ayuda de un termómetro digital (OMEGA, USA, mod. HH23). Se realizaron mediciones de la temperatura del aire bajo las hojas de tres individuos por especie, paralelas a las mediciones de intercambio de gases.

Humedad relativa.

Para su medición se utilizó un higrómetro - termómetro digital (OMEGA, USA, mod. RH-200 °F) de lectura directa con una precisión de 1 % de humedad relativa, se tomaron mediciones para las especies estudiadas cada 2 horas de 6:00 am a 6:00pm.

Se calculo la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), utilizando la temperatura del aire y la temperatura foliar (se colocaron 3 termo pares foliares en tres plantas diferentes).

El DPV es la diferencia entre la presión de saturación a la temperatura de la hoja y la presión de vapor ambiental, se calculó mediante la humedad relativa del ambiente y tablas de presión de vapor de saturación (Pearcy *et al.* 1989), utilizando la siguiente ecuación:

$$DPV = p_h - (p_a * HR/100)$$

Dónde:

p_h = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa)

p_a = presión de vapor de saturación a la temperatura ambiente (KPa)

HR = Humedad relativa (%).

Área foliar y área foliar específica.

Para estos parámetros se colectó material vegetal de individuos juveniles de ambas especies con la misma distribución espacial y tamaño que los medidos en el intercambio de gases. Las muestras fueron recolectadas al final de las mediciones de intercambio de gases al atardecer, colocadas en bolsas plásticas con papel absorbente humedecido, y conservadas en una cava refrigerada, hasta el momento que se midieron en el laboratorio en un período que no excedió las 24 horas. El área foliar fue medida en 20 hojas, mediante su digitalización con el programa Irfanview, con la utilización de un Scanner Canon LiDe 20, a 600 dpi de resolución, y posteriormente analizadas con el Software ImageJ de código abierto. Finalmente este material fue

llevado a la estufa por 72 horas a 60 °C para obtener el respectivo peso seco. El área foliar específica se determinó dividiendo el área foliar de cada muestra entre su peso seco.

Medición del potencial hídrico foliar.

La condición hídrica de la planta se evaluó midiendo la tensión del agua en el xilema, la cual es aproximadamente igual al potencial hídrico foliar (Ψ_L) (Taiz y Zeiger. 1991), utilizando una bomba de presión (PMS mod. 600, Corwallis, Oregon, E.U.A.). En cada curso diario se midió el potencial hídrico foliar en tres plantas, comenzando entre las 6:00 y 6:30 am (potencial antes del amanecer), al mediodía (potencial mínimo) y en la tarde, entre las 17:30 y 18:30 hrs, al final de las mediciones de intercambio de gases. Debido a que el estudio estuvo enfocado en individuos juveniles se midió el potencial hídrico utilizando plantas juveniles completas (porción aérea de 3 individuos por medida). En los adultos, se midió en hojas completamente expandidas de 5 individuos.

Curvas presión volumen.

Los componentes osmóticos del potencial hídrico foliar se evaluaron en la época húmeda para individuos de ambas especies y en la época seca, solo para individuos de *Curatella americana*. Estas curvas se realizaron con una bomba de presión, siguiendo el método sugerido por Tyree y Hammel (1972). En el campo se tomaron 15 individuos (con la misma distribución espacial y tamaño que los medidos en el intercambio de gases) juveniles completos (parte aérea y parte subterránea) por especie de *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium*, las cuales se introdujeron inmediatamente en un recipiente con agua, luego de esto se cortaron nuevamente dentro del mismo para evitar la entrada de burbujas de aire en el xilema. Las muestras fueron cubiertas con bolsas plásticas para evitar la pérdida de agua por transpiración, luego se trasladaron al laboratorio donde se mantuvieron por un periodo no mayor a 12 horas en la oscuridad para permitir la completa saturación de las hojas, después de lo cual se aplicó el siguiente procedimiento:

Saturadas las muestras, se realizaron cortes dentro del agua, se insertó la muestra dentro en un tapón de goma y se introdujo en la bomba de presión, inmediatamente se

pesaron para obtener el peso de saturación, y se obtuvo el potencial hídrico foliar; luego de despresurizar lentamente la cámara para evitar daños en el tejido foliar, se colocó la muestra al aire libre para que transpiraran, luego de un tiempo se repitió el proceso de pesado y obtención del potencial hídrico de forma continua, finalmente se obtuvo el peso seco de la muestra secándola a 60 °C hasta tener un peso constante.

Con los datos obtenidos para cada especie se construyeron las curvas de presión – volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso de potencial hídrico foliar ($1/PH_f$) y el volumen extraído (V_e) de agua a un potencial hídrico dado.

Las curvas presión - volumen presentan dos fases, una exponencial negativa, en la que se produce una disminución fuerte del potencial hídrico dado principalmente por potencial de turgor con pequeñas pérdidas de agua, y una fase lineal donde la muestra pierde una gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones del potencial hídrico total, correspondiente al potencial osmótico.

Haciendo un ajuste de la fase lineal a la ecuación de una recta de la forma $1/PH_f = a + b (V_e)$, se calculó el potencial osmótico de saturación cuando $V_e = 0$. El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, fue estimado seleccionando el valor de V_e correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Este valor de volumen extraído en el punto de pérdida de turgor, se introduce en la ecuación de regresión, para determinar el valor de Presión osmótico en el punto de pérdida de turgor.

El contenido relativo de agua y de agua osmótica retenida en el punto de pérdida de turgor, respectivamente, se calculó con las siguientes fórmulas:

$$CRA^o = (V_t - V_{ept}) / V_t * 100$$

$$Agua^o = V_{ept} / V_o * 100$$

Dónde:

V_t = Volumen total de agua de la muestra

V_{ept} = Volumen extraído en el punto de pérdida de turgor.

V_o = Volumen de agua simplásmica.

Las curvas se realizaron mediante el programa desarrollado por Dulhoste. (2010).

Contenido de nitrógeno foliar.

Para hacer las determinaciones del peso foliar específico y el contenido de nitrógeno foliar, se tomaron estacionalmente muestras (10 hojas por especie) de material foliar de individuos juveniles con la misma distribución espacial y tamaño que los medidos en el intercambio de gases en el caso de *C. americana*. Para *C. vitifolium* solo se hicieron mediciones para la época lluviosa. Las determinaciones de nitrógeno total en las hojas se realizaron a través del método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con HCL 0,01 N (Müller. 1961). Los contenidos se expresaron en mg de N total / g de peso seco de muestra.

Análisis Estadístico de los datos Ecofisiológicos:

Se aplicaron pruebas no paramétricas de análisis de la varianza (Kruskal-Wallis).

Resultados

Especies leñosas encontradas en el gradiente borde de mata – sabana

La tabla 1 muestra las especies encontradas en los censos realizados. El mayor número de especies registradas proviene de los censos de parcelas rectangulares alrededor de las matas, con un total de 14 especies, seguido de los censos en parcelas circulares alrededor de los árboles en la sabana abierta con un total de 9 especies y por último con 4 especies encontrados en los censos de parcelas circulares en la sabana.

Tabla 1: Especies encontradas en la totalidad de los muestreos realizados

Especies en parcelas alrededor de las matas	Especies bajo árboles solitarios	Especies en sabana	Abreviatura
<i>Allophylus occidentalis</i>			All occ
<i>Bauhinia benthamiana</i>			Bau ben
<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>	Bow vir
<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Byr cra
<i>Casearia sylvestris</i>	<i>Casearia sylvestris</i>		Cas syl
<i>Cassia moschata</i>			Cas mos
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	<i>Cochlospermum vitifolium</i>		Coc vit
<i>Copaifera officinalis</i>			Cop off
<i>Cordia aff. C. hirta</i>	<i>Cordia aff. C. hirta</i>		Cor hir
<i>Curatella Americana</i>	<i>Curatella americana</i>	<i>Curatella americana</i>	Cur ame
<i>Erythroxylon orinocense</i>	<i>Erythroxylon orinocense</i>	<i>Erythroxylon orinocense</i>	Ery ori
<i>Genipa caruto</i>	<i>Genipa caruto</i>		Gen car
<i>Godmania macrocarpa</i>	<i>Godmania macrocarpa</i>		God mac
<i>Jacaranda obtusifolia</i>			Jac obt

Las especies encontradas están divididas fenológicamente en 9 siempreverdes y 5 deciduas. Aristeguieta. (1966) describe estas especies de la siguiente manera: *Allophylus occidentalis* (Sapindaceae): arbolito siempreverde de unos 4 m de alto común en las matas; *Bauhinia benthamiana* (Caesalpiniaceae): árbol siempreverde con tronco no bien diferenciado de unos 4 m de alto común en las matas; *Bowdichia virgilioides* (Papilionaceae): árbol siempreverde hasta de 8 m de alto muy común en el medio de la sabana y alrededor de las matas; *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae): árbol siempreverde de 4 a 6 m de alto común en la sabana y alrededor de las matas; *Casearia sylvestris* (Flacourtiaceae): arbusto hasta árbol siempreverde pequeño que

crece alrededor de las matas e invasor de la sabana normal; *Cassia moschata* (Caesalpinaceae): árbol deciduo de 10 a 14 m de alto común en las matas; *Copaifera officinalis* (Caesalpinaceae): árbol siempreverde de 15 o más m de alto común en las matas; *Cordia aff. C. hirta* (Boraginaceae): árbol siempreverde de 2 o más m de alto común alrededor de las matas; *Erythroxylon orinocense* (Erythroxylaceae): árbol pequeño siempreverde común en las matas; *Genipa caruto* (Rubiaceae): árbol deciduo de 8 a 12 m de alto común en las matas; *Godmania macrocarpa* (Bignoniaceae): árbol deciduo de 6 a 8 m de alto común en las matas; *Jacaranda obtusifolia* (Bignoniaceae): árbol deciduo de unos 6 m de alto común en las matas grandes de la estación.

Densidad y distribución de árboles y gramíneas en el gradiente borde de mata – sabana.

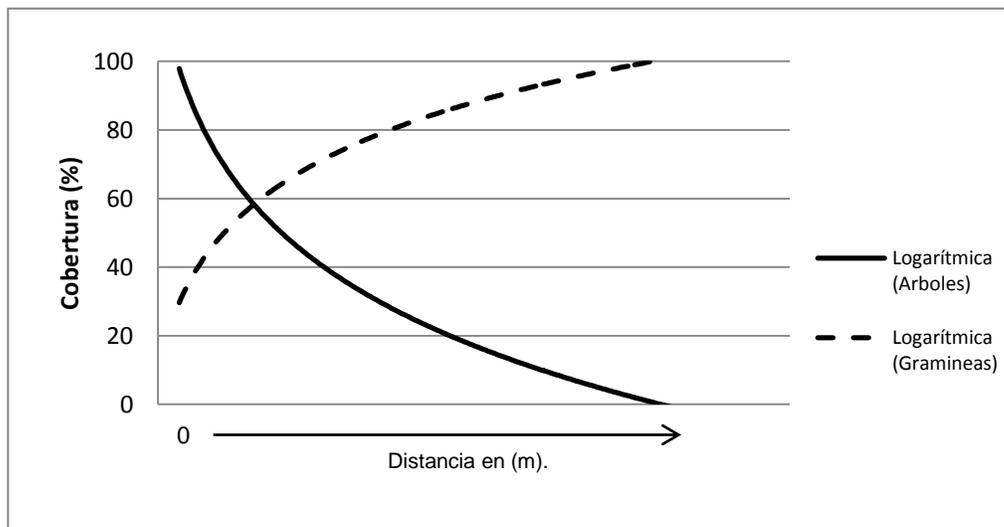


Figura 14: Distribución esperada de especies leñosas y gramíneas en el gradiente mata sabana.

La Fig. 14, muestra la tendencia esperada de variación de la densidad relativa de especies arbóreas (línea continua) y de la cobertura de gramíneas (línea discontinua), es decir, que el número de individuos de especies arbóreas disminuyan, y que la cobertura de las gramíneas aumente a medida que nos alejamos del borde de la mata o entramos a la sabana. En general, encontramos que las matas estudiadas que se cumplen las predicciones de este modelo (Figura 15; Anexo B). Este comportamiento se vio afectado por la aparición de árboles aislados, el afloramiento de

suelos rocosos o la presencia de hormigueros; otro factor que afectó este tipo de distribución, es el tipo de gramínea encontrada, ya que en los datos de campo se pudo apreciar que *Hyparrhenia rufa* (gramínea africana invasora) manifiesta un comportamiento diferente al de otras gramíneas, caracterizado por elevadas coberturas a lo largo de toda la parcela, incluso en el borde de la mata. Los árboles aislados, por lo general, provocan un aumento o pico en la línea de tendencia por un incremento en el número de árboles; los suelos más rocosos, así como la presencia de hormigueros, provocan una drástica disminución en la densidad de especies leñosas como en la cobertura de gramíneas y la presencia de *Hyparrhenia rufa* ocasiona un incremento en la cobertura de gramíneas a lo largo de toda la parcela. En la figura 15 se describe cómo es este patrón de distribución en una mata representativa (mata A) a lo largo de las transectas orientadas cardinalmente desde el borde de la mata hacia la sabana.

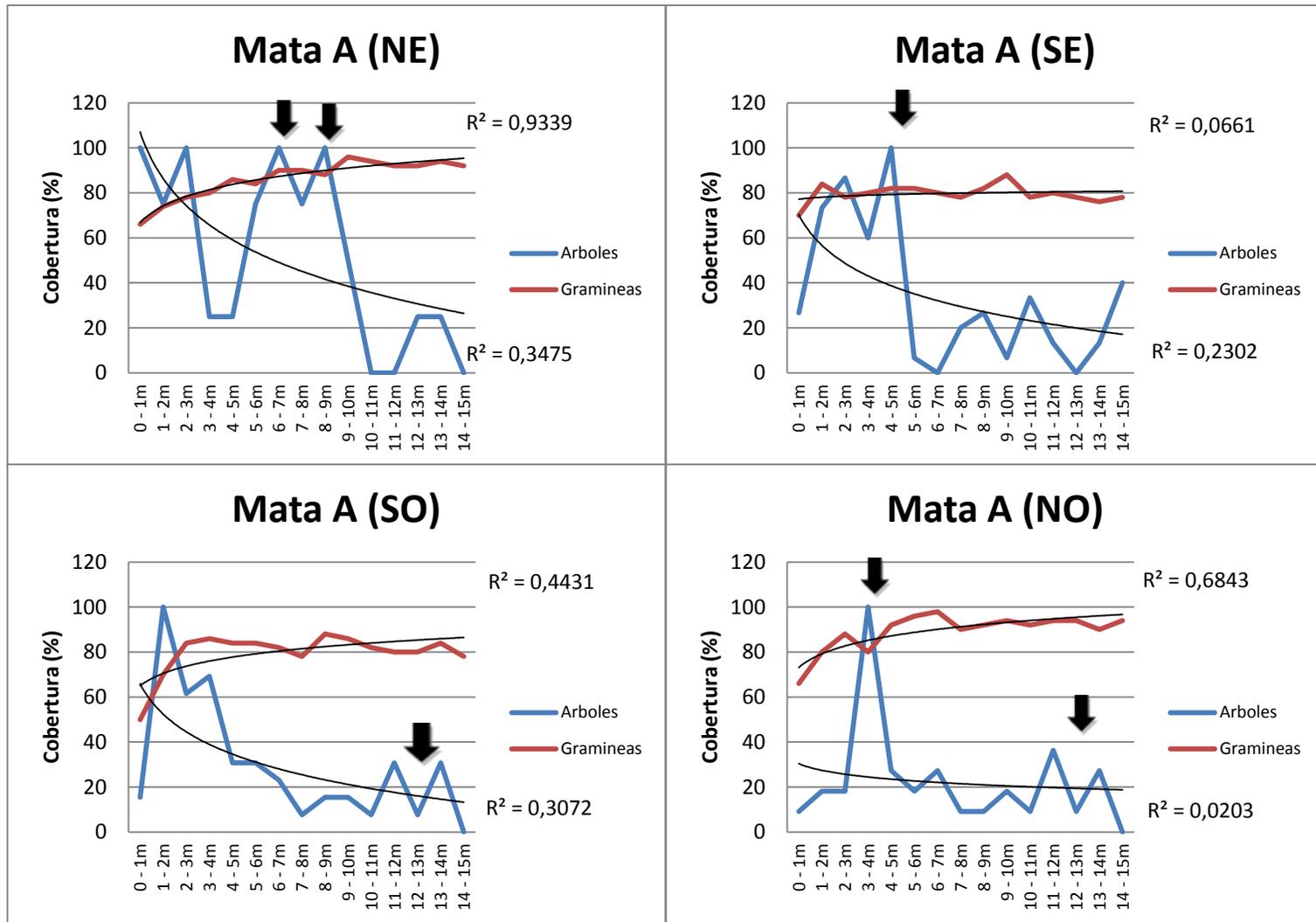


Figura 15: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata A, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.

En esta mata (mata A) la densidad de especies leñosas tiene diferentes comportamientos. En las orientaciones SO, NE y SE, se observa una disminución progresiva de la densidad con algunos incrementos a lo largo de la parcela los cuales corresponden a árboles adultos en cuyas inmediaciones se registra un mayor número de juveniles de diferentes especies. La parcela con orientación NO no registró un aumento de la densidad de especies leñosas. Cabe destacar que en esta parcela se encuentra un afloramiento considerable de coraza laterítica con la presencia de algunas especies siempreverdes como *Curatella americana*, la cual provoca un pico en la gráfica ya que en sus inmediaciones se observa un incremento de juveniles.

En relación a la cobertura de gramíneas en las parcelas con orientaciones SO, NO y NE, se puede observar un aumento de estas a medida que nos alejamos de la mata. En la parcela SE no se puede observar este incremento posiblemente porque la gramínea predominante en la parcela es *Hyparrhenia rufa*; especie que tiende a aumentar su cobertura en los bordes de matas.

La tabla 2 resume los resultados obtenidos para los muestreos realizados para todas las parcelas con el fin de determinar si existen diferencias en la abundancia de individuos entre las matas, entre las orientaciones de una mata, entre todas las orientaciones y entre todas las parcelas, como se plantea en los objetivos.

Tabla 2: Promedio de las abundancias de especies leñosas obtenidas para todas las subparcelas en las 6 matas del estudio, indicando las diferencias estadísticamente significativas encontradas para cada caso propuesto \pm Error estándar (ES).

Orientación	NE	SE	SO	NO	Media por Mata
Mata A	2,07 \pm 0,42	5,07 \pm 1,28	3,87 \pm 0,95	2,47 \pm 0,69	3,37 \pm 0,84 ^a
Mata B	0,93 \pm 0,48	2,80 \pm 1,43	0,47 \pm 0,22	0,73 \pm 0,41	1,23 \pm 0,64 ^c
Mata C	2,20 \pm 0,78	1,73 \pm 0,45	2,07 \pm 0,97	1,53 \pm 0,51	1,88 \pm 0,68 ^{b c}
Mata D	4,40 \pm 1,56 ^e	1,73 \pm 0,46 ^{ef}	0,27 \pm 0,16 ^f	1,87 \pm 0,50 ^{ef}	2,07 \pm 0,67 ^{b c}
Mata E	5,13 \pm 1,68	3,73 \pm 1,49	2,67 \pm 0,84	3,80 \pm 0,93	3,83 \pm 1,24 ^{a b}
Mata F	2,87 \pm 0,61	4,80 \pm 0,66	3,27 \pm 0,78	4,00 \pm 1,01	3,73 \pm 0,77 ^a
Media por orientación	2,93 \pm 0,92	3,31 \pm 0,96	2,10 \pm 0,65	2,93 \pm 0,68	

Exponentes con letra diferente (a, b, c) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis) entre matas. Exponentes con letra diferente (e, f) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis) entre parcelas por mata.

De acuerdo al análisis estadístico realizado a estos resultados se tiene que las matas se pueden dividir en tres grupos homogéneos, dentro de los cuales no existen diferencias significativas entre sus medias. Estos grupos conformados por las matas A-E-F, C-D-E y B-C-D, reflejan que existen diferencias entre algunas de las matas. En cuanto a la media por orientación no se encontraron diferencias significativas entre sí, sin embargo para la mata D se encuentra diferencias significativas entre las orientaciones NE y SO parcelas con orientación opuesta.

También se realizó el análisis estadístico que refleja las relaciones entre todas las parcela, encontrando que la gran mayoría de las parcelas son homogéneas entre sí. Estos resultados no fueron integrados a la tabla 2.

La figura 16 muestra como es la abundancia de individuos siempre verdes y deciduos a medida que nos alejamos de la mata (promedios de las abundancias por subparcela (4 parcelas divididas en 15 subparcelas de 1 x 5 m para las seis matas), discriminadas por distancias desde el borde de la mata (0-5 m; 5-10 m; 10-15 m) para los dos grupos fenológicos (siempreverdes y deciduas) por separado; en esta gráfica se puede observar que hay un mayor número de especies deciduas en la proximidad a la mata en comparación con las siempreverdes; de los 5 metros en adelante hay una caída abrupta en el número de deciduas mientras que las siempreverdes disminuyen su número de manera gradual.

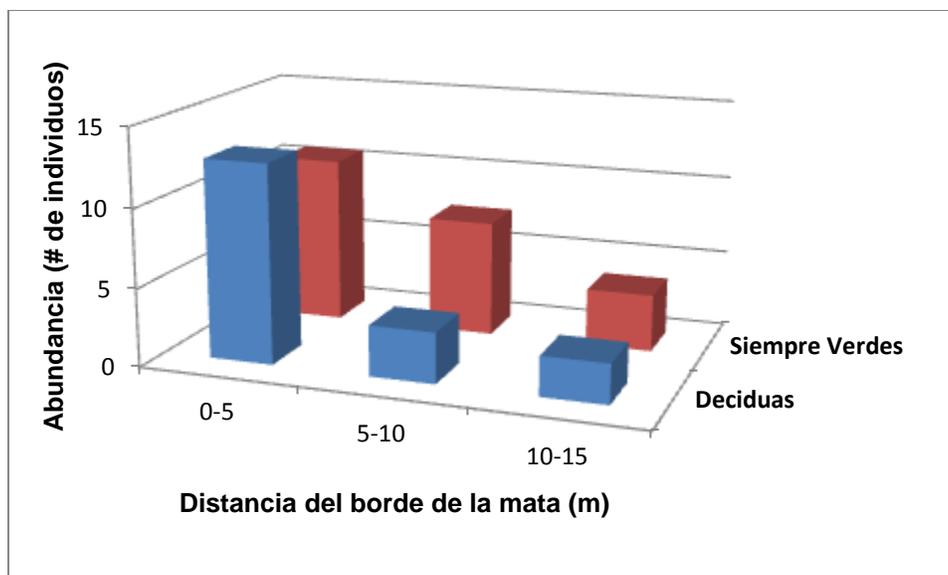


Figura 16: Variación de la abundancia de especies leñosas a medida que nos alejamos del borde de la mata.

En la tabla 3 se exponen los valores de abundancia para las plántulas de especies siempreverdes y deciduas junto con su estadístico, encontrando que para la siempre verdes existe un continuo de densidades a las tres distancias consideradas, es decir la densidad promedio entre 0 y 5 metros no es estadísticamente diferente de la densidad promedio entre 5 y 10 metros, pero esta última a su vez no es estadísticamente diferente de la densidad estimada entre 10 y 15 metros; en cambio, para las plántulas de árboles deciduos, la densidad estimada en el intervalo de 0 a 5 metros es estadísticamente diferente de las densidades entre 5 y 10 metros y entre 10 y 15 metros, que no son diferentes entre sí.

Tabla 3: Abundancia de árboles \pm error estándar a medida que nos alejamos de la mata

Distancia de la Mata	Abundancia	
	Siempreverdes	Deciduos
0 – 5 m	10,71 \pm 2,16 ^a	12,71 \pm 2,55 ^a
5 – 10 m	7,42 \pm 2,17 ^{a,b}	3,25 \pm 1,14 ^b
10 – 15 m	3,67 \pm 0,77 ^b	2,54 \pm 0,84 ^b

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis), entre distancia de la mata para cada estrategia fenológica.

Distribución espacial de los individuos en las parcelas.

En la tabla 4 se muestran los índices de dispersión, y su significación estadística. Se puede observar que la mayoría de las parcelas tienen una dispersión agrupada. En las figuras 17, 18, 19 y 20 se presentan los ejemplos para cada tipo de distribución.

Tabla 4: Índices de dispersión calculados para todos los individuos de las especies encontradas en las parcelas, donde P es la probabilidad de tener distribución agregada en las parcelas, ID es el índice de dispersión varianza/media, GI es el índice de Green, IM es el índice de Morisitas y K-S kolmogorov smirnov para un F tabulado de 1,67.

Nombre de parcela	# de Individuos	Media	Varianza	P	X ²	Valores críticos de X ² para (n-1)		Índices de Dispersión				
						0,975	0,025	ID	GI	IM	K-S	Dispersión
A (NE)	36	2,07	2,50	0,1861	42,26	20,57	53,20	1,21	0,01	1,21	0,27	Aleatoria
A (SE)	78	5,07	23,07	<0,0001	350,55		103,16	4,55	0,05	4,55	0,35	Agrupada
A (SO)	58	3,87	12,70	<0,0001	187,15		79,75	3,28	0,04	3,28	0,29	Agrupada
A (NO)	37	2,47	6,70	<0,0001	97,71		54,47	2,71	0,05	2,71	0,18	Aleatoria
B (NE)	14	0,93	3,21	<0,0001	44,70		24,74	3,44	0,19	3,44	0,44	Agrupada
B (SE)	42	2,80	28,74	<0,0001	420,88		60,56	10,27	0,23	10,27	0,63	Agrupada
B (SO)	7	0,47	0,70	0,1770	8,94	1,24	14,45	1,49	0,08	1,49	-0,38	Aleatoria
B (NO)	11	0,73	2,35	0,0004	32,08		20,48	3,21	0,22	3,21	0,50	Agrupada
C (NE)	33	2,20	8,60	<0,0001	125,09		49,48	3,91	0,09	3,91	-0,44	Agrupada
C (SE)	26	1,73	2,78	0,0284	40,11	13,12	40,65	1,60	0,02	1,60	-0,19	Aleatoria
C (SO)	31	2,07	13,07	<0,0001	189,68		46,98	6,32	0,18	6,32	0,64	Agrupada
C (NO)	23	1,53	3,70	0,0002	53,02		36,78	2,41	0,06	2,41	0,45	Agrupada
D (NE)	66	4,40	33,97	<0,0001	501,85		89,18	7,72	0,10	7,72	0,38	Agrupada
D (SE)	25	1,73	2,92	0,0190	40,48		39,36	1,69	0,03	1,69	0,26	Agrupada
D (SO)	4	0,27	0,35	0,2654	3,96	0,22	9,35	1,32	0,11	1,32	0,53	Aleatoria
D (NO)	28	1,87	3,55	0,0031	51,38		43,19	1,90	0,03	1,90	0,16	Aleatoria
E (NE)	76	5,03	39,41	<0,0001	575,79		100,84	7,68	0,09	7,68	0,51	Agrupada
E (SE)	56	3,73	31,21	<0,0001	459,78		77,38	8,36	0,13	8,36	0,53	Agrupada
E (SO)	40	2,67	9,95	<0,0001	326,03		58,12	8,36	0,19	3,73	0,22	Agrupada
E (NO)	57	3,80	12,17	<0,0001	179,37		78,57	3,20	0,04	3,20	0,24	Agrupada
F (NE)	42	2,87	5,27	0,0009	75,33		60,56	1,84	0,02	1,83	0,16	Aleatoria
F (SE)	71	4,80	6,17	0,0540	90,00	49,59	95,02	1,29	0,00	1,29	0,15	Aleatoria
F (SO)	49	3,27	8,50	<0,0001	124,83		69,02	2,60	0,03	2,60	0,31	Agrupada
F (NO)	59	4,00	14,29	<0,0001	207,14		80,94	3,57	0,04	3,57	0,20	Agrupada

La figura 17 muestra la distribución espacial de especies leñosas en la parcela NE de la mata D, en la cual se puede observar que estas tienen una distribución altamente agrupada con un valor de $P < 0,0001$, donde la mayoría de los individuos se localizan en un rango de 4 a 9 metros de la mata con la presencia de algunos individuos en su cercanía.

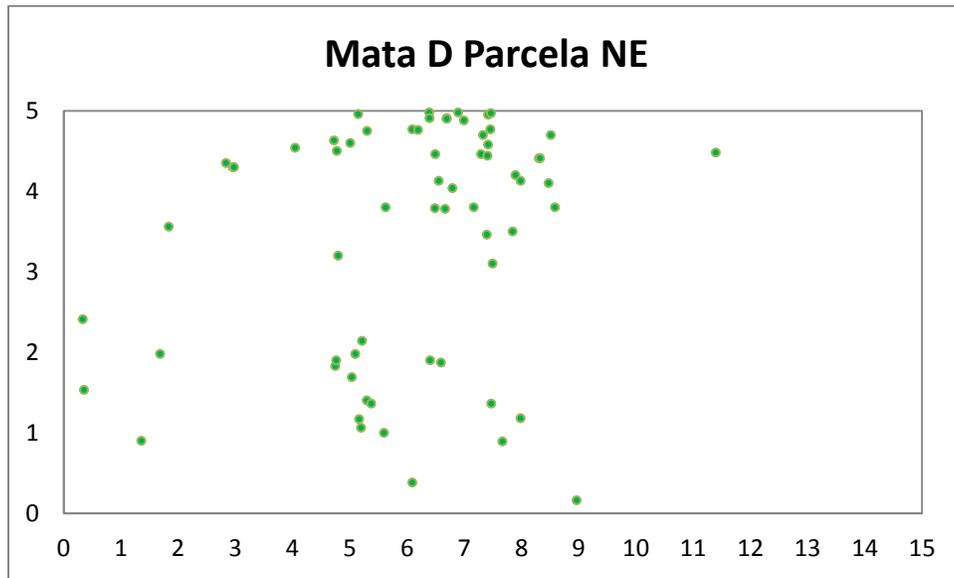


Figura 17: Distribución espacial agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.

En cambio en la parcela SE de la mata D (Fig. 18) se puede notar que las especies leñosas tienen una distribución no agrupada con un valor de $P = 0,0190$ y con un $n = 25$; es posible que con un número mayor de individuos su distribución cambie.

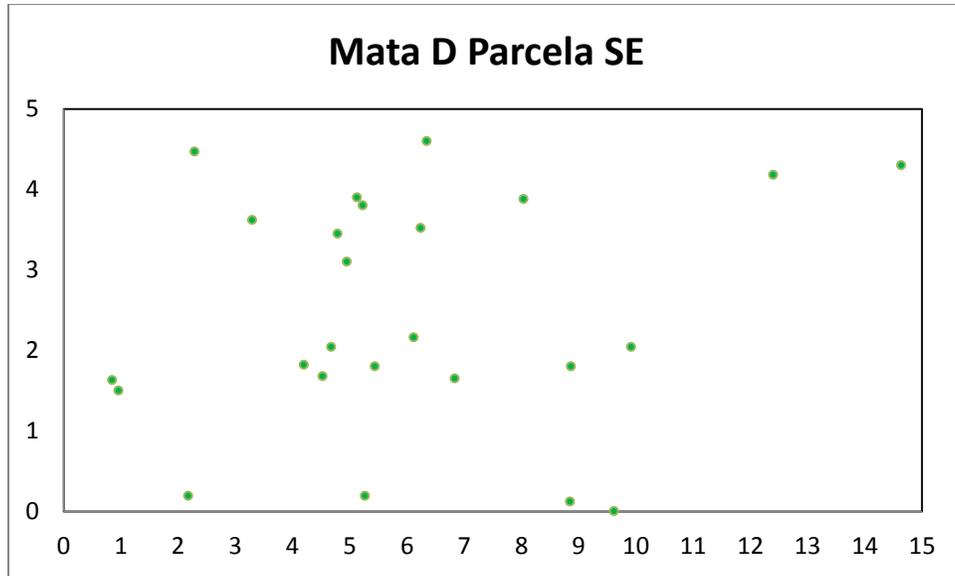


Figura 18: Distribución espacial no agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.

La figura 19 muestra que las especies leñosas de la parcela SO de la mata F, tiene una distribución agrupada con un $P < 0,0001$, donde el mayor número de individuos se encuentra en la cercanía de la mata y su número se reduce gradualmente a medida que se extiende en la sabana.

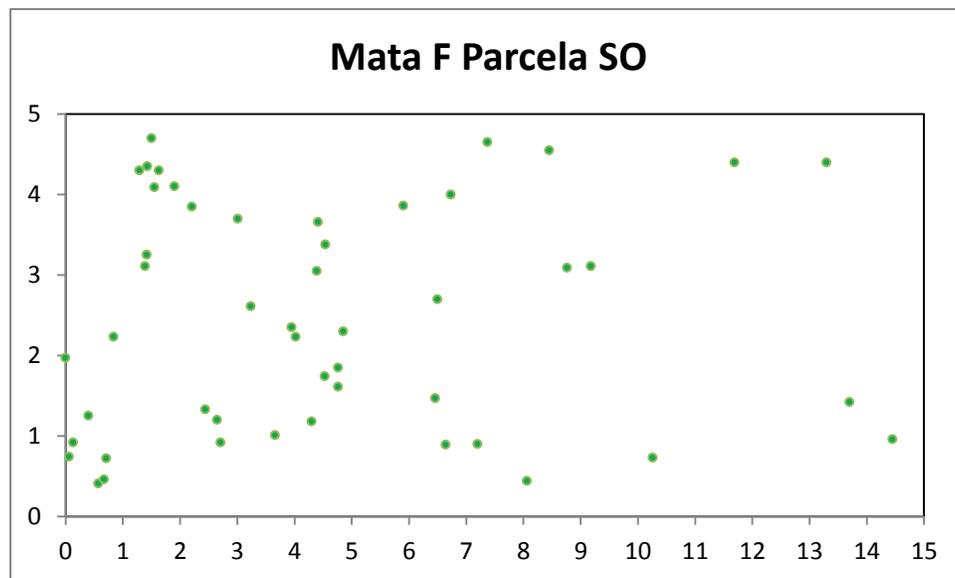


Figura 19: Distribución espacial agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.

La figura 20 muestra que las especies leñosas en la parcela SE de la mata F presentan un distribución aleatoria a lo largo de toda la parcela.

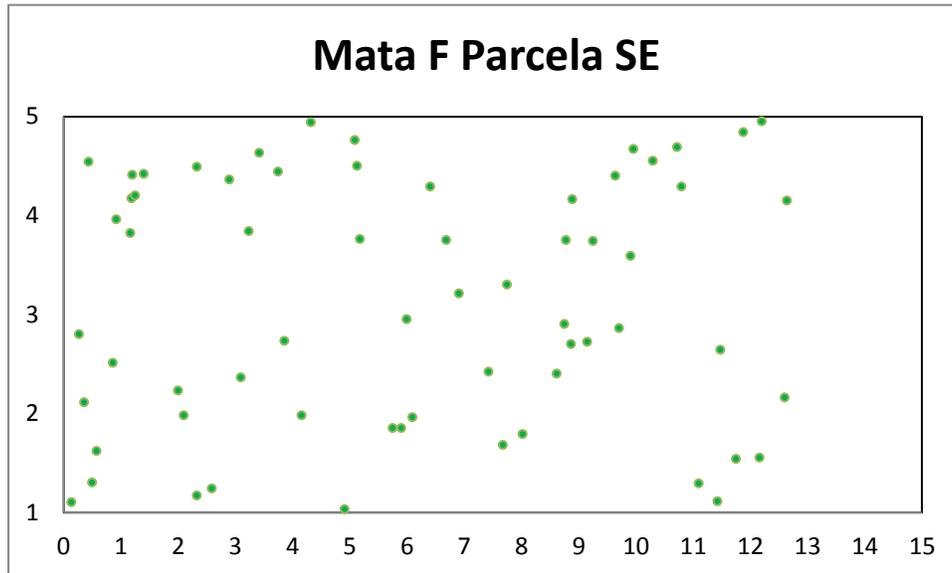
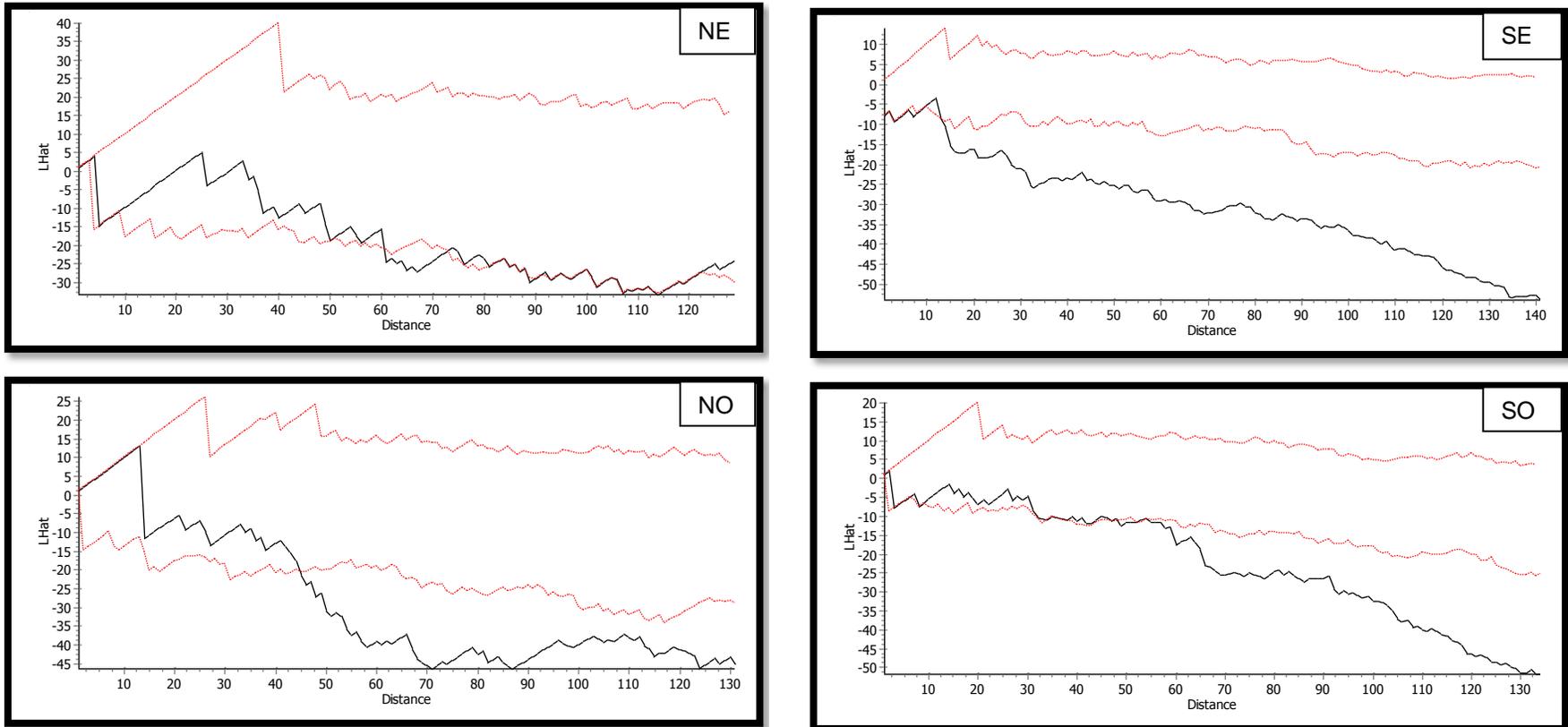


Figura 20: Distribución espacial no agrupada de especies leñosas en el gradiente mata sabana.

Estos resultados aunque valiosos solo indican a *grosso modo* que la distribución de las especies leñosas en la mayoría de las parcelas obedece a una distribución agregada para una sola escala espacial. Debido a esto se emplea la función L-Ripley's la cual permitió realizar este análisis a diferentes escalas espaciales, sin embargo Ripley es sensible a la estacionaridad de la distribución, es decir, que el proceso debe cumplirse en toda la parcela.

En la figura 21 y en las figuras 43 - 47 del anexo C, se muestran los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria, identificados por las líneas punteadas, la línea roja es la representación gráfica de la función L-Ripley's, la cual como se indica en la metodología, refleja que a medida que ésta se hace significativamente mayor a cero tiende a la regularidad, y si tiende a ser significativamente menor a cero indica agregación.

Figura 21: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata A. Las líneas punteadas (—) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



Aunque, los rangos de distancia “ r ” donde hay cambios en los patrones espaciales de distribución son muy variables de parcela en parcela, en general, la función L-Ripley’s indica que también existen patrones agregados a una escala mucha más fina (en el rango pocos cm hasta 1,40 m). En la figura 21 se describe cómo es el patrón de distribución dado por la función L-Ripley’s en una mata representativa (mata A) a lo largo de las transectas orientadas cardinalmente desde el borde de la mata hacia la sabana. Para esta mata se puede observar que en la parcela NE los individuos presentan una distribución aleatoria con algunos picos que indican una tendencia a la agregación a partir de los 35 cm de radio (r). En la parcela SE, se puede observar que con distancia de r mayores a 15 la distribución de los individuos tiende a ser significativamente agrupado. La parcela NO de la figura 21 refleja que los individuos en esta tienden a una distribución agrupada que se torna significativo a partir de un r de 45 cm. En la parcela SO la distribución de los individuos es aleatorio para distancias de r menores a 30, tendiendo a la agregación de manera significativa con r mayores a 60 cm. Para esta parcela se observa el problema de estacionaridad antes señalado, es decir, a escalas muy locales, la distribución es aleatoria y va aumentando hacia agregación el índice e la medida en que la escala evaluada es más grande.

Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor.

Los resultados obtenidos en la figura 22 muestran que con un esfuerzo de muestreo de 25 individuos para la sabana y de 85 para los árboles aislados de sabana se alcanzaba la saturación de especies para la curva con un total de 4 especies para la sabana y 9 para los árboles aislados de sabana.

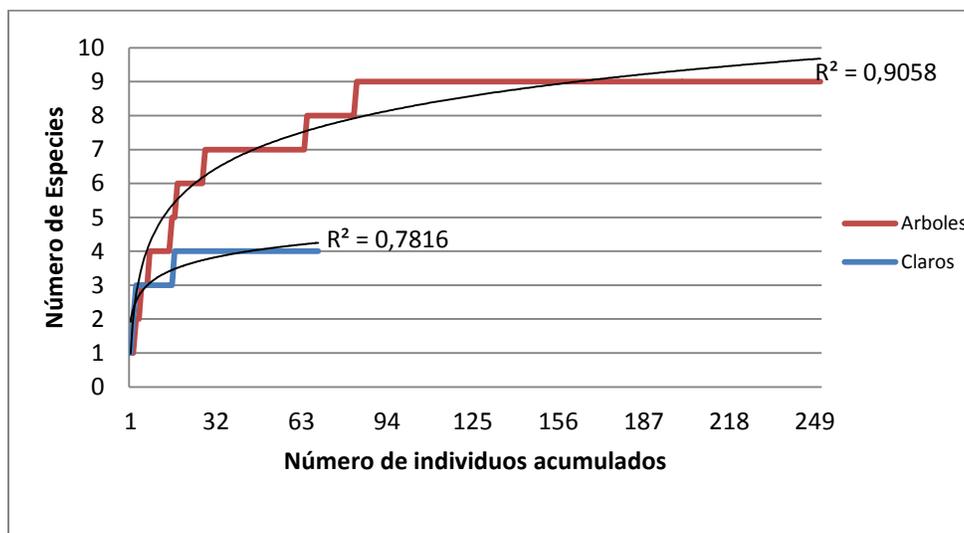


Figura 22: Curvas de saturación de especies para los censos en sabana y bajo árboles aislados de sabana.

En el anexo D: tabla 13. se pueden observar las especies encontradas en los censos de sabana, donde individuos juveniles de *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia* son las especies más comunes encontradas con un total de 29 y 25 individuos respectivamente para las 30 parcelas; las otras especies encontradas son *Bowdichia virgilioides* y *Erythroxyton orinocense* con un bajo número de individuos en los censos.

El anexo D: tabla 14 muestra las especies encontradas en los censos realizados bajo los árboles de sabana en los cuales se encontró un total de 9 especies siendo las más abundantes *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia* al igual que en los de sabana, con un total de individuos muestreados de 133 y 48 respectivamente, seguidas en abundancia por *Bowdichia virgilioides*, *Erythroxyton orinocense*, *Casearia sylvestris*, *Cochlospermum vitifolium*, *Godmania macrocarpa*, *Cordia aff. C. hirta* y *Genipa caruto*, con abundancias inferiores.

Tabla 5: Estadística descriptiva de medidas de tendencia central entre las parcelas de sabana y parcelas bajo árboles.

Tipo de parcela	Media	Mediana	Mínimo	Máximo
Árboles	8,37±1,36	6,5	1	34
Sabana	2,03±0,35	2,0	0	6

Según los valores obtenidos en la tabla 5 y las pruebas realizadas sobre la comparación de medias de abundancia, para el número de especies leñosas

encontradas en los dos tipos de parcelas circulares (sabana y árboles de sabana); se tiene que:

Para el test de la mediana, existen diferencias altamente significativas entre el número de individuos encontrados bajo árboles solitarios y sabana, con un $p < 0,0001$. Este resultado es igual al obtenido para el test de la media (ONE-WAY AOV), donde existen diferencias altamente significativas con un $p < 0,0001$ y para el test de Kruskal-Wallis (ONE-WAY no paramétrico AOV).

De acuerdo a estos resultados es evidente que el número de individuos es mayor en las cercanías de árboles adultos que en la sabana.

Condiciones microclimáticas y nutricionales

En cuanto a las variables microclimáticas mostradas en la tabla 6, se encontraron diferencias significativas tanto para las épocas en la misma localidad como para la localidad en una misma época, con la excepción de la temperatura promedio para la época seca para las dos localidades.

Tabla 6: Variables microclimáticas medidas en el borde de mata y sabana en la época húmeda y seca. Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) y temperatura al nivel del suelo.

	Variable microclimática	Borde de mata	Sabana
		promedio	promedio
Época Húmeda	DFFF	$371 \pm 11^{a, c}$	$961 \pm 17^{b, c}$
	Temperatura (°C)	$31,7 \pm 0,1^{a, c}$	$33,6 \pm 0,1^{b, c}$
Época Seca	DFFF	$431 \pm 10^{a, d}$	$849 \pm 14^{b, d}$
	Temperatura (°C)	$34,7 \pm 0,2^{a, d}$	$38,6 \pm 0,1^{a, d}$

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis) entre localidad. Exponentes con letra diferente (c, d) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis) entre época.

En relación a los análisis de suelo solo se encontraron diferencias significativas en los factores mostrados en la tabla 7 relacionados con la textura, acidez, cantidad de fósforo y potasio.

Tabla 7: Resultados del análisis comparativo de suelo en tres localidades: árboles aislados, sabana y borde de mata, para los cuales se encontraron diferencias estadísticamente significativas.

Tipo de análisis	Localidad		
	Árbol	Sabana	Mata
Arena (%)	44,00 ± 4,42 ^a	57,83 ± 2,13 ^b	60,17 ± 1,98 ^b
Arcilla (%)	25,33 ± 0,92 ^a	18,50 ± 2,03 ^{a,b}	17,67 ± 1,68 ^b
Limo (%)	30,67 ± 3,91 ^a	23,67 ± 1,78 ^b	22,17 ± 0,83 ^b
pH	4,45 ± 0,47 ^a	5,09 ± 0,09 ^b	5,11 ± 0,10 ^b
Fosforo (ppm)	10,27 ± 2,28 ^a	6,91 ± 2,18 ^{a,b}	3,97 ± 1,31 ^b
Potasio (meq/100g)	0,15 ± 0,02 ^a	0,15 ± 0,01 ^a	0,21 ± 0,04 ^b

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis), entre localidad

Relaciones hídricas e intercambio de gases.

Tabla 8: Tasas promedio de asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA), eficiencia en el uso del agua (EUA), relación entre la concentración de CO₂ intercelular y el ambiental (Ci/Ca), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y densidad de flujo de fotones (DFFF), para todos los cursos realizados en la época húmeda (EH) y seca (ES).

Especie	Época mes	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EIUA (mmol/mol)	EUA (mmol/mol)	Ci/Ca	DPV (KPa)	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Coc vit A	EH jun	4,86 ± 0,39 ^b (14,46)	162,50 ± 12,91 (1060,00)	2,71 ± 0,09 (4,87)	37,97 ± 3,28 ^b (173,25)	1,74 ± 0,12 ^b (4,74)	0,77 ± 0,01 (1,02)	1,81 ± 0,08 (2,23)	749,49 ± 57,1 ^b (1891)
Coc vit J	EH jun	1,95 ± 0,23 (6,86)	228,57 ± 28,05 (980,00)	3,12 ± 0,19 ^a (6,94)	16,78 ± 3,12 (145,33)	0,62 ± 0,09 (3,07)	0,88 ± 0,01 (1,15)	1,98 ± 0,13 (2,49)	494 ± 64,48 (1751)
Coc vit J	EH oct	2,58 ± 0,12 ^b (8,76)	299,88 ± 27,31 (3700,00)	2,38 ± 0,08 ^d (6,49)	20,17 ± 1,53 ^d (151)	1,32 ± 0,07 ^a ^d (5,2)	0,87 ± 0,01 (1,06)	1,28 ± 0,15 (2,35)	379,72 ± 23,72 (1989)
Coc vit J	EH nov	2,25 ± 0,11 ^d (9,14)	98,55 ± 8,61 (970,00)	2,36 ± 0,09 (8,59)	34,19 ± 2,07 ^{a,d} (182,8)	1,01 ± 0,05 ^d (4,86)	0,78 ± 0,01 ^d (1,19)	1,69 ± 0,18 (2,89)	788,05 ± 40,57 ^a ^d (2347)
Cur ame A	EH jun	3,92 ± 0,21 ^b (9,28)	129,29 ± 6,26 (290,00)	2,83 ± 0,09 ^b (5,26)	39,4 ± 2,75 ^b (141,2)	1,49 ± 0,08 ^b (4,3)	0,76 ± 0,01 (1,0)	1,71 ± 0,1 (2,28)	689,07 ± 44,88 ^b (2054)
Cur ame J	EH jun	1,73 ± 0,19 (5,95)	310,00 ± 35,20 (2030,00)	3,35 ± 0,15 ^e (6,66)	9,42 ± 1,58 ^{a,e} (47)	0,46 ± 0,06 (2)	0,91 ± 0,01 (1,18)	2,01 ± 0,39 (3,41)	491,13 ± 52,11 (2081)
Cur ame J	EH oct	1,49 ± 0,11 (8,36)	465,02 ± 33,76 (3060,00)	3,42 ± 0,12 ^e (8,78)	6,25 ± 0,78 ^{a,e} (92,5)	0,49 ± 0,04 (3,82)	0,94 ± 0,01 (1,12)	1,47 ± 0,13 ^e (3,26)	408,66 ± 30,53 ^e (1965)
Cur ame J	EH nov	1,72 ± 0,09 ^e (5,51)	148,38 ± 17,24 (1990,00)	2,47 ± 0,07 ^a (6,73)	15,94 ± 1,07 ^a (83,33)	0,64 ± 0,03 (1,99)	0,88 ± 0,01 (1,06)	1,79 ± 2,07 ^e (3,17)	526,52 ± 36,23 (2003)
Cur ame J	ES mar	1,39 ± 0,06 (5,57)	83,24 ± 3,53 (560,00)	2,26 ± 0,07 (6,84)	16,87 ± 1,08 (94)	0,6 ± 0,03 (3,61)	0,86 ± 0,01 (1,39)	3,28 ± 0,39 (6,93)	659,22 ± 29,84 (2404)

a → diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis), entre meses misma especies y estadío.

b → diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis), entre estadío misma especie.

c → diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis), entre especies mismo estadío (adulto).

d → diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis), entre especies mismo estadío (juvenil).

e →diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis), entre épocas misma especie (Cur ame).

Abreviaturas: Coc vit A: *C. vitifolium* adulto; Coc vit J: *C. vitifolium* juvenil; Cur ame A: *C. americana* adulto; Cur ame J: *C. americana* juvenil; EH: época húmeda; ES: época seca; jun: mes de Junio; oct: mes de Octubre; nov; mes de Noviembre; mar: mes de Marzo.

Tomando en cuenta todos los cursos de variables microclimáticas y de la respuesta del intercambio de gases en la Tabla 8 se presentan los promedios de las diferentes variables medidas, pudiéndose apreciar que existe la tendencia (en algunos casos significativa $P < 0,05$) de mayores tasas de asimilación y menor conductancia estomática en los individuos juveniles y adultos de *C. vitifolium* en comparación con *C. americana*, lo cual se traduce en una mayor eficiencia intrínseca en el uso de agua en la primera. Comparativamente los individuos adultos manifiestan tasas mayores de asimilación con tasas de transpiración menores lo que determina una mayor eficiencia en el uso del agua. Se puede apreciar que hay diferencias significativas entre una misma especie (estadio juvenil) para los diferentes meses de la época lluviosa, encontrándose en el mes de noviembre (salida de aguas), una disminución significativa en la conductancia estomática de ambas especies, lo que determina un aumento significativo de la eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA). En la época seca los individuos juveniles de *C. americana*, mostraron tasas de intercambio de gases similares a las registradas durante la época húmeda.

En cuanto a las variables microclimáticas, en el mes de noviembre se registraron promedios de la DFFF significativamente más altos en *C. vitifolium*, mientras que en *C. americana* los promedios fueron significativamente mayores en marzo (época seca) (Tabla 8). Entre especies no se observaron diferencias significativas en la DFFF, lo cual indica un ambiente de luz similar para los sitios donde estaban localizados los individuos juveniles, principalmente bajo el dosel abierto de árboles siempreverdes dispersos en la sabana y con una cobertura de gramíneas también disgregada. La DPV promedio a lo largo del día no evidenció diferencias significativas entre especies durante la época lluviosa. Sin embargo, para *C. americana* se registró en promedio (Tabla 8) una mayor demanda evaporativa del ambiente durante la época seca (1,8 – 3,3 KPa, para la época seca y de lluvias respectivamente). Por lo general, la DFFF alcanzó sus máximos a las horas del mediodía (12:00 – 14:00 hrs), con una distribución variable a lo largo del día para los diferentes cursos diarios; igual comportamiento mostraron la temperatura foliar y el DPV, los cuales variaron cercanamente junto a la DFFF, ya

que estas variables están relacionadas al depender parcialmente de los pulsos de radiación directa interceptada por las hojas.

Durante la época lluviosa, en los meses de octubre y junio, los individuos juveniles de ambas especies mostraron pocas restricciones estomáticas de las pérdidas de agua por transpiración, alcanzando valores promedios de conductancia estomática (Gs) relativamente altos ($255 \pm 50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $385 \pm 106 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *C. vitifolium* y *C. americana*). En los diferentes cursos diarios (Figs. 23 - 31) la conductancia estomática y el potencial hídrico presentan los valores máximos en horas de la mañana y al final de la tarde, y los mínimos al mediodía, a las horas de máxima demanda evaporativa cuando por lo general se observa un cierre estomático parcial. La depresión al medio día de la conductancia estomática es muy evidente en el mes de noviembre (salida de aguas) en ambas especies. En la época seca, la conductancia de los individuos juveniles de *C. americana* se mantiene en valores bajos y constantes a lo largo del día (Fig. 26). Sin embargo, este cierre estomático no es suficiente para prevenir de manera significativa las pérdidas de agua por transpiración, dado que el DPV aumenta en la estación seca, no habiendo diferencias en la transpiración (E) entre épocas (Tabla 8).

La tasa fotosintética tendió a seguir la marcha de la apertura estomática a lo largo del día, y a pesar de los altos valores de Gs que en promedio se registraron en la época lluviosa, en momentos de alta radiación y DPV cuando ocurrió un cierre estomático parcial, se produjo una disminución de la tasa de asimilación. Las tasas máximas de asimilación en los individuos juveniles de ambas especies se alcanzaron en las primeras horas de la mañana (8:30 – 10:30 am) en períodos de iluminación directa. En *C. americana*, en la época seca, a pesar de la reducción significativa de la conductancia estomática la tasa de fotosíntesis no se ve afectada drásticamente (Tabla 8).

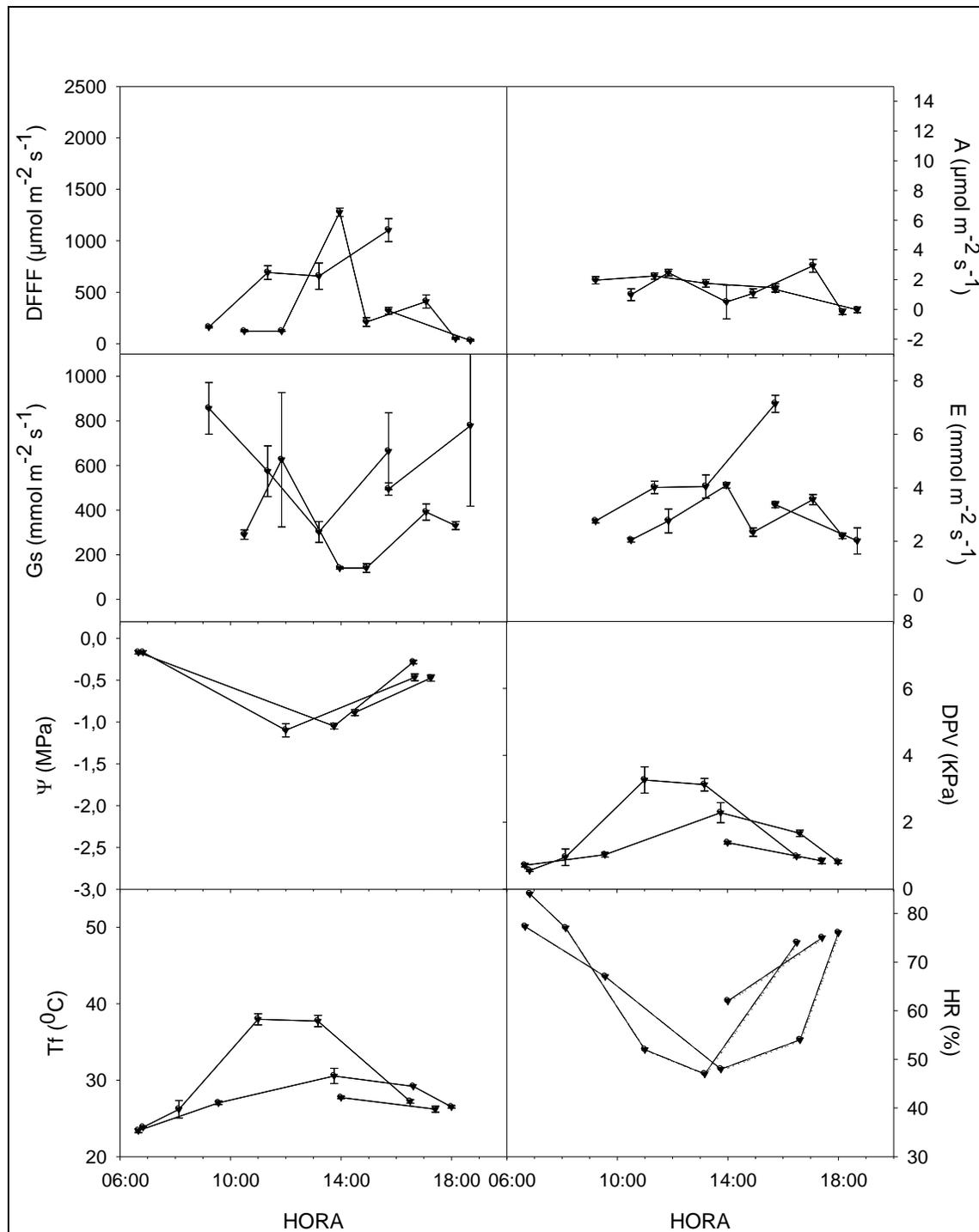


Figura 23: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (Tf), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de octubre de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

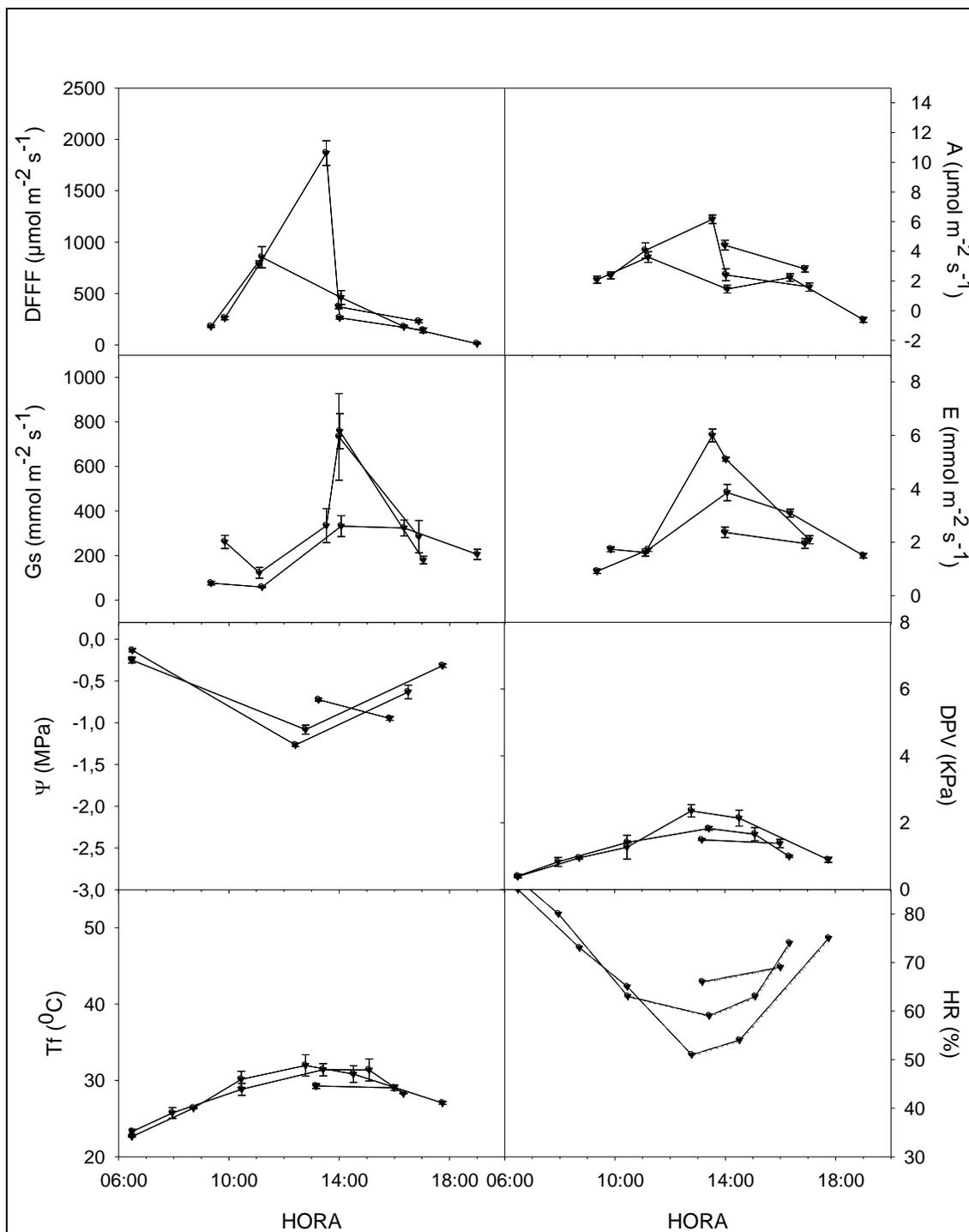


Figura 24: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de octubre de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

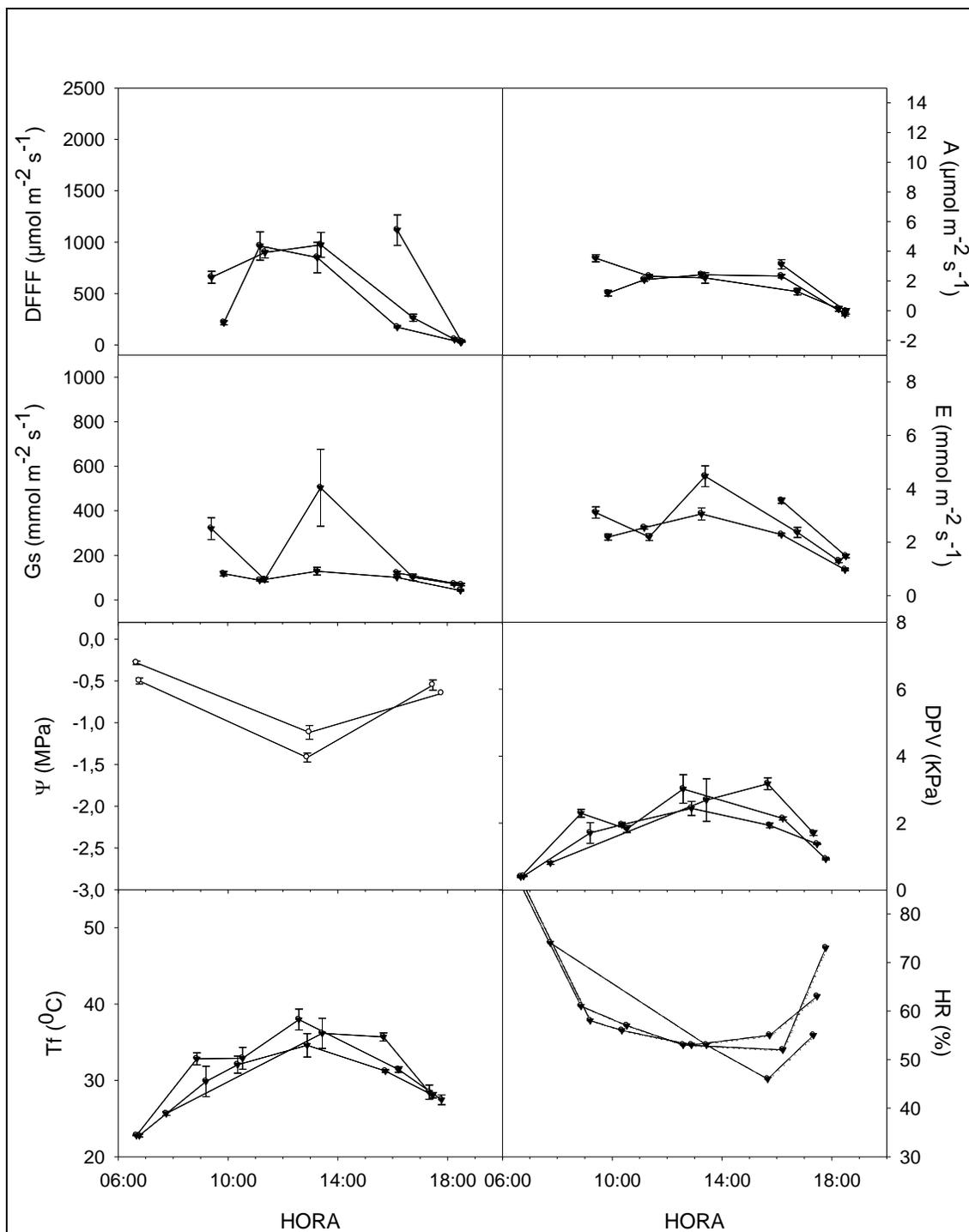


Figura 25: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de noviembre de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

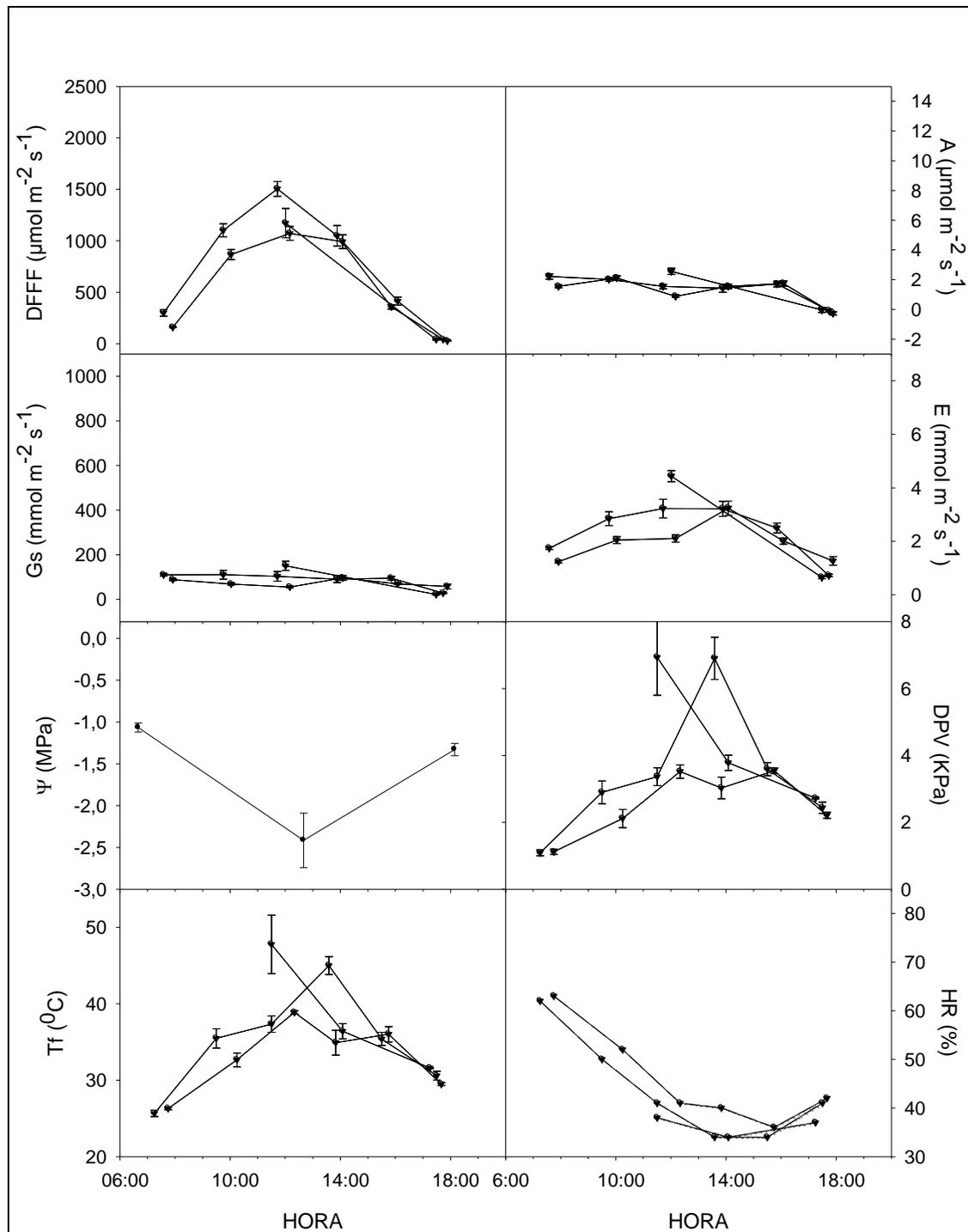


Figura 26: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de marzo de la época seca, para individuos juveniles de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

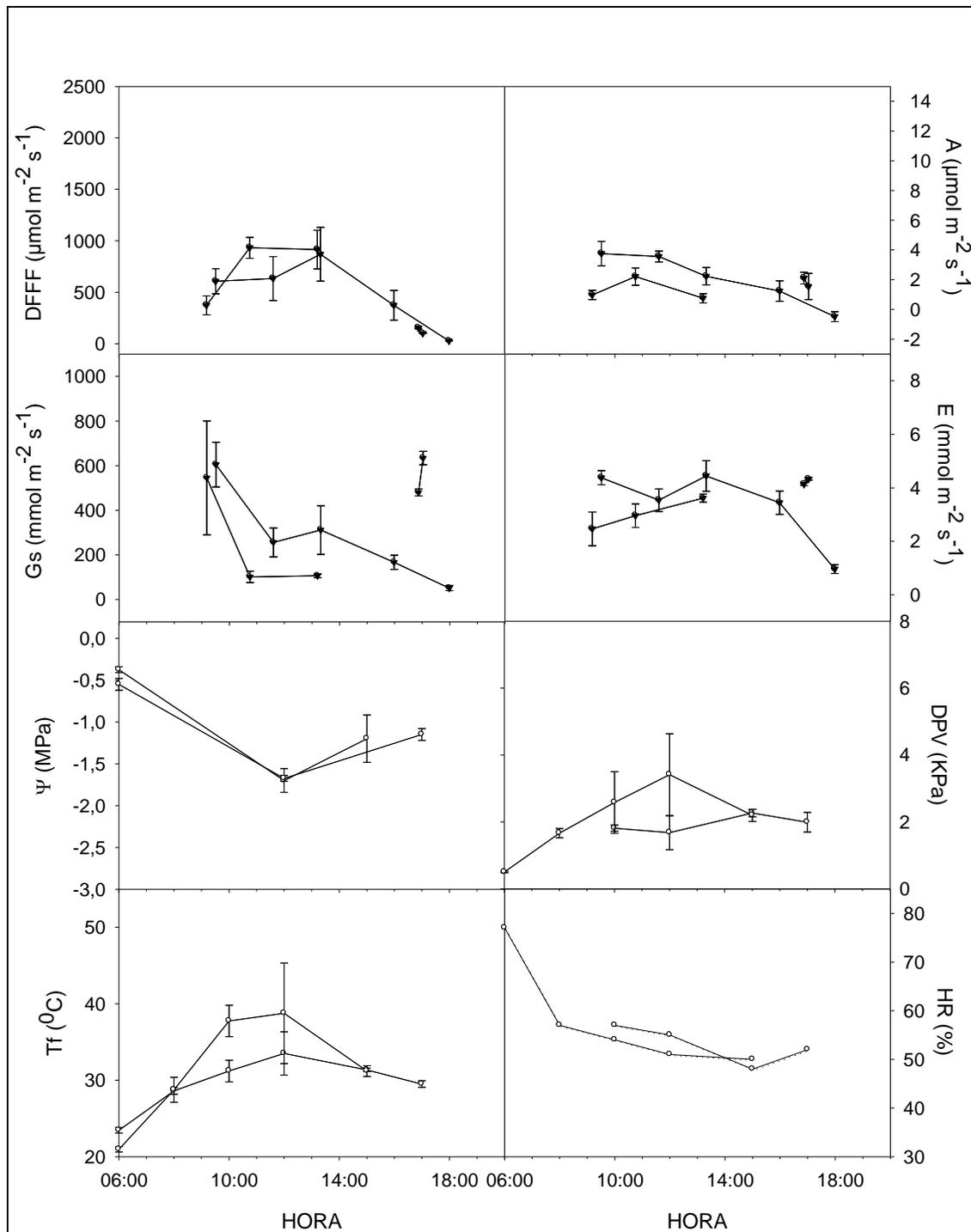


Figura 27: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

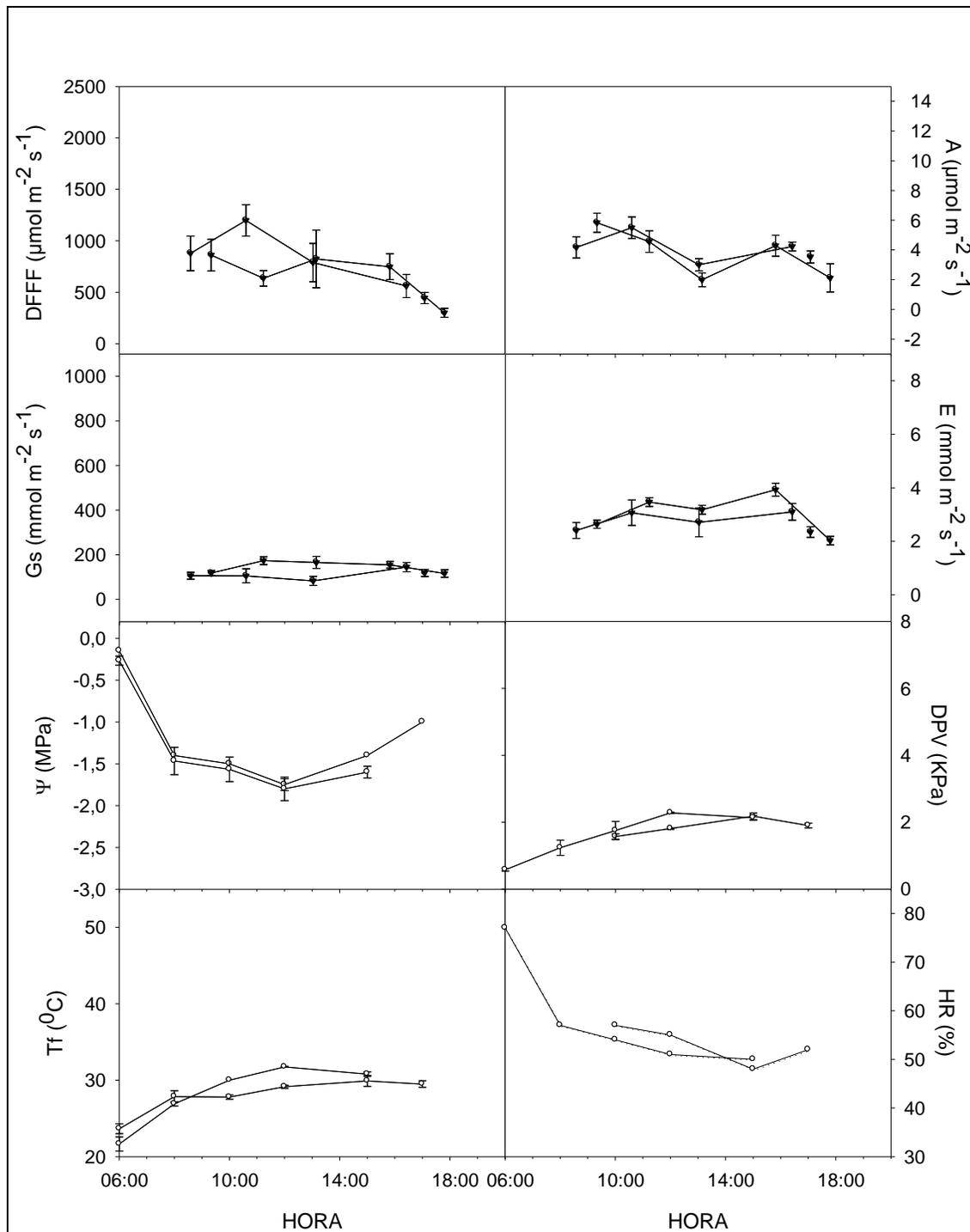


Figura 28: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos adultos de *C. americana*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

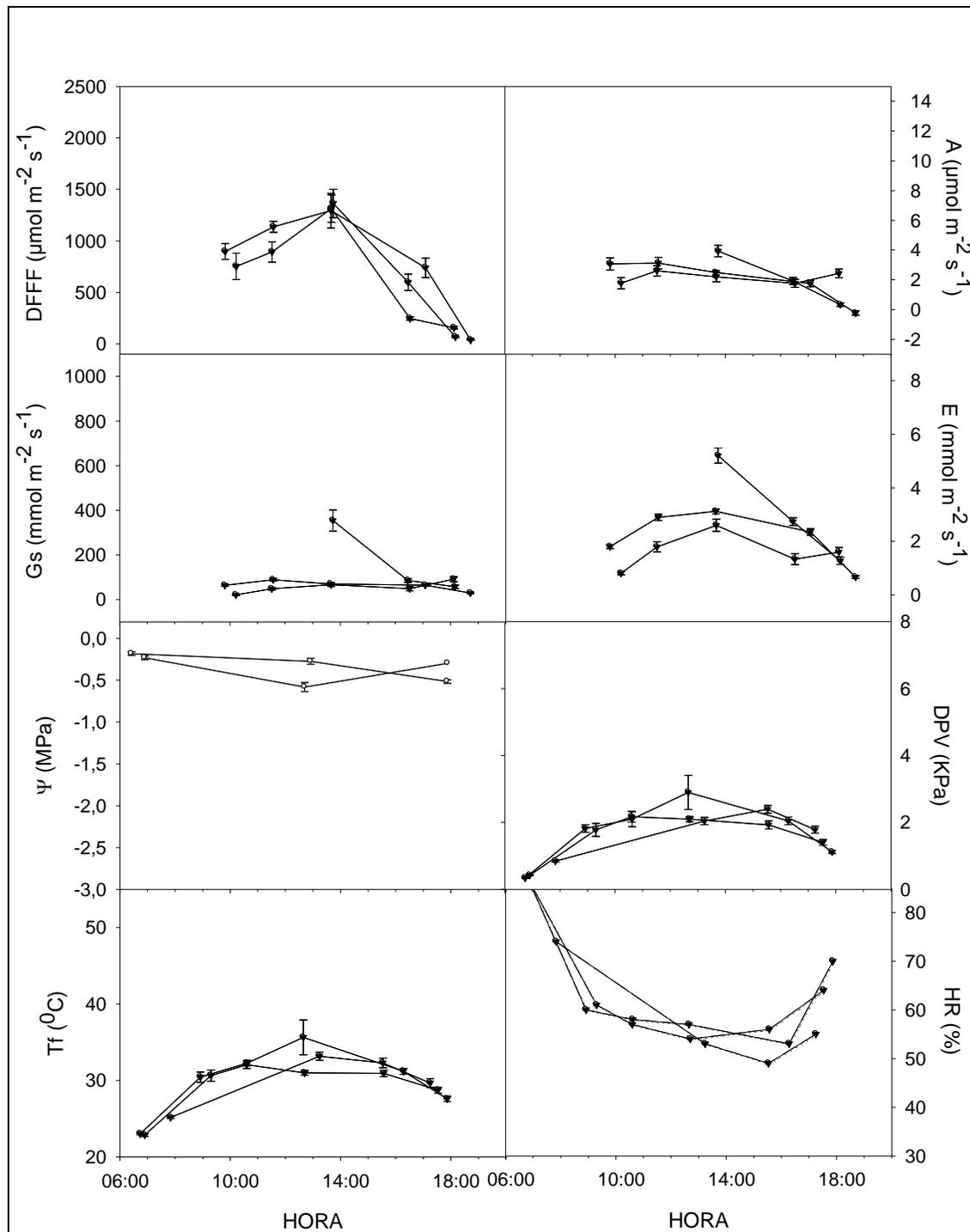


Figura 29: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para tres días de medición en el mes de noviembre de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

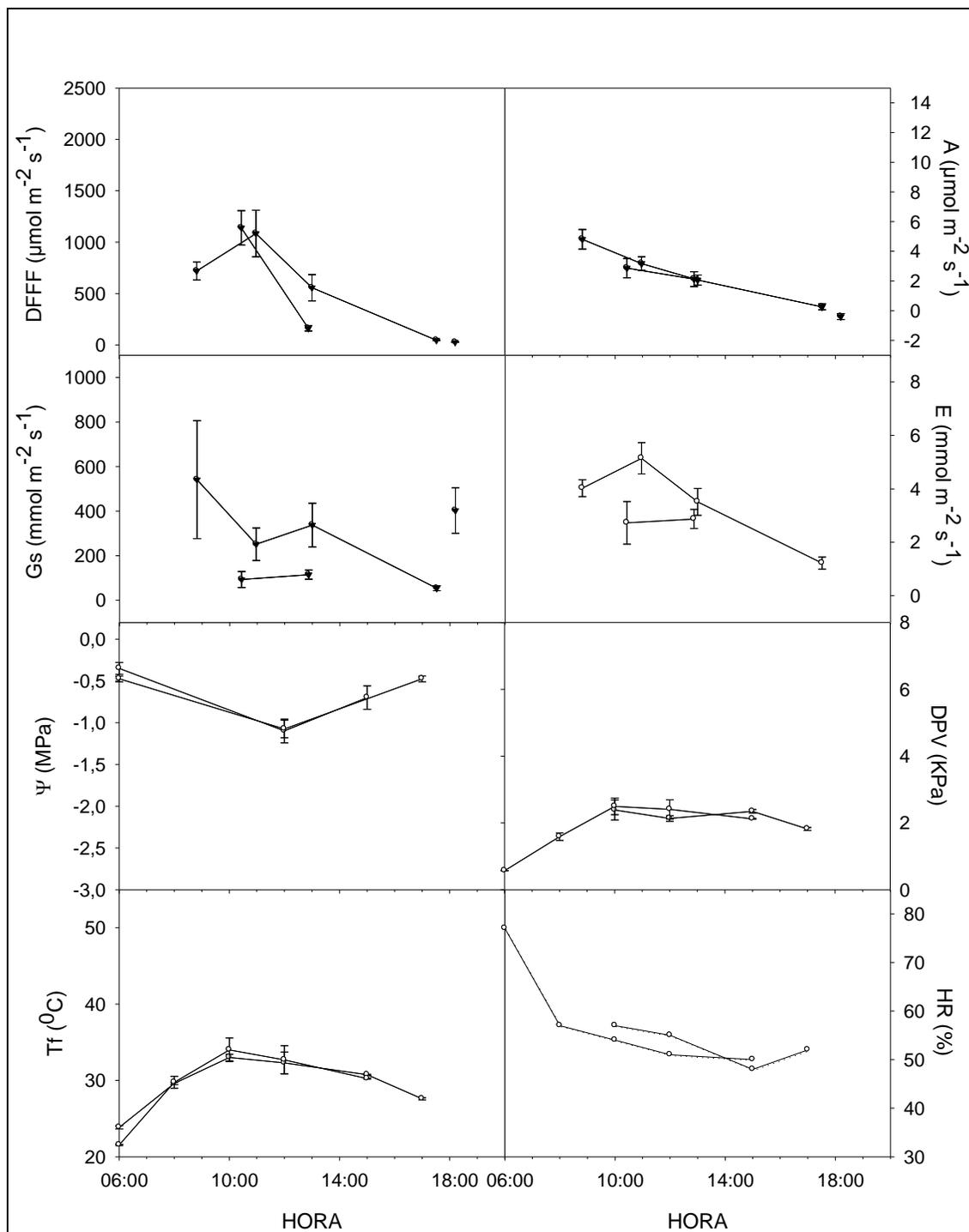


Figura 30: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos juveniles de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

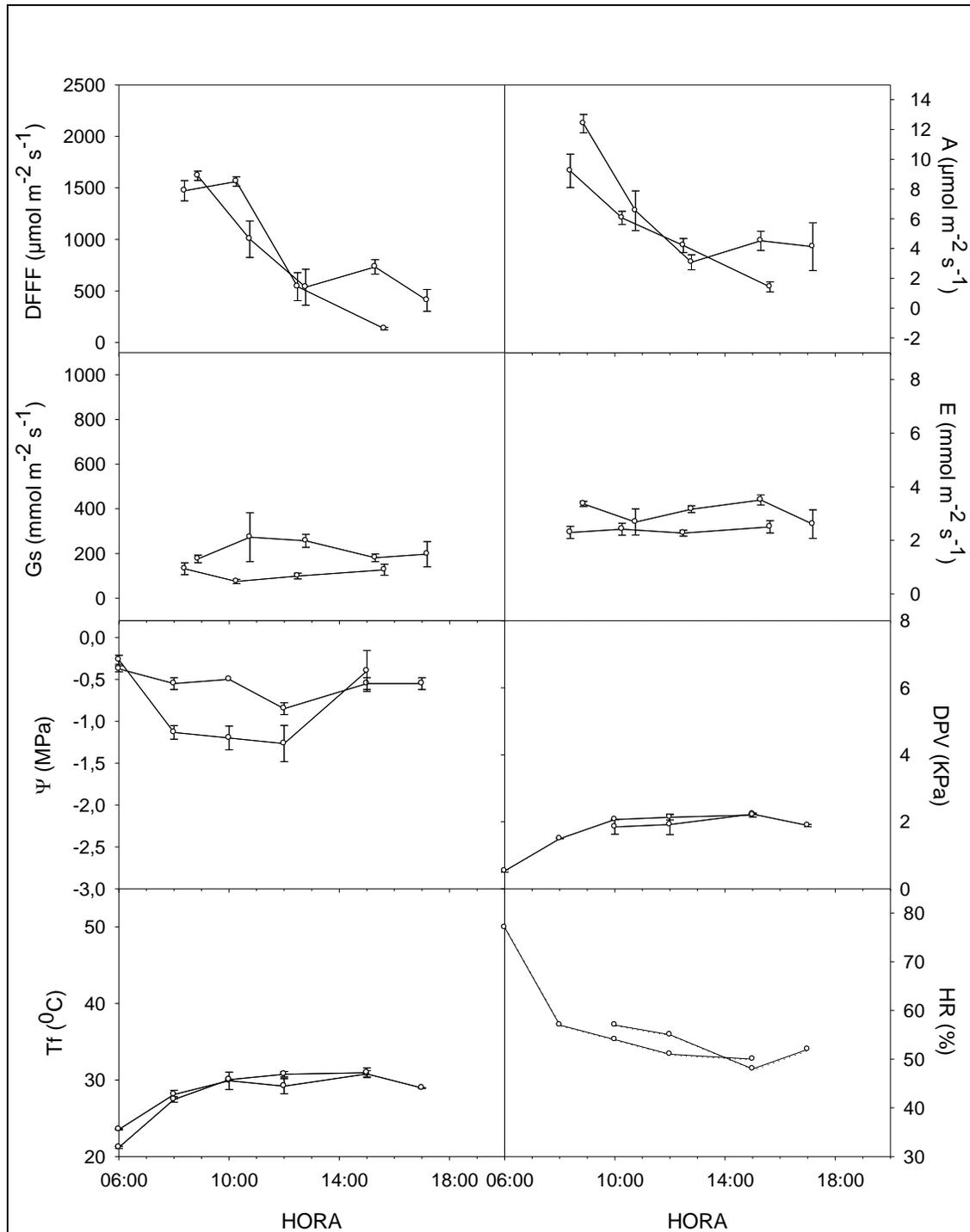


Figura 31: Cursos diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), conductancia estomática (Gs), potencial hídrico (Ψ), temperatura foliar (T_f), tasa de asimilación de CO_2 (A), tasa de transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) y humedad relativa (HR), para dos días de medición en el mes de junio de la época húmeda, para individuos adultos de *C. vitifolium*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

Tabla 9: Características fotosintéticas de hojas completamente extendidas en individuos juveniles y adultos de *C. americana* y *C. vitifolium*. Obtenidos a partir de las curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (anexo E 48 - 62). Se presenta la media \pm ES.

Parámetro	Coc vit EH juvenil	Coc vit EH adulto	Cur ame EH juvenil	Cur ame EH adulto	Cur ame ES juvenil
Pto. de compensación de luz ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	36,59 \pm 4,85	36,1219	39,49 \pm 14,04	—————	36,81
Rendimiento Cuántico (mol CO ₂ /mol fotones)	0,026 \pm 0,014	6,47E-03	0,017 \pm 0,003	1,44E-03	0,018
Tasas de fotosíntesis máximas ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	8,25 \pm 0,86	14,46	5,77 \pm 0,17	9,28	2,23
Tasas de fotosíntesis máximas (nmol/g s)	175,23 \pm 18,34 ^a	—————	134,00 \pm 3,77 ^b	—————	26,70
Tasas de fotosíntesis máximas por unidad de N ($\mu\text{mol}/\text{mol N s}$)	212,11 \pm 22,20 ^a	—————	84,19 \pm 2,36 ^b	—————	44,20
Contenido de Nitrógeno Foliar (mg/g)	16,97 \pm 0,42	—————	8,80 \pm 0,14	—————	8,36 \pm 0,02
AFE (m ² /Kg)	25,58 \pm 3,54 ^a	—————	13,69 \pm 2,12 ^b	—————	0,012 \pm 0,0006

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas (P<0,05; Prueba Kruskal-Wallis).

Para los individuos juveniles de ambas especies la relación entre la tasa de fotosíntesis y la DFFF, en la época de lluvias (Anexo E), correspondiente a datos tomados en el campo, mostró que los puntos de compensación y de saturación de luz se encontraron entre 30 y 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. americana* y entre 250 y 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. vitifolium*. En *C. americana*, durante la época seca, la saturación ocurre a menor intensidad de luz ($> 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El rendimiento cuántico aparente, calculado a partir de la pendiente inicial de las curvas de saturación de luz, fue relativamente bajo y similar en ambas especies y para las dos épocas en el caso de *C. americana* (Tabla 9). Las tasas máximas de asimilación por unidad de peso y por unidad de nitrógeno foliar (EIUN) fueron significativamente mayores en *C. vitifolium* (Tabla 9). De igual modo, otros parámetros relacionados con la capacidad de asimilación fotosintética tales como el área foliar específica (AFE) y el contenido de nitrógeno foliar mostraron valores significativamente superiores en *C. vitifolium* (Tabla 9).

Tabla 10: Variación del potencial hídrico en las dos especies estudiadas. Potencial hídrico promedio (Ψ_{prom}), potencial máximo (Ψ_{max}) y potencial mínimo (Ψ_{min}). Se presenta la media ± 1 ES.

Parámetro	Coc vit EH juvenil	Coc vit EH adulto	Cur ame EH juvenil	Cur ame EH adulto	Cur ame ES juvenil
Ψ_{prom}	-0,59 \pm 0,05	-0,72 \pm 0,08 ^a	-0,76 \pm 0,06 ^b	-1,28 \pm 0,11 ^a	-1,42 \pm 0,14 ^b
Ψ_{max}	-0,1	-0,2	-0,15	-0,15	-1,0
Ψ_{min}	-1,3	-1,6	-1,8	-2,0	-2,15

a \rightarrow diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis), entre especies mismo estadio.

b \rightarrow diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis), entre épocas misma especie.

El potencial hídrico promedio mostró diferencias significativas entre los individuos adultos de ambas especies, siendo menores en *C. americana* (Tabla 10). Comparativamente los individuos juveniles de *C. vitifolium* se caracterizan por presentar mayor (más positivo) potencial hídrico a lo largo del día. No hubo diferencias entre las especies en los potenciales hídricos medidos al amanecer. Sin embargo, *C. americana* presentó potenciales máximos significativamente menores en la época seca.

Tabla 11: Variación de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen por época (anexo E 48 - 62), en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{π}^0), capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA^0) y módulo de elasticidad (ϵ). Se presentan las medias \pm 1 ES.

Espece Época	Ψ_{π}^{100} (MPa)	Ψ_{π}^0 (MPa)	$\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ (MPa)	CRA^0	ϵ (MPa)
Coc vit EH	-1,09 \pm 0,07	-1,39 \pm 0,06	0,30 \pm 0,12 ^a	75,37 \pm 5,87	8,00 \pm 1,89
Cur ame EH	-1,00 \pm 0,08	-1,66 \pm 0,15	0,66 \pm 0,15 ^b	62,17 \pm 5,85	5,09 \pm 0,82
Cur ame ES	-0,79 \pm 0,20	-1,21 \pm 0,21	0,42 \pm 0,10 ^{a; b}	77,10 \pm 4,60	7,41 \pm 1,56

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas mismo parámetro

($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis).

La tabla 11 y figura 32 muestran las variaciones de algunos parámetros del potencial hídrico foliar para *C. americana* y *C. vitifolium*, obtenidos de las curvas presión volumen (anexo E 48 - 62), como lo son: el potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y módulo de elasticidad (ϵ), los cuales son un indicativo de la capacidad de osmorregulación. Durante la época lluviosa, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las especies en los diferentes parámetros obtenidos a través de las curvas presión-volumen. Sin embargo, *C. americana* mostró la tendencia (aunque no significativa) de presentar valores menores del Ψ_{π}^0 . De igual modo, *C. americana* no mostró cambios significativos entre épocas, aunque se aprecia un leve aumento en el módulo de elasticidad.

Otro parámetros importantes que se encuentran en la tabla 11 son el contenido relativo de agua en el punto de pérdida turgor (CRA^0) y la capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), los cuales aunque no presentan diferencias significativas, se vislumbra la tendencia en *C. americana* a una mayor $\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ como consecuencia de paredes celulares más elásticas (menor módulo de elasticidad).

Tabla 12: Variación de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen por mes en diferentes épocas (anexo E 48 - 62), en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{π}^0), capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA^0) y módulo de elasticidad (ϵ). Se presentan las medias ± 1 ES.

Especie Época/Mes	Ψ_{π}^{100} (MPa)	Ψ_{π}^0 (MPa)	$\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ (MPa)	CRA^0	ϵ (MPa)
Cur ame EH/Nov	-0,85 \pm 0,04	-1,68 \pm 0,28	0,83 \pm 0,28 ^b	0,40 \pm 0,11	5,54 \pm 1,68 ^{a; b}
Cur ame EH/Jun	-1,15 \pm 0,11	-1,65 \pm 0,15	0,50 \pm 0,11 ^{a; b}	0,35 \pm 0,05	4,64 \pm 0,57 ^a
Coc vit EH/Nov	-1,05 \pm 0,16	-1,50 \pm 0,07	0,45 \pm 0,23 ^{a; b}	0,19 \pm 0,03	11,55 \pm 2,71 ^b
Coc vit EH/Jun	-1,13 \pm 0,05	-1,28 \pm 0,07	0,14 \pm 0,04 ^a	0,31 \pm 0,12	4,45 \pm 0,92 ^a
Cur ame EH/Mar	-0,79 \pm 0,20	-1,21 \pm 0,21	0,42 \pm 0,10 ^{a; b}	0,23 \pm 0,05	7,41 \pm 1,56 ^{a; b}

Exponentes con letra diferente (a, b) indican diferencias significativas mismo parámetro

($P < 0,05$; Prueba Kruskal-Wallis).

La tabla 12 muestra los mismos parámetros que la tabla 11 pero los valores están separados por los meses del muestreo para cada especie, encontrando que existen diferencias significativas entre las especies para los meses de noviembre (Cur ame) y junio (Coc vit) en su capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$) y diferencias significativas para *C. vitifolium* (EH/Nov) en el módulo de elasticidad (ϵ), siendo este el más elevado.

En la gráfica 32 se puede destacar que durante la época lluviosa en ninguna de las dos especies el potencial hídrico mínimo disminuye de manera significativa por debajo del punto de pérdida de la turgencia. En cambio, en la época seca *C. americana* se encuentra cerca del punto de pérdida del turgor desde temprano en la mañana, alcanzando valores significativamente por debajo del Ψ_{π}^0 en las horas de máxima demanda evaporativa.

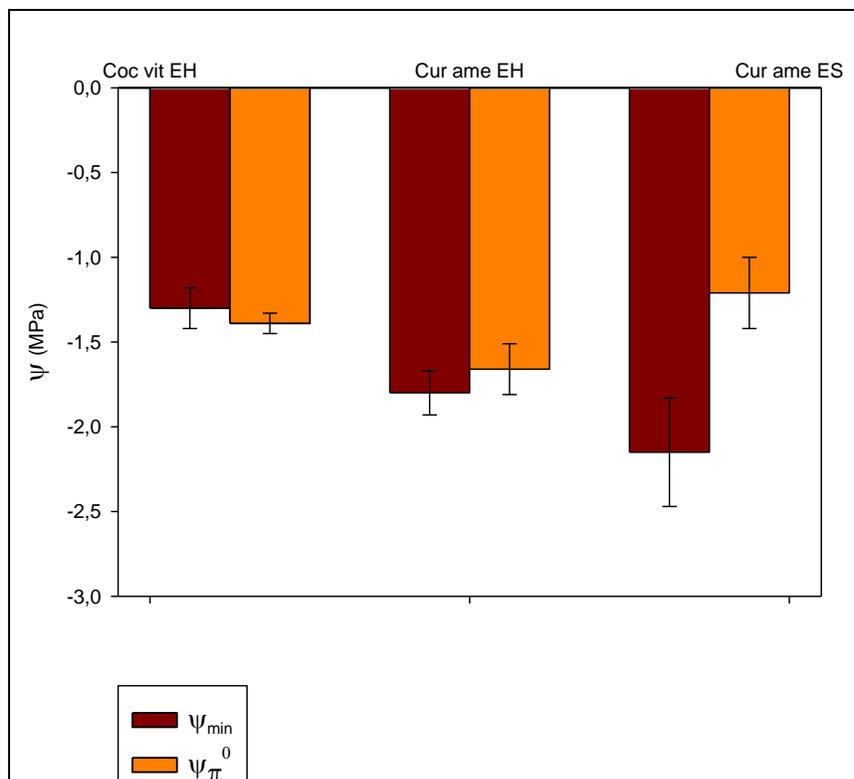


Figura 32: Variación del potencial hídrico mínimo (Ψ_{\min}) y del potencial osmótico en el punto de pérdida del turgor (Ψ_{π}^0) para juveniles de *C. vitifolium* en la época húmeda (*C. vitifolium* EH), *C. americana* para la época húmeda (Cur ame EH) y seca (Cur ame ES). Se presentan la media ± 1 ES.

Discusión

Patrones espaciales de las leñosas

La invasión de las leñosas al pastizal en las sabanas estacionales es un proceso dinámico regido principalmente por la disponibilidad hídrica, el fuego y por la competencia con las gramíneas, que es la forma de vida dominante en este ecosistema (Medina y Silva. 1990; Scholes y Archer. 1997). La distribución espacial de los tipos funcionales de árboles en base a sus patrones de recambio foliar muestran que las siempreverdes tienen la capacidad de persistir en la sabana mientras que las deciduas forman islas de bosque llamadas “matas” (Medina. 1982; Sarmiento. 1984). La poca presencia de especies de las matas en la sabana ha sido explicada por condiciones no favorables para la germinación, limitaciones nutricionales y falta de resistencia al fuego de las plántulas (Montes y Medina. 1977; Medina. 1982; San José y Fariñas. 1991).

Estudios pioneros sobre la dinámica poblacional de las leñosas del Cerrado (Ferri. 1961; Rizzini y Heringer. 1962) señalaban la relativa escases de plántulas e individuos juveniles y que bajo las circunstancias ambientales de las sabanas caracterizadas por una estación seca prolongada y fuegos recurrentes la reproducción vegetativa sería la estrategia de regeneración dominante en estos ambientes. Aunque hay poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, algunos estudios han demostrado la funcionalidad de la reproducción sexual en las especies leñosas (Oliveira and Silva. 1993; Hoffman *et al.* 2004). En el presente trabajo, encontramos una alta densidad de individuos (principalmente en el rango entre 5 – 50 cm de altura) en el gradiente entre el borde de las matas y la sabana (961 ind. / 1800 m²; extrapolado a la hectárea= 5383 ind. / Ha), bajo árboles aislados en la sabana (251 ind. / 1500 m²; extrapolado a la hectárea= 1673 ind. / Ha) y en la sabana (61 ind. / 1500 m²; extrapolado a la hectárea= 407 ind. / Ha). Estos resultados son comparables a los reportados por Silva *et al.* (2001) para la Estación Biológica de Los Llanos (EBLL) y sus alrededores (rango de densidad: 2429 – 3799 ind. / Ha) y por García-Núñez. (2003) para especies dominantes en el estrato arbóreo en sabanas de los Llanos Occidentales de Venezuela (rango de densidad: 1315 – 2345 ind. / Ha). La distribución en clases de tamaño en poblaciones de árboles de la sabana, muestran una alta proporción de

individuos en las categorías inferiores. Sin embargo, gran parte de estos individuos pequeños son rebrotes, de tal modo, que plantas de diferentes cohortes pueden tener tamaños similares y rebrotan desde el suelo hasta que comienza a desarrollar un tallo permanente (García-Núñez y Azócar. 2001). De igual modo, especies con reproducción clonal, como *Casearia silvestris*, desarrollan bajo el manto de gramíneas, un banco de propágulos vegetativos con un alto grado de interconexión, los cuales rebrotan desde la estructuras subterráneas después de las quemadas. De este modo, ambos sistemas de regeneración (sexual y vegetativa), convergen en una misma estrategia, consistente en el desarrollo de un banco de plantas con una alta capacidad de rebrote (García-Núñez *et al.* 2001; García-Núñez. 2003). Sin embargo, en el presente trabajo, además de los rebrotes, detectamos cohortes numerosas de plántulas recién germinadas (aún con los cotiledones adheridos) de *Curatella americana* y *Cochlospermum vitifolium*, lo cual es indicativo de la viabilidad de la reproducción sexual en estas especies. De igual modo, para *Palicourea rigida*, especie siempreverde dominante del estrato arbóreo de la sabana en los Llanos Occidentales, García-Núñez *et al.* (2001) encontraron plántulas recién germinadas (2 ind/m²) las cuales se encontraban espacialmente agrupadas alrededor de árboles adultos de su misma especie.

Una tendencia clara que muestran nuestros resultados es que el establecimiento de las leñosas no ocurre de manera al azar en el estrato abierto de la sabana, encontrándose que ambos tipos fenológicos se ven favorecidos por la cobertura de los bordes de las matas habiendo una mayor densidad en sus inmediaciones y disminuyendo gradualmente hacia la sabana mientras que con las gramíneas ocurre el patrón contrario, tal como se hipotetizaba en el modelo teórico de la figura 14. La densidad de las leñosas podría estar siendo afectada por el incremento en la cobertura de gramíneas debido a la competencia por luz, agua y nutrientes durante el establecimiento de los árboles (De Steven. 1991a, b). Igualmente, la presencia de árboles aislados constituyen focos de reclutamiento bajo su copa, encontrándose una relativa alta densidad de individuos a su alrededor. Por otra parte, es evidente que las especies deciduas son favorecidas en mayor medida por la sombra proyectada en los bordes de las matas en comparación con las siempreverdes, mostrando una caída más abrupta de la densidad de individuos en el gradiente borde de mata – sabana (Fig. 16).

Además de la presencia de los árboles aislados hay otros factores que influyen, en este caso negativamente, el establecimiento de árboles en el mencionado gradiente como son el afloramiento de la coraza laterítica lo cual depende del nivel geomorfológico y el tipo de gramínea. Hacia el nivel geomorfológico I en la EBLL de acuerdo a la clasificación realizada por Sarmiento y Monasterio. (1969), donde aflora la coraza determinando las peores condiciones hídricas y nutricionales del suelo la densidad de árboles es mínima y las especies dominantes de gramíneas son los géneros *Trachypogon* spp. y *Axonopus* spp., mientras que hacia donde la coraza está más profunda y hay suelo, *Hypharrenia rufa*, la cual es una gramínea africana invasora, puede inhibir el crecimiento de los árboles y de las gramíneas nativas alcanzando altas densidades en los bordes de las matas. En este sentido, en sabanas estacionales de los Llanos Occidentales, no se encontraron diferencias significativas en la cobertura de gramíneas C4 entre zonas de sabana y bajo la sombra de árboles (García-Núñez. 2003). Mordélet. (1993) y Belsky *et al.* (1989), señalan, que de hecho, los árboles aislados pueden actuar facilitando el establecimiento de gramíneas y otras especies del estrato herbáceo en las sabanas, determinando un mejor estado hídrico a éstas plantas, las cuales tienen un sistema radicular superficial. Cabe destacar que en la sabana se establecen solamente las especies siempreverdes, mientras que bajo la copa de los árboles aislados encontramos tanto especies siempreverdes como deciduas, de las cuales *Cochlospermum vitifolium* y *Godmania macrocarpa* fueron las más abundantes del grupo de las deciduas. Resultados similares fueron reportados para la EBLL y sus alrededores, donde *C. vitifolium* y *G. macrocarpa* fueron las especies deciduas más abundantes caracterizadas por ser resistentes al fuego (Silva *et al.* 2001). Por otra parte, a pesar de que la dirección predominante de los vientos es la de los alisios (NE), nuestros resultados no evidenciaron diferencias ni en la composición ni en la abundancia de individuos entre las diferentes orientaciones cardinales alrededor de las matas. Esto sugiere que otros factores a una escala más local están determinando los patrones de las quemadas, entre los cuales la gran acumulación de combustible debido a la invasión por la *H. rufa* puede ser un aspecto importante en cuanto a la intensidad y periodicidad del fuego, lo cual puede actuar

como un factor de homogeneización de los efectos destructivos del fuego en estas sabanas.

El patrón espacial de establecimiento de las leñosas alrededor de las matas evidenciado por nuestros resultados (Fig. 16), indica una dinámica radial de crecimiento de las islas de bosque a partir de sus bordes explicada por condiciones micro ambientales favorables en el ecotono en comparación con la sabana. De igual modo, es evidente que las especies siempreverdes actúan como micro-islas de recursos que favorecen el establecimiento de las leñosas, lo cual sugiere una dinámica sucesional en la vegetación de la sabana, donde ciertas especies, en este caso las siempreverdes, crearían las condiciones para su remplazo eventual por especies de árboles del bosque decíduo. Esta dinámica vegetacional dependiente de las condiciones ambientales en cuanto a disponibilidad de agua y los patrones de las quemadas, podría implicar que en años hídricamente “buenos” de manera consecutiva determinen la arborización de la sabana a través de una mayor tasa de establecimiento de árboles y a una escala más grande a través de la coalescencia de las matas. Estudios sobre la dinámica del establecimiento de plántulas de *Palicourea rigida*, muestran un éxito alto en la supervivencia durante el primer año después de la germinación asociado a condiciones atípicamente húmedas durante la estación seca (Diciembre-98 y febrero-99) en un año “Niña” los cuales se caracterizan por ser muy lluviosos (Acevedo *et al.* 1999; García-Núñez. 2003). Para los Llanos Centrales de Venezuela en un estudio sobre la dinámica temporal y espacial del estrato leñoso a través del análisis de fotografías aéreas (años: 1938, 1961, 1978 y 1997) y de las precipitaciones (lapso: 1922 – 1997), se encontró un incremento lineal significativo en la cobertura de las leñosas para todas formas de relieve analizadas del 2,9 % para los 59 años del estudio. Esto ocurrió a través de procesos distintos no excluyentes: primero (serie 1938 – 1961), por la fusión o coalescencia de núcleos leñosos de poco porte que pasaron a formar polígonos de cobertura de un tamaño superior, y luego (series 1961-1978 y 1978-1997), por el establecimiento disperso de pequeños núcleos leñosos (< 100 m²). Esta dinámica espacio temporal de la cobertura de leñosas estuvo asociada a variaciones históricas de las precipitaciones que determinaron condiciones más húmedas durante estos años (Thielen. 2003).). Nuestros resultados muestran que el microclima alrededor de las

matas, se caracteriza por una menor carga de radiación solar, lo que determina menor temperatura de la superficie del suelo. Estas condiciones indican una menor evapotranspiración potencial, lo cual debería determinar un mayor contenido relativo de agua en los horizontes superficiales del suelo del borde de la matas. Sin duda, esto se traduce en condiciones favorables para el establecimiento de plántulas en comparación con la sabana. A su vez, se evidencia un amortiguamiento para la época seca de estas variables para ambos ambientes. García-Núñez. (2003), reporta para sabanas estacionales en el Estado Barinas que la diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) puede ser entre 0,2 y 0,6 KPa más bajo la sombra de árboles adultos que en la sabana, y además que el contenido relativo de agua del suelo (CRA) de los horizontes superficiales (entre 10 y 40 cm de profundidad) a medida que avanza la época seca, muestra diferencias significativas entre plena exposición y bajo sombra, encontrándose por ejemplo, a 10 cm de profundidad, un CRA 2 % más alto en la sombra, mientras que a 40 cm de profundidad, el CRA puede ser hasta 10 % mayor bajo cubierta en comparación con muestras tomadas a campo abierto. Otro factor que eventualmente podría estar participando en propiciar condiciones hídricas favorables alrededor de los árboles establecidos, es la redistribución hidráulica del agua del suelo por las raíces de los árboles. Este fenómeno conocido como levantamiento hidráulico, consiste en que las raíces profundas de los árboles actúan como un puente, moviendo agua durante la noche desde las capas profundas del suelo a las capas superficiales que tienen un potencial hídrico menor, seguido por la reabsorción de esa agua durante el día por las raíces superficiales, lo cual en teoría ayudaría a soportar la transpiración durante la estación seca (Caldwell y Richards. 1989). Esta agua trasladada a la superficie podría beneficiar el establecimiento de plántulas de especies leñosas y herbáceas que se encuentren alrededor de los árboles con levantamiento hidráulico (Dawson. 1993). La ocurrencia del levantamiento hidráulico y el flujo reverso han sido demostrados para especies arbóreas de ambientes estacionalmente secos en Kenia, el Occidente de Australia y en el Cerrado Brasileño (Burgess *et al.* 1998; Scholz *et al.* 2002; Moreira *et al.* 2003). Por otra parte, nuestros resultados sobre las condiciones nutricionales de los suelos en el gradiente borde de mata – sabana y suelos bajo la copa de árboles aislados no mostraron tendencias claras que permitan confirmar nuestra hipótesis

inicial sobre una mayor fertilidad en el ecotono mata – sabana y/o bajo el dosel de los árboles aislados. Solo el contenido de fósforo y potasio mostraron valores mayores bajo la copa de árboles y en el ecotono respectivamente. Sin embargo, estudios realizados en la EBLL mostraron una mejor condición nutricional (en términos de materia orgánica, pH, K, Ca, Mg) en las matas y ecotono en comparación con la sabana (García-Miragaya y Cáceres. 1990; San José *et al.* 1991). Igualmente el carácter de “islas de fertilidad” bajo la copa de los árboles aislados en la sabana ha sido reportado para sabanas secas en África, Centro y Norte América (Kellman. 1979; Kellman y Miyanishi. 1982; Kellman. 1985; Belsky *et al.* 1989; Mordélet. 1993; Vetaas. 1992; Barnes y Archer. 1999). Por otra parte, la formación de las matas de la sabana ha sido asociada a la presencia de hormigueros de *Atta laevigata* de tal modo que interacciones bióticas sinérgicas entre las hormigas cortadoras y los árboles deciduos del bosque parecen ocurrir mejorando las condiciones para el establecimiento de ambos. La presencia de los hormigueros en las matas determinó mayores concentraciones de carbono orgánico, N, Mg y Ca (Farji y Silva. 1995; Farji y Silva. 1996).

Estudios sobre el patrón espacial de los árboles en áreas de los Llanos Centrales y Occidentales, muestran una disposición principalmente agrupada, tendencia que es más pronunciada en los individuos juveniles que en los adultos (San José *et al.* 1991; García-Núñez *et al.* 2001), lo cual sugiere procesos de facilitación en su estructuración (Scholes y Archer. 1997). Diferencias ambientales y bióticas relacionadas a la heterogeneidad edáfica, historia de vida y estrategia reproductiva, podrían determinar el patrón agrupado (San José *et al.* 1991). Asimismo, en áreas de los Llanos Centrales de Venezuela (EBLL y Parque Nacional Aguaro-Guariquito), donde se ha documentado un incremento significativo en la densidad de leñosas (Silva *et al.* 2001; Thielen. 2003), el patrón espacial encontrado fue principalmente por agregación de árboles individuales, y pequeños grupos de árboles, en “matas”. En nuestro trabajo, utilizando diferentes índices para caracterizar la distribución espacial en las parcelas, se encontró que las especies se distribuyen principalmente de manera agrupada. El empleo de la función de Ripley permitió ver como es esta distribución a diferentes escalas espaciales, encontrando que en una misma parcela puede presentar diferentes tipos de

distribución (regular, aleatoria y agrupada), lo que resalta la importancia de la escala de observación en ecología (Fariñas. 1985). En algunas parcelas se pudo observar una distribución agrupada con distancias inferiores a 20 cm, lo cual pudo estar determinado por lugares donde se encontró un gran número de plántulas; a medida que la distancia “r” de la L-Ripley era mayor, la distribución por lo general fue de tipo aleatoria; con distancias superiores a 2 m los individuos censados en las parcelas mostraron una distribución agregada en respuesta a la agrupación de leñosas en la proximidad de la mata y a la presencia de individuos aislados que sirven como puntos de establecimiento de otras especies.

Intercambio de gases y relaciones hídricas

Los patrones del intercambio de gases y las relaciones hídricas de los árboles siempreverdes y deciduos de las sabanas estacionales indican que ambos tipos funcionales son evasores al déficit hídrico estacional, los primeros a través de sistemas radiculares profundos que pueden alcanzar los horizontes del suelo donde hay agua disponible todo el año, mientras que los árboles deciduos evaden el estrés hídrico quedando sin hojas en la época seca, lo cual sugiere que sus sistemas radiculares son poco profundos y por lo tanto estarían expuestos a la deshidratación de las capas superficiales del suelo (Medina. 1982; Sarmiento. 1984; Goldstein *et al.* 1989a). Sin embargo, cuando se analizan las fuentes de agua de algunas especies de árboles de la sabana tanto siempreverdes como deciduas, a la luz de estudios más recientes en el cerrado brasileño (Jackson *et al.* 1999), el panorama se complica. Las especies siempreverdes dependieron más del agua de los horizontes superficiales del suelo, en tanto que las deciduas parecen depender más del agua de los horizontes profundos. En general, diversos trabajos realizados en sabanas neotropicales y Australianas encuentran para los individuos adultos tanto de las especies siempreverdes como las deciduas tasas de transpiración relativamente altas durante la época lluviosa, sin claras diferencias entre ambos tipos fenológicos, caracterizándose por un estricto control estomático de las pérdidas de agua por transpiración en las horas del medio día, tendencia que se acentúa a medida que se acerca la época seca (Goldstein *et al.* 1989a; Eamus y Prior. 2001; Franco *et al.* 2005; Goldstein *et al.* 2008). En este sentido,

nuestros resultados muestran que durante la época lluviosa, en los meses de octubre y junio, los individuos juveniles de ambas especies mostraron pocas restricciones estomáticas de las pérdidas de agua por transpiración, principalmente en las horas de la mañana, alcanzando valores de G_s relativamente altos, y en promedio mayores en *C. americana* ($255 \pm 50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $385 \pm 106 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *C. vitifolium* y *C. americana* respectivamente). Sin embargo, fue evidente un cierre estomático parcial a las horas de máxima demanda evaporativa, al medio día, cuando se alcanzan el mayor DPV y los potenciales hídricos mínimos. Resultados similares han sido reportados para individuos juveniles de especies siempreverdes, *Palicourea rigida* y *Casearia sylvestris*, en los Llanos Occidentales de Venezuela, caracterizándose por presentar una alta G_s y cierre estomático parcial al medio día durante la época lluviosa (García-Núñez *et al.* 2011). No obstante, nuestros resultados muestran que hacia finales de la época lluviosa, en el mes de noviembre (“salida de aguas”), las restricciones estomáticas aumentan en ambas especies con la tendencia general de alcanzar la máxima G_s temprano en la mañana para luego permanecer parcialmente cerrados por el resto del día. En la época seca los individuos juveniles de *C. americana*, mostraron tasas de intercambio de gases similares a las registradas durante la época húmeda, en el mes de noviembre, a pesar de registrarse un mayor DPV, indicando que en estos individuos su sistema radicular ya había alcanzado horizontes del suelo con disponibilidad de agua, lo cual de acuerdo a mediciones de la longitud de las raíces realizadas en plantas excavadas se encuentra alrededor de los 30 cm de profundidad (Fig. 13). La demanda evaporativa del ambiente, parece ser la causa principal de la disminución en la conductancia estomática observada entre la mañana y la tarde, y entre estaciones. Los estomas se cierran a medida que la DPV aumenta, lo cual ocurre a lo largo del día, y entre la estación lluviosa y la estación seca. La respuesta estomática a la humedad ambiental refleja un mecanismo que previene altas tasas de transpiración evitando así estrés hídrico cuando las plantas están sujetas a altas demandas evaporativas (Eamus y Prior. 2001). A la luz de diferentes estudios sobre los patrones del intercambio de gases en árboles de las sabanas Neotropicales el paradigma de que éstas especies transpiran libremente durante todo el año ha sido cuestionado (Goldstein *et al.* 2008). Para las leñosas de la sabana con acceso al agua del subsuelo durante todo el año, la

transpiración no está limitada por la disponibilidad de agua en el suelo per se, sino por la alta demanda evaporativa y las altas resistencias hidráulicas asociadas con la profundidad del sistema radical, lo cual determina fuertes restricciones estomáticas (Meinzer *et al.* 1999).

Las tasas de transpiración y conductancia estomática encontradas en este trabajo, se encuentran dentro del rango reportado para diferentes especies de leñosas siempreverdes y deciduas en los Llanos de Venezuela, en el Cerrado y en las sabanas del norte de Australia (Goldstein *et al.* 1989a; Duff *et al.* 1997; Myers *et al.* 1997; Franco. 1998; Meinzer *et al.* 1999; Franco *et al.* 2005; García-Núñez *et al.* 2011). Durante la época lluviosa, ambas especies mostraron que la conductancia estomática y las tasas de transpiración tienden a ser tan altas ó incluso superiores a las registradas en los adultos. Estos patrones del intercambio gases nos indican, en primer lugar, que disponían durante la época de establecimiento de suficiente agua en las capas superficiales del suelo, lo que determinó que la eficiencia de uso de agua fuera igual ó incluso menor que en las adultas y por otra parte, que la competencia por el agua con las gramíneas quizás no sea un factor limitativo importante para el establecimiento de plántulas en la estación húmeda.

Diferentes estudios han mostrado para varias especies arbóreas de las sabanas estacionales Neotropicales que son isohídricas (Goldstein *et al.* 1986; Medina and Francisco. 1994; Franco. 1998; Franco *et al.* 2005), es decir, que mantienen potenciales hídricos prácticamente constantes a lo largo del año. Diariamente un fuerte control estomático de la transpiración, la disminución de la superficie foliar total por árbol durante la estación seca y una estricta coordinación entre las conductancias en fase líquida y gaseosa han sido señaladas como los principales mecanismos que contribuyen a la homeostasis del potencial hídrico mínimo (Bucci *et al.* 2005). Sin embargo, las plántulas y juveniles puede que no sean capaces de mantener la homeostasis en el potencial hídrico. La superficialidad del sistema radicular de los juveniles los hace susceptibles diaria y estacionalmente a los cambios en el estatus hídrico del suelo. En nuestro trabajo, *C. americana* presentó potenciales máximos significativamente menores en la época seca, indicando que el potencial hídrico del

suelo en la zona de enraizamiento de los juveniles puede alcanzar valores alrededor de -1,1 MPa temprano en la mañana (6:00 hrs), sin evidenciarse recuperación del Ψ^P en las mediciones realizadas a finales de la tarde (18:00 – 18:30 hrs). Para ambas especies, en la época lluviosa se observó una recuperación casi completa del Ψ^P al atardecer (Tabla 10). Resultados similares han sido reportados para juveniles de *Palicourea rigida*, lo cuales mostraron una disminución significativa de la época lluviosa a la seca (García-Núñez *et al.* 2011). Comparativamente, los individuos juveniles de *C. vitifolium* se caracterizaron por presentar mayor (más positivo) potencial hídrico a lo largo del día, lo cual está relacionado con la presencia de un xilopodio (estructura de almacenamiento de agua) que le permite amortiguar las pérdidas hídricas por transpiración. Igual tendencia fue encontrada en los individuos adultos, mostrando *C. americana* menores valores en promedio para la época lluviosa.

En cuanto a los parámetros hídricos obtenidos a través de las curvas presión-volumen, *C. americana* mostró la tendencia (aunque no significativa) de presentar valores menores del $\Psi^{\pi 0}$ y una mayor capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi^{\pi 100} - \Psi^{\pi 0}$) como consecuencia de presentar paredes celulares más elásticas (menor módulo de elasticidad). Por otra parte, los individuos juveniles de *C. americana* no mostraron cambios significativos entre épocas, aunque se aprecia un leve aumento en el módulo de elasticidad para la época seca, lo cual es una estrategia para aumentar el gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta y así mantener turgencia bajo condiciones de estrés hídrico (Goldstein *et al.* 1989b).

Los valores de $\Psi^{\pi 100}$ y $\Psi^{\pi 0}$ reportados en este trabajo se hallan dentro del rango encontrado para diferentes especies de leñosas de sabanas tropicales, donde presiones de turgencia positivas son mantenidas hasta valores de Ψ^L entre -1,7 MPa y -2,7 MPa (Myers *et al.* 1997; Le Roux y Bariac. 1998). Potenciales osmóticos menores se encuentran en especies arbóreas del bosque seco tropical (800 – 900 mm de precipitación anual), pudiendo alcanzar $\Psi^{\pi 0}$ muy bajos (-3,3 MPa – 4,1 MPa) en especies siempreverdes (Sobrado. 1986; Olivares y Medina. 1992). Estos bajos $\Psi^{\pi 0}$ permiten a las hojas mantener la turgencia a los bajos Ψ^L prevalecientes en estos ambientes secos.

El carácter evasor de *C. vitifolium* la hace más vulnerable a la sequía en términos estacionales, lo cual se ve reflejado en su patrón de distribución, principalmente agregado alrededor de las matas y bajo árboles aislados (tabla 1). La mayoría de las plántulas y juveniles de *C. vitifolium* que habíamos marcado en áreas de sabana a comienzos de la época lluviosa en el mes de junio con el fin de hacer en estos individuos las mediciones de intercambio de gases en los meses subsecuentes, ya para el mes de noviembre (salida de aguas), habían desaparecido casi en su totalidad. Por otro lado, el carácter tolerante de *C. americana* que se denota a través de los diferentes parámetros medidos de la relaciones hídricas, le permite establecerse en lugares de sabana.

Nuestros resultados muestran que durante la época lluviosa las tasas de asimilación de ambas especies están acopladas al patrón de conductancia estomática, encontrándose las tasas máximas durante períodos de iluminación directa, por lo general en las horas de la mañana, y depresión de la fotosíntesis al medio día cuando se alcanza el mayor DPV y ocurre cierre estomático parcial. En el caso de los individuos juveniles de *C. americana* mantuvieron las tasas asimilación similares a las registradas en la época lluviosa, a pesar de un mayor DPV, lo que corrobora que estas plantas ya habían alcanzado los horizontes del suelo con agua disponible. Estudios sobre el comportamiento fotosintético de especies tanto herbáceas como leñosas de sabanas tropicales en América, África y Australia, muestran que las tasas de asimilación tienden a ser mayores en la estación húmeda, mientras que en la estación seca, usualmente son más altas por la mañana que en la tarde (Le Roux y Mordelet. 1995; Sobrado. 1996; Eamus y Cole. 1997; Prior *et al.* 1997; Franco. 1998). Este comportamiento está en función de la disminución del contenido de agua en el suelo, del incremento de la diferencia de presión de vapor hoja – aire, y de temperaturas foliares supraóptimas (la temperatura foliar es frecuentemente mayor que la temperatura del aire, especialmente cuando la G_s es baja y el enfriamiento por transpiración es bajo). No obstante, la depresión de la fotosíntesis al medio, pudo ser el de la conjunción de limitaciones estomáticas y procesos de fotoinhibición dinámica por la alta carga de radiación y altas las temperaturas (temperatura foliar entre 30 y 40 °C). La depresión del mediodía en la tasa de asimilación ha sido reportada en muchas

especies, especialmente aquellas sujetas a alguna combinación de alta temperatura, alta radiación y bajo contenido de agua en la atmósfera y en el suelo, tal como ocurre comúnmente en los ecosistemas estacionalmente secos (Eamus y Prior. 2001; Franco y Lüttge. 2002).

Comparativamente las tasas promedio de fotosíntesis a lo largo del curso diario de ambas especies son bajas, mientras que los máximos ($5,77 \pm 0,17$ y $8,25 \pm 0,86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. americana* y *C. vitifolium* respectivamente) se encuentran en el rango reportado para especies arbóreas de la sabana (Medina. 1982; Medina y Francisco. 1994; Prado y De Moraes. 1997; García-Núñez *et al.* 2011). La baja capacidad fotosintética de los árboles de la sabana parece estar asociada a las características de sus hojas, marcadamente escleromórficas y pobres en nutrientes (Sarmiento *et al.* 1985); en nuestro estudio, es particularmente notorio en la especie siempreverde, *C. americana*, la cual presentó un contenido de nitrógeno foliar significativamente menor que *C. vitifolium*. Por otra parte, el grado de escleromorfía de las hojas (expresado como área foliar específica, AFE) de larga duración, se relaciona con las propiedades estructurales requeridas para soportar condiciones ambientales desfavorables. Un mayor espesor foliar (baja AFE), y bajas concentraciones de nitrógeno por unidad de peso, dan como resultado tasas bajas de fotosíntesis por unidad de peso en las especies siempreverdes (Lambers *et al.* 1998). Al contrastar las tasas de fotosíntesis de ambas especies se observa como en *C. vitifolium*, presentó una mayor capacidad fotosintética expresada ya sea por unidad de área ó por unidad de peso en comparación con *C. americana* ($8,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $225 \text{ nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$; $5,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $84.2 \text{ nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ respectivamente). De igual modo, *C. vitifolium* presentó una mayor A_{max} por unidad de nitrógeno foliar ($175,2 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$; $134,1 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ respectivamente). Además, *C. vitifolium* presentó una conductancia estomática menor lo que determinó una mayor eficiencia de uso de agua. Esto parámetros nos indican que desde el punto de vista de la capacidad de asimilación fotosintética la especie decidua, *C. vitifolium*, bajo el sustrato oligotrófico de la sabana no presenta ninguna limitación. El análisis de la relación entre la capacidad fotosintética y el área foliar específica en veinte especies de leñosas de la vegetación del Cerrado, bajo condiciones de campo, arroja que la tasa fotosintética máxima por unidad de peso

(Amaxm) y el AFE fueron estadísticamente diferentes entre las especies deciduas, las del Cerrado “sensu estricto” y las esclerófilas siempreverdes. Hubo un decrecimiento gradual de Amaxm y AFE desde las especies deciduas a las esclerófilas siempreverdes. Las especies propias del Cerrado mostraron valores promedio intermedios entre las deciduas y las siempreverdes, indicando su carácter brevideciduo (Prado y De Moraes. 1997). Los resultados de estos trabajos apoyan la interdependencia entre el grado de duración, estructura y atributos fisiológicos de las hojas, reportados por Reich. (1993) para un amplio rango de especies y formas de vida.

Las bajas tasas de asimilación pudieron también estar relacionadas al ambiente de luz bajo la cobertura de gramíneas y el dosel abierto de árboles aislados. Las curvas de luz mostraron para ambas especies puntos de saturación relativamente bajos (entre 250 y 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) lo cual corrobora esta hipótesis. En el Cerrado, juveniles de *Kielmeyera coriácea* (decidua) y *Bowdichia virgiliodes* (siempreverde) bajo el dosel de gramíneas y árboles, presentan tasas de asimilación entre 30 y 80 % menores que hojas totalmente expuestas (Nardoto *et al.* 1998; Kanegae *et al.* 2000). Estos autores, concluyen, que el sombreado producido por el dosel establecido es uno de los mayores limitantes para el crecimiento de las plántulas.

Estudios ecofisiológicos comparativos en individuos adultos de una especie siempreverde (*Curatella americana*) y una decidua (*Godmania macrocarpa*), indican que no existen limitaciones desde el punto de vista fotosintético e hídrico que le impidan a *G. macrocarpa* colonizar la sabana, mostrando incluso una mayor eficiencia intrínseca en el uso de agua, atribuyendo su ausencia en el pastizal a limitaciones nutricionales y en la capacidad de germinación (Medina y Francisco. 1994). Como fue señalado anteriormente, nosotros encontramos al comienzo de la época lluviosa una alta densidad de plántulas recién germinadas e individuos juveniles de especies arbóreas tanto siempreverdes (*C. americana*) como decidua (*C. vitifolium*), lo cual indica que la germinación quizás no sea el filtro que determine la ausencia de *C. vitifolium*, en el pastizal abierto. Por otra parte, especies deciduas como *C. vitifolium* y *G. macrocarpa* han sido señaladas como resistentes al fuego, cuya densidad

poblacional incluso ha aumentado en los últimos 50 años con el régimen natural de fuego y pastoreo de las sabanas estacionales en los Llanos Centrales de Venezuela (Silva *et al.* 2001).

En síntesis, a pesar de la naturaleza marcadamente oligotrófica de los suelos de la sabana, nuestros resultados muestran que los individuos juveniles de *C. vitifolium* presentan mayores tasas de asimilación de CO₂ durante la época lluviosa (mayor: Amax y eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno), por lo que la sequía estacional parece ser el factor más importante para su establecimiento, determinando su densidad y distribución espacial.

Conclusión.

Este trabajo nos ha permitido identificar algunos factores importantes que determinan el desarrollo de la dinámica y estructura espacial de las leñosas en las sabanas estacionales sometidas a condiciones climáticas estresantes. A continuación se resumen los resultados obtenidos:

- Las especies leñosas disminuyen su abundancia a medida que nos alejamos de las matas.
- La dirección de los vientos y la intensidad de la quema no parece afectar la distribución de las especies leñosas alrededor de la mata.
- Los individuos adultos sirven como refugio o lugar de establecimiento de otras especies leñosas que no pueden colonizar la sabana, dando origen a micro matas.
- Las matas presentan un crecimiento radial producto del establecimiento de los juveniles a su alrededor.
- Los juveniles de *C. vitifolium* tiene asimilaciones mayores, transpiraciones menores y eficiencias mayores en el uso del agua que *C. americana*.
- El carácter evasor al déficit hídrico de *C. vitifolium* no favorece la supervivencia de los juveniles durante el establecimiento.
- La tolerancia al déficit hídrico de *C. americana* podría determinar su éxito de establecimiento en la sabana abierta.

Limitaciones de este trabajo y aspectos a desarrollar en futuras investigaciones

- En este trabajo nos planteamos como objetivo describir el patrón de agregación general de los individuos de especies leñosas producto de la respuesta de las especies a los gradientes ambientales en las parcelas. Esta información de por sí a una escala gruesa mostró un patrón agregado a nivel de la comunidad de leñosas en el gradiente borde de mata – sabana. Sin embargo, aunque esta fuera de los alcances de este trabajo, tenemos los datos que permitirían hacer el análisis de los patrones espaciales a una escala mayor de detalle, discriminando por especies, por categorías de tamaño y estudios de la vecindad inmediata de los individuos de tal manera que nos permita tener una mejor comprensión de los procesos involucrados en el establecimiento de leñosas en la sabana.
- La descripción microclimática y nutricional del suelo en el gradiente borde de mata – sabana, requiere un muestreo mas intensivo, utilizando un mayor número de estaciones microclimáticas con sus respectivos sensores, que además nos permita medir en contenido de agua en el suelo.
- Para futuras investigaciones tenemos planteado estudiar ecofisiológicamente otras especies dominantes en el gradiente.
- Para futuras investigaciones tenemos planteado estudiar la supervivencia, tasa de crecimiento y asignación de los asimilados de especies leñosas seleccionadas a lo largo del gradiente borde de mata – sabana.

Anexos

Anexo A: Ubicación de las matas estudiadas en el área de estudio



Figura 33: Imagen donde se señala la ubicación de las matas a las cuales se les realizaron los censos de vegetación, y los lugares donde se realizaron los estudios microclimáticos y ecofisiológicos, en la Estación Biológica de los Llanos.



Figura 34: Imagen donde se señala la ubicación de las matas A y B, cercanas a la mata del aceite en la Estación Biológica de los Llanos.



Figura 35: Imagen donde se señala la ubicación de las matas C y F, en la Estación Biológica de los Llanos.

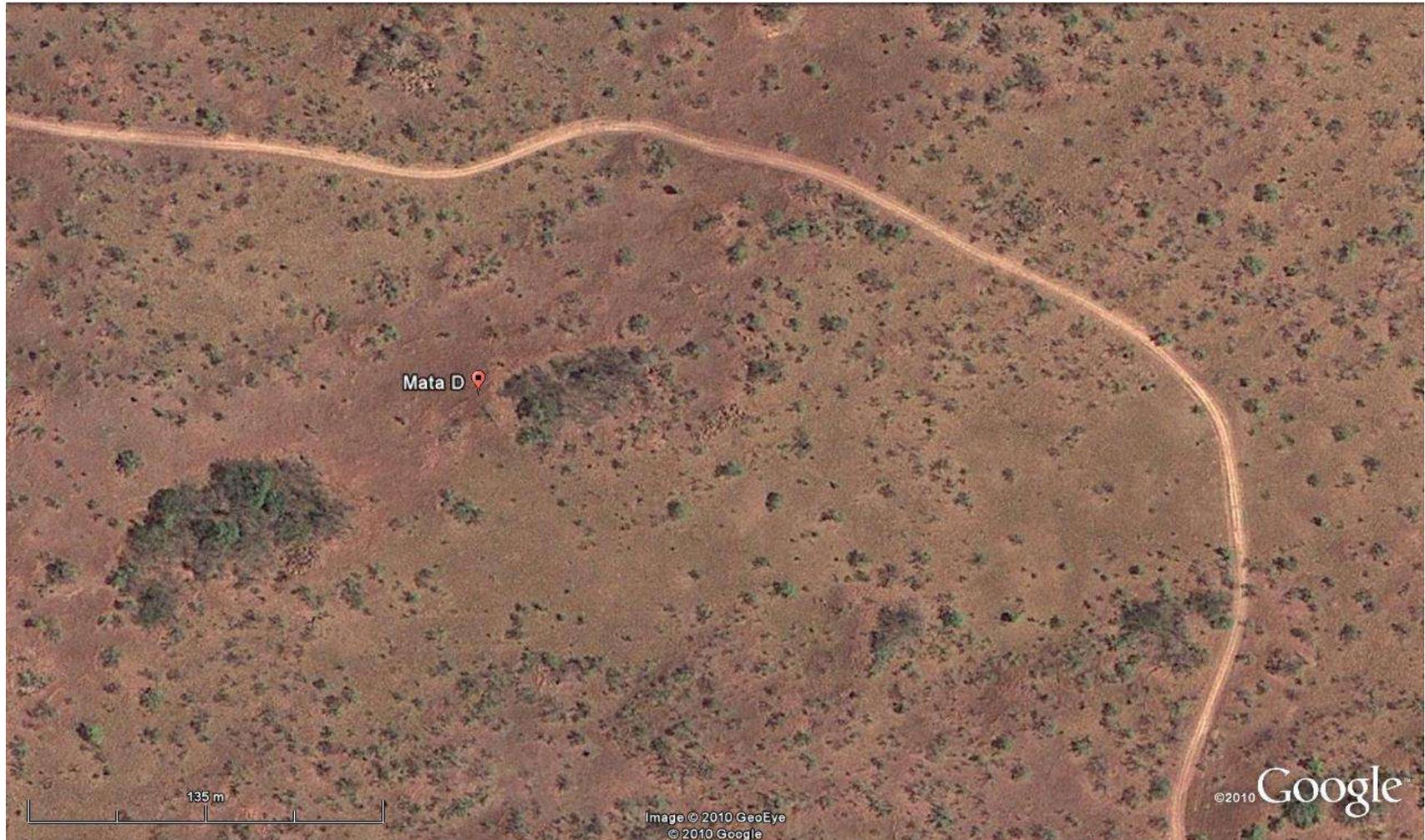


Figura 36: Imagen donde se señala la ubicación de la mata D, en la Estación Biológica de los Llanos.

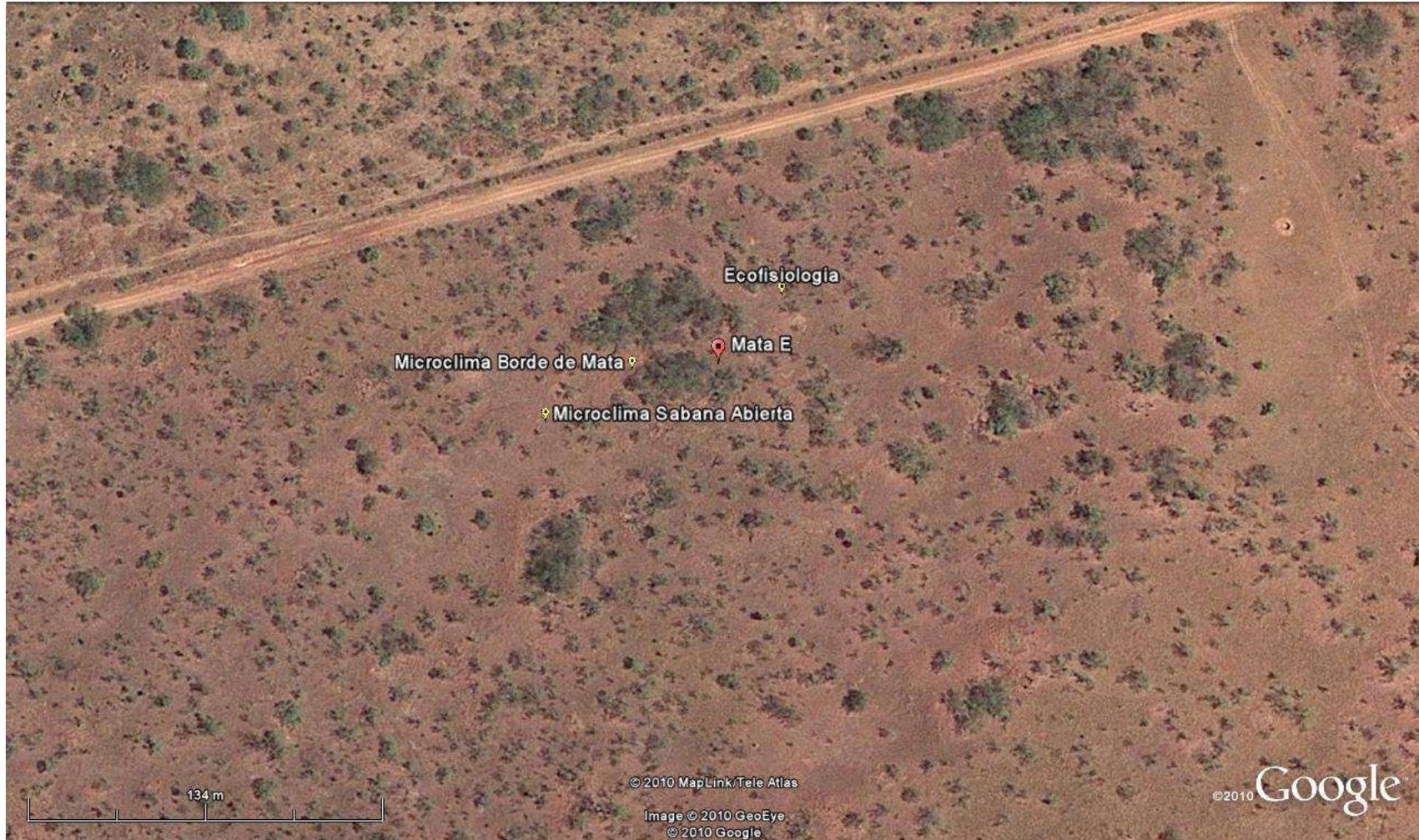


Figura 37: Imagen donde se señala la ubicación de la mata E y los lugares donde se realizaron los estudios microclimáticos y ecofisiológicos, en la Estación Biológica de los Llanos.

Anexo B: Densidad y distribución de árboles y gramíneas en el gradiente borde de mata – sabana

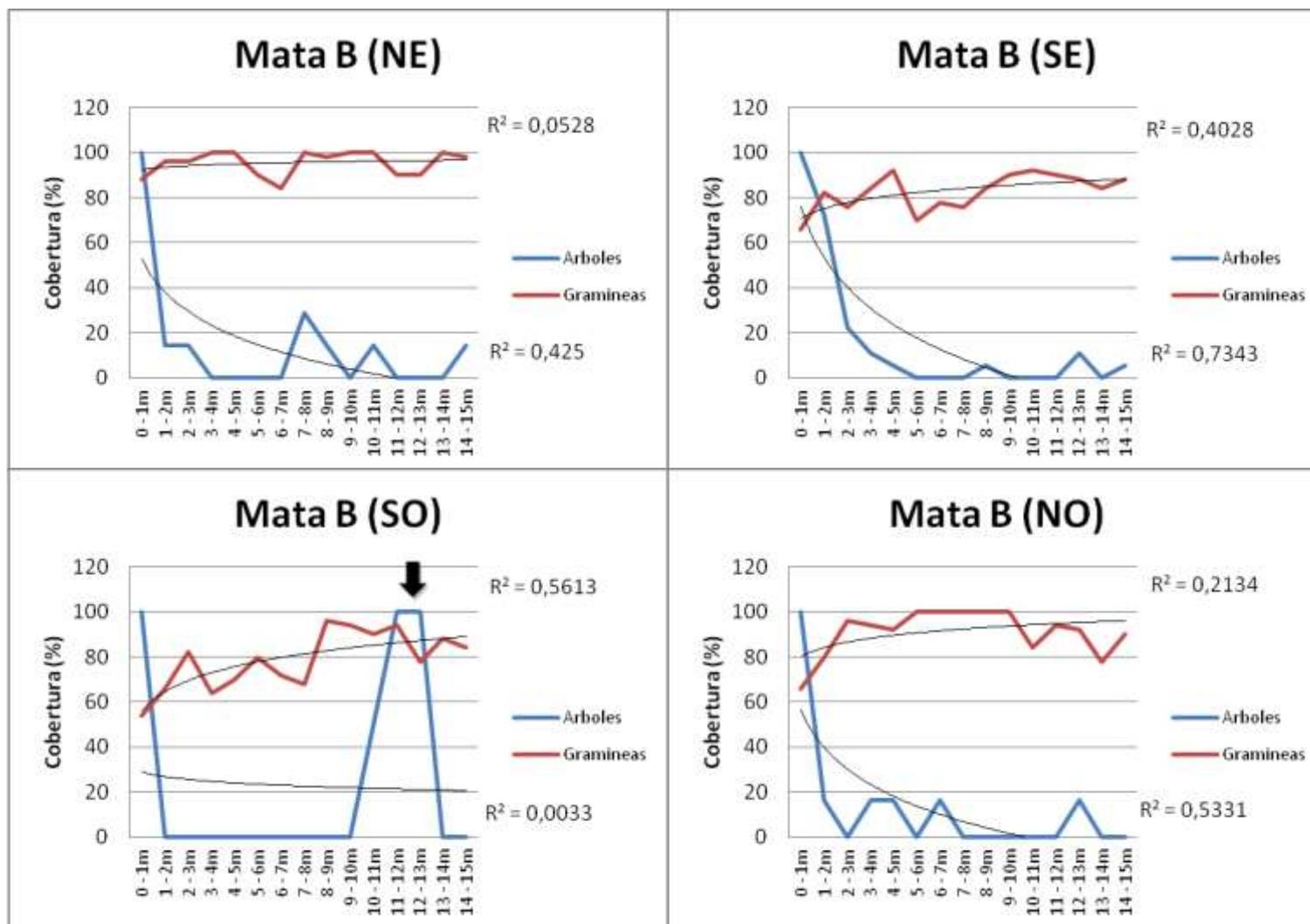


Figura 38: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata B, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. Las flechas indican la presencia de individuos adultos.

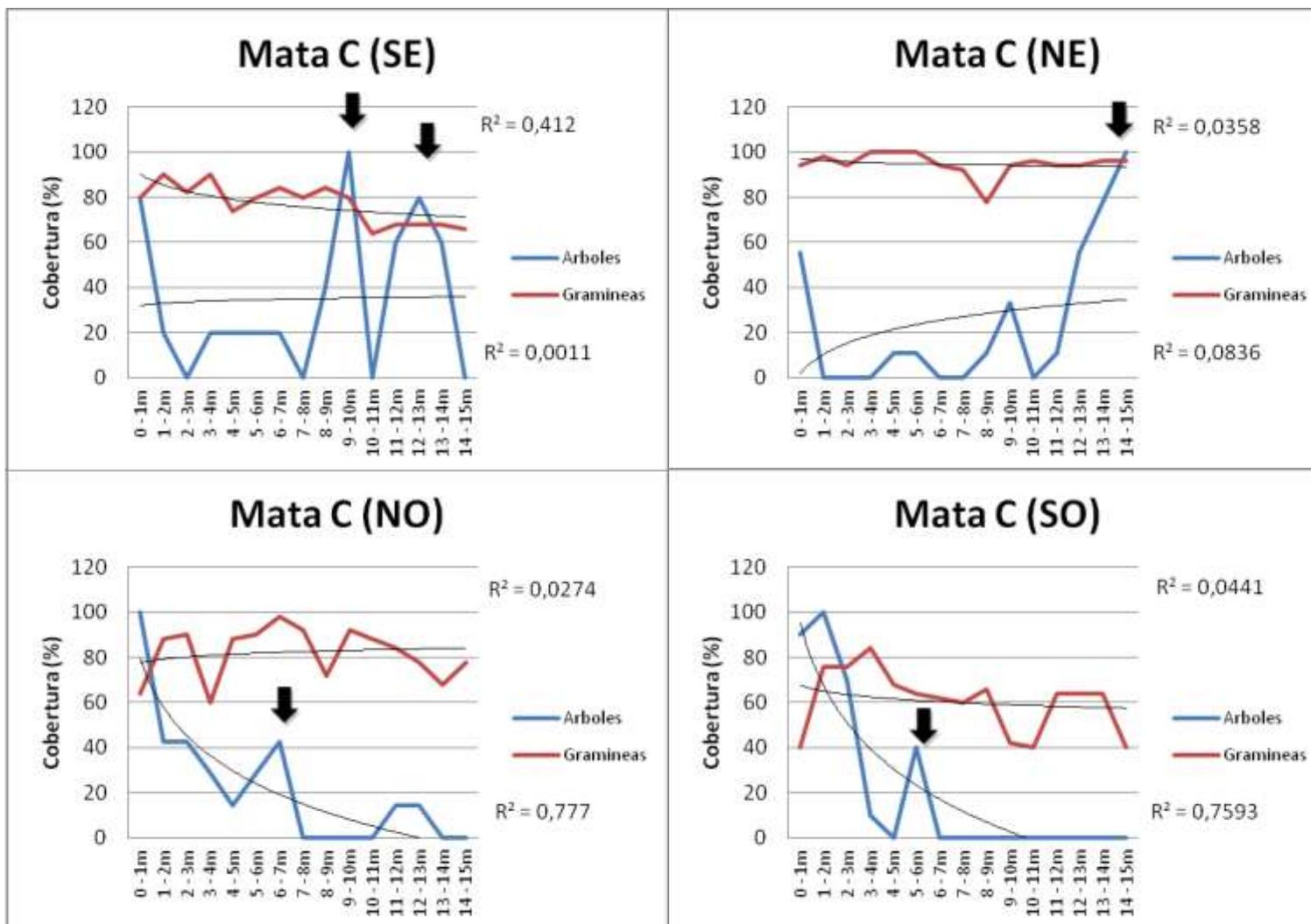


Figura 39: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata C, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.

Memoria Explicativa Fig 38 y 39

En la mata B (Fig. 38) se puede observar que la densidad de especies leñosas es elevada en los bordes de la mata pero al llegar a los 2 o 3 metros de la mata esta cae considerablemente, estas parcelas tienen en común la presencia de *Hyparrhenia rufa* como especie dominante por lo cual según lo observado la cobertura de gramíneas no registra un claro aumento a medida que nos alejamos de la mata.

Para la mata B, la densidad relativa de plántulas se aproxima al modelo en tres de las exposiciones: NE, SE y NO ($R^2 > 0,65$, $R^2 > 0,86$, y $R^2 > 0,70$), respectivamente, en cambio en la exposición SO la presencia de un árbol adulto rompe la continuidad.

El pico observado en la densidad de leñosas en la parcela con orientación SO entre los 9 y 14 metros corresponde a la presencia de dos individuos adultos de *Curatella americana* de 8 y 7 metros de alto.

Para la mata C la figura 39 muestra que la densidad de especies leñosas para las parcelas con orientaciones SO y NO disminuye a medida que nos alejamos de la mata siendo este el comportamiento esperado. La parcela con orientación SE presenta un comportamiento similar solo que en esta se cuenta con la presencia de dos individuos adultos en los 8 y 13 metros aproximadamente evidenciando un incremento en la densidad de juveniles. Las parcelas SE y NE, muestran comportamientos opuestos.

La cobertura de gramíneas manifiesta diferentes comportamientos manteniéndose estable en las parcela con orientaciones NE y NO y disminuyendo en las parcelas con orientaciones SO y SE.

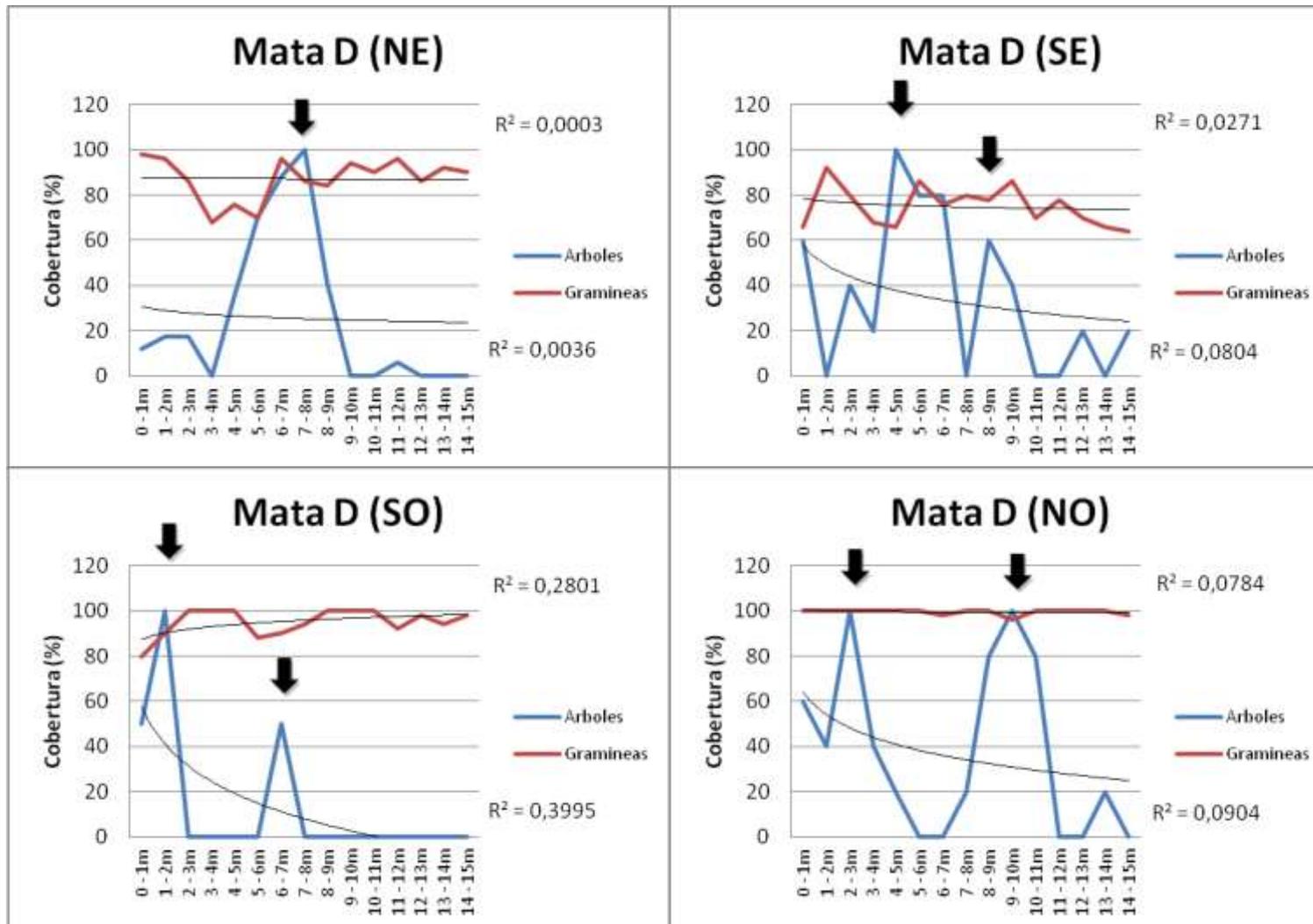


Figura 40: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata D, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.

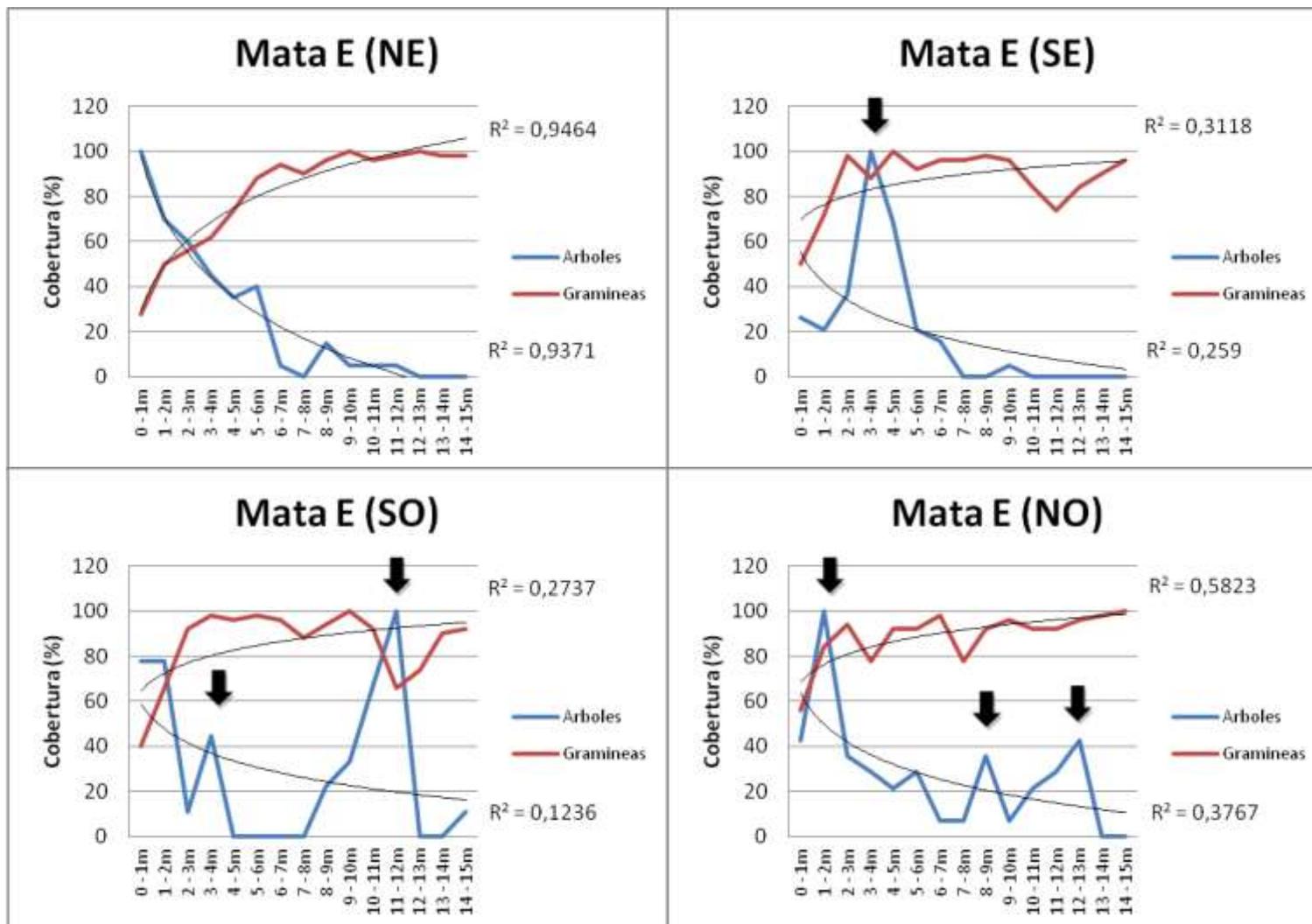


Figura 41: Cobertura de especies leñosas calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata E, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.

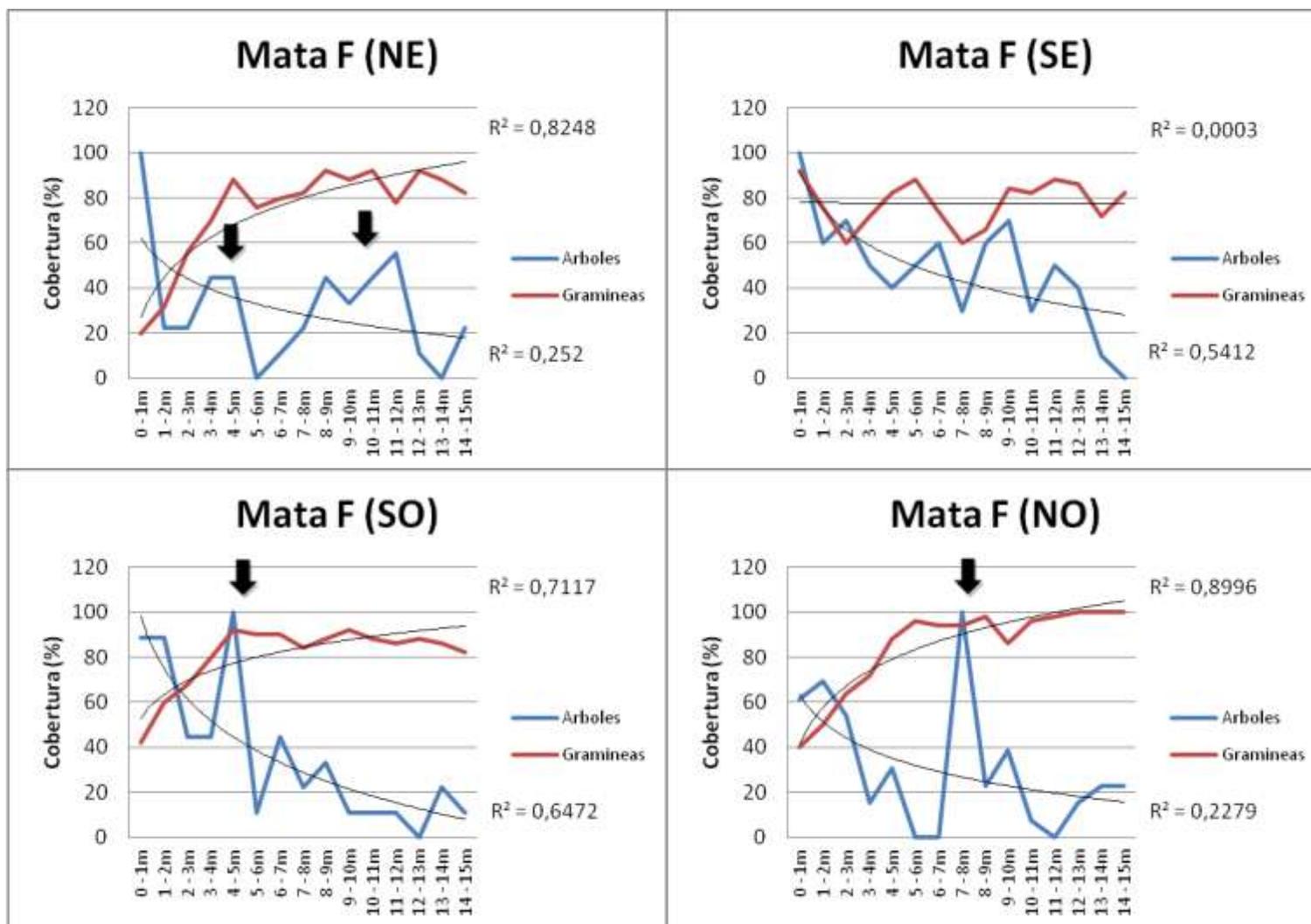


Figura 42: Cobertura de especies leñosa calculada a partir del número máximo de individuos encontrados en la parcela y gramíneas a lo largo del gradiente mata sabana para las cuatro orientaciones (NE, SE, SO y NO) de la mata F, donde se indica la línea de tendencia logarítmica y los valores de R. las flechas indican la presencia de individuos adultos.

Memoria Explicativa Fig 40, 41 y 42

Para la mata D figura 40 se puede observar que la densidad de especies leñosas disminuye a medida que nos alejamos de la mata en las parcelas con orientaciones SO, NO y SE, con la presencia de algunos picos o incrementos en la densidad como respuesta a la presencia de individuos adultos a lo largo de la parcela; en la parcela NE esta disminución no es observada, esto puede ser producto de la presencia de un gran número de juveniles de *C. americana* en la parte media de la parcela alrededor de un individuo adulto de la misma especie.

La cobertura de gramíneas se mantiene estable en las cuatro parcelas con valores de cobertura comprendidos entre 80 y 100 % dado la dominancia de *H. rufa*; al igual que en la mata C (Fig. 32) en estas parcelas no parece existir un relación entre la densidad de especies leñosas y gramíneas.

En la mata E figura 41 se puede observar una clara disminución de la densidad de especies leñosas en todas las parcelas al alejarse del borde de la mata, con la presencia de algunos incrementos en las parcelas con orientación SO y SE los cuales corresponden a individuos adultos.

La cobertura de gramíneas manifiesta un claro incremento a medida que nos alejamos de la mata; en la parcela con orientación SO entre los 11 y 14 metros se puede observar una disminución de la cobertura de gramíneas lo cual puede corresponder a un incremento en la densidad de especies leñosas.

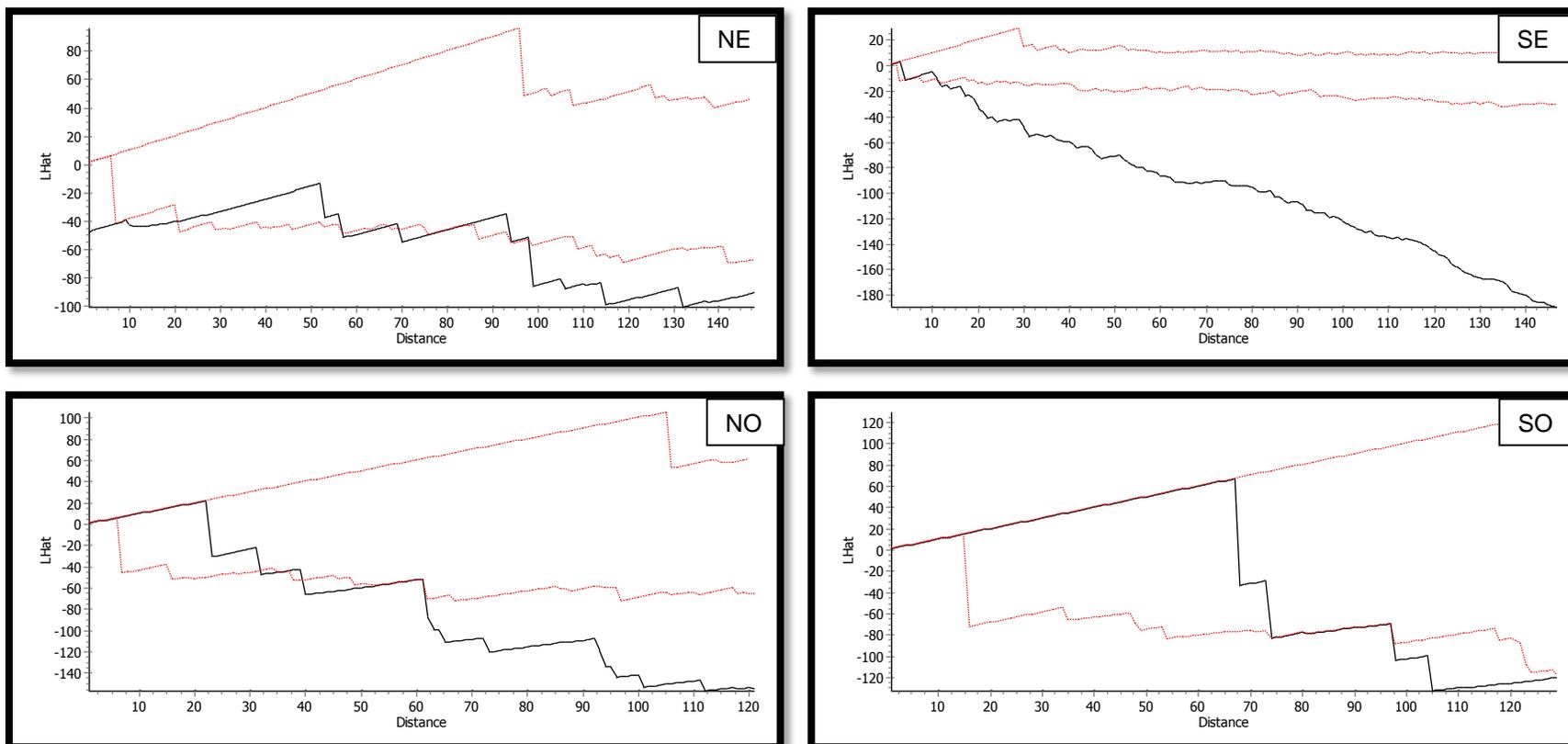
Cabe destacar que en esta mata la cobertura de gramíneas aparenta estar negativamente relacionada con la densidad de especies leñosas, siendo la parcela NE el mejor ejemplo de este comportamiento, efecto no observado en las otras matas; esta diferencia puede estar relacionada al comportamiento de la especie de gramínea dominante, que en este caso corresponde a *Trachypogon_spp*. La orientación NE concuerda muy bien con el modelo esperado.

Para la mata F, la figura 42 muestra que en las cuatro orientaciones ocurre una disminución de la densidad de especies leñosas a medida que nos alejamos de la mata; este comportamiento está acompañado de un aumentos en la cobertura de gramíneas con la excepción de la parcela con orientación SE.

Para las parcelas con orientación SO, NE y NO la especie de gramínea dominante es *T. vestitus*, sin embargo en la parcela con orientación SE la especie de gramínea dominante es *H. rufa*.

Anexo C: Distribución espacial de los individuos en las parcelas

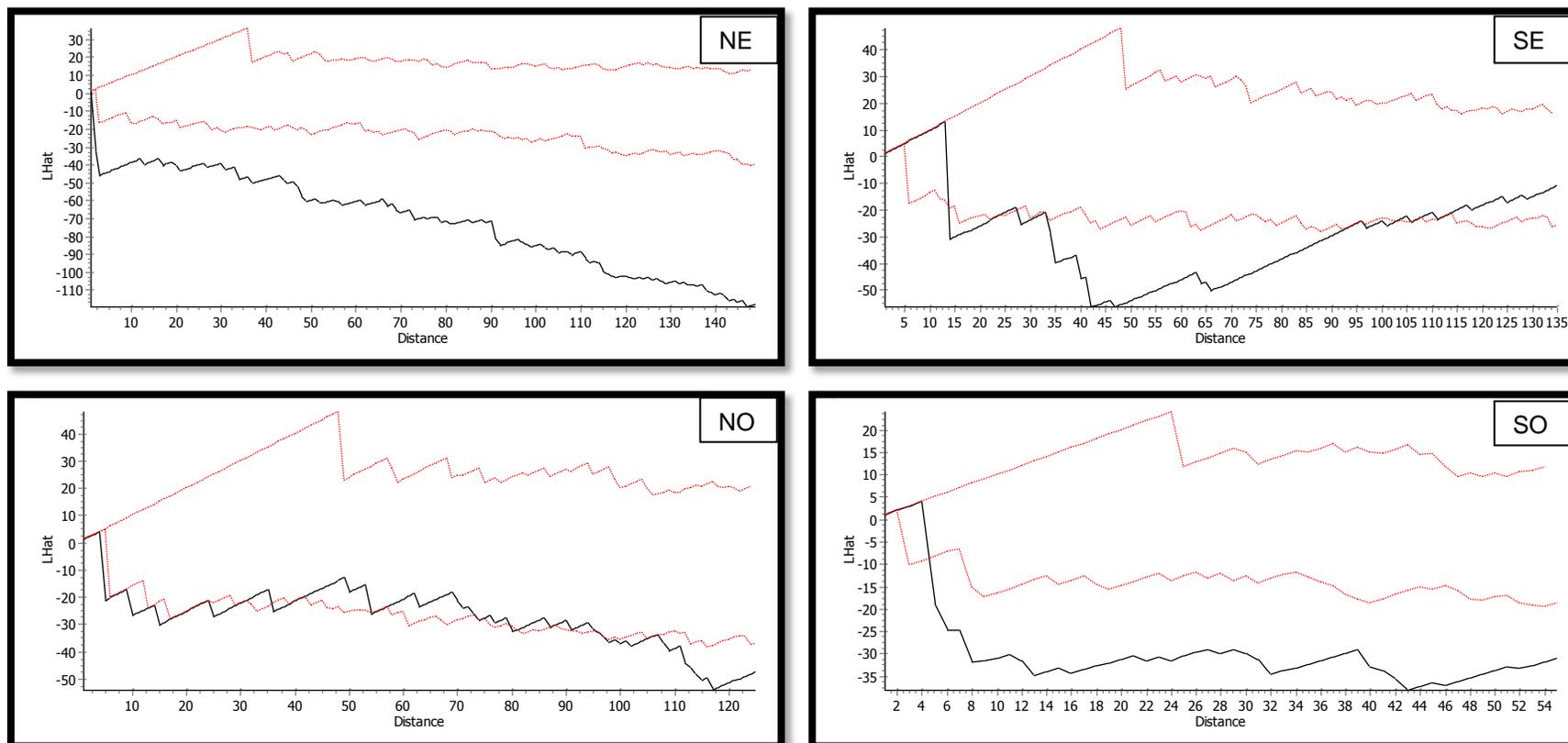
Figura 43: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata B. Las líneas punteadas (---) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



La figura 43 mata B en la parcela NE se puede observar que tiende a una distribución de forma agregada haciéndose significativo a partir de un r de 100 cm. Los individuos en la parcela SE manifiestan una distribución significativamente agrupada con r mayores a 10 cm.

Las especies de la parcela NO y SO en la figura 43 tienden a ser agrupadas para todos los r mayores a 60 pero esta tendencia no es confiable debido al poco número de individuos contenidos en estas.

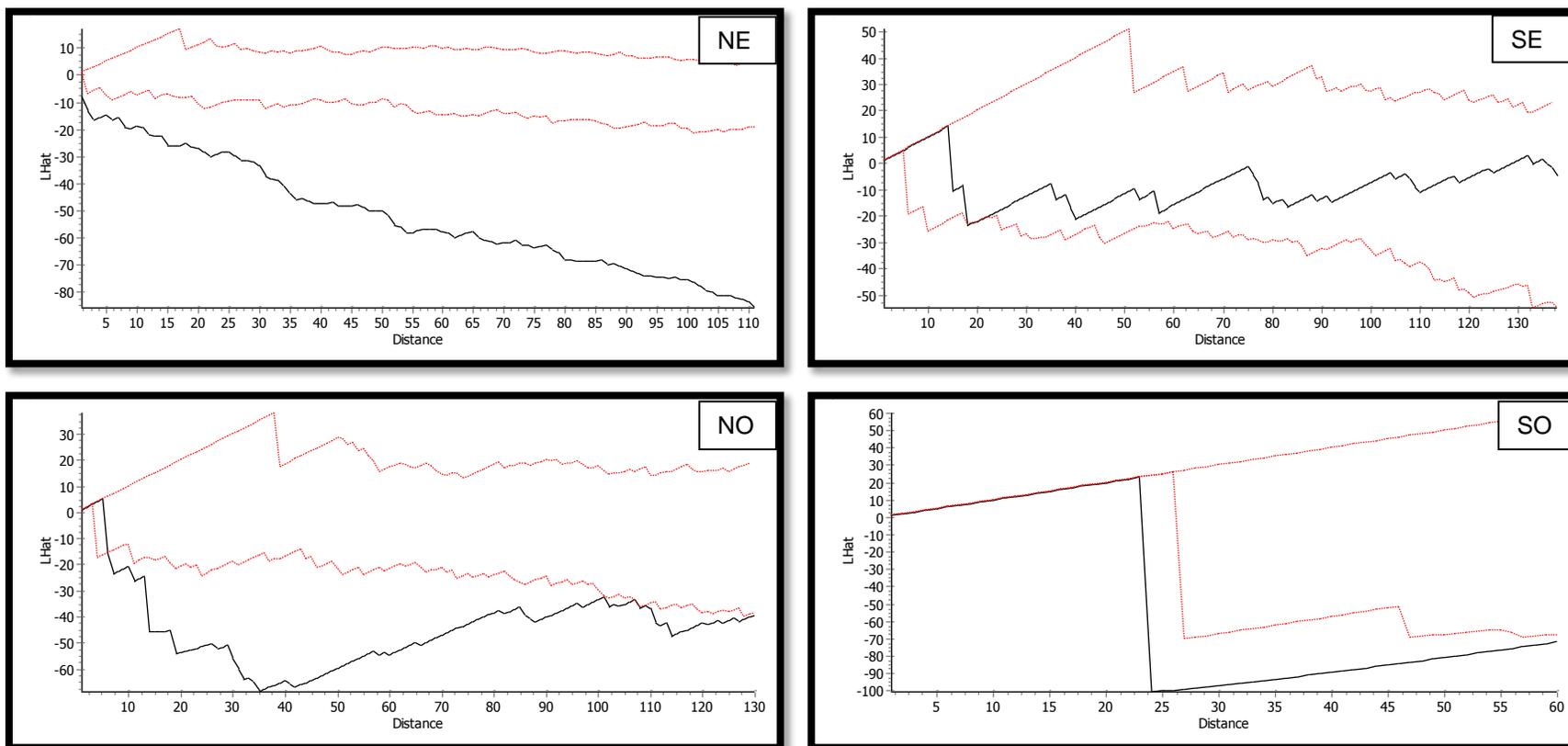
Figura 44: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata C. Las líneas punteadas (---) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



En la parcela NE mata C de la figura 44 se puede apreciar que las especies tienen una distribución significativamente agrupada para todos los r . Las especies en la parcela SE presentan una distribución de tipo aleatorio con r inferiores a 30 cm y superiores a 100, con un pico significativo que tiende a una distribución agrupada entre estas distancias de r .

Las especies en la parcela NO presentan una distribución de tipo aleatorio para todos los r . En la parcela SO se puede apreciar que los individuos tienen una distribución de tipo agregado con r superiores a los 5 cm.

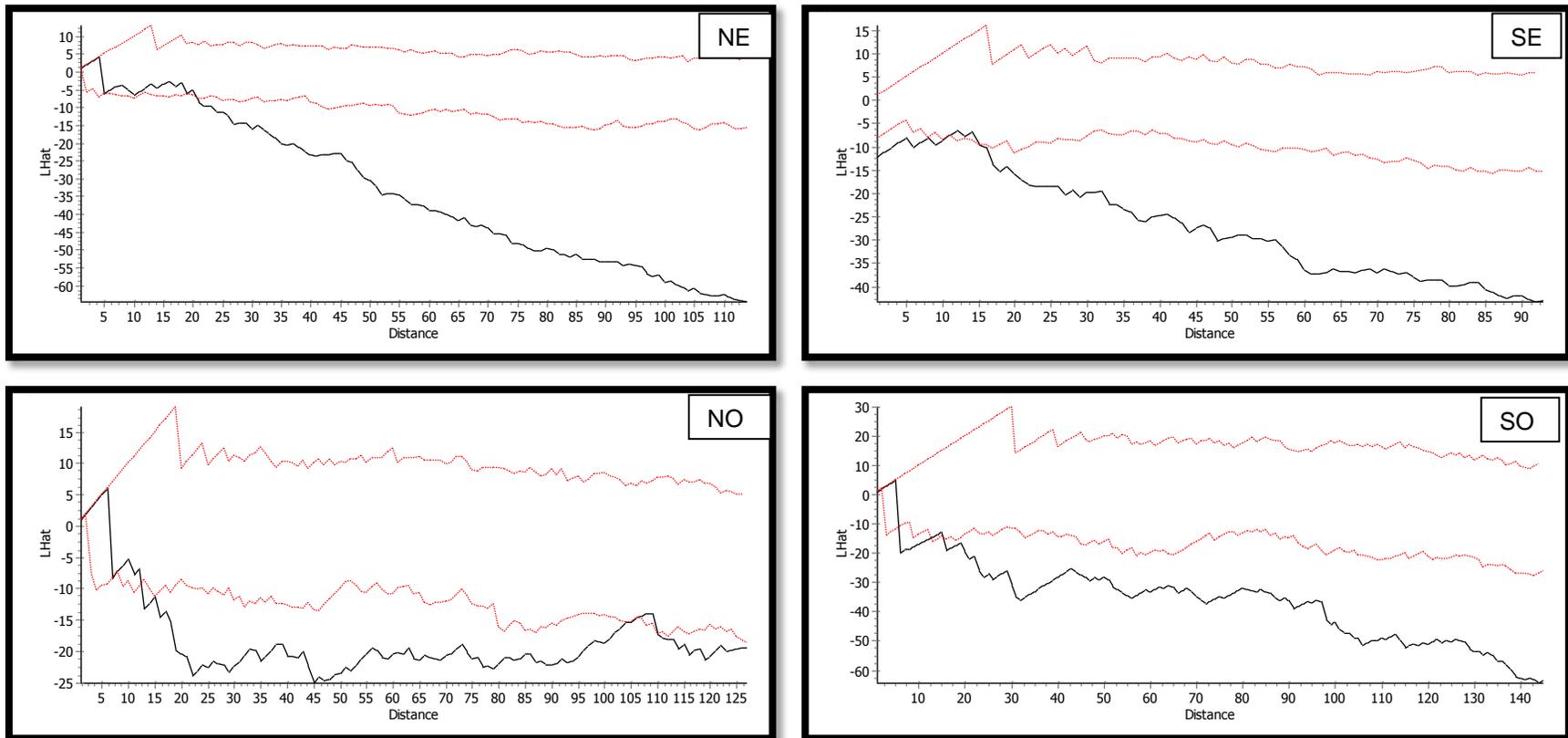
Figura 45: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata D. Las líneas punteadas (---) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



En la Figura 45 mata D se puede observar que los individuos en la parcela NE responden a una distribución de tipo agrupada. Este comportamiento se repite en la parcela NO, donde los individuos tienen una distribución de tipo agrupada, para una distancia de r mayor a 100 cm tiende a ser aleatoria.

Los individuos en la parcela SE presentan una distribución aleatoria con un pico que indica agrupamiento para una distancia de r de 20 cm. La parcela SO no contiene un número de individuos óptimo que permita realizar este tipo de análisis

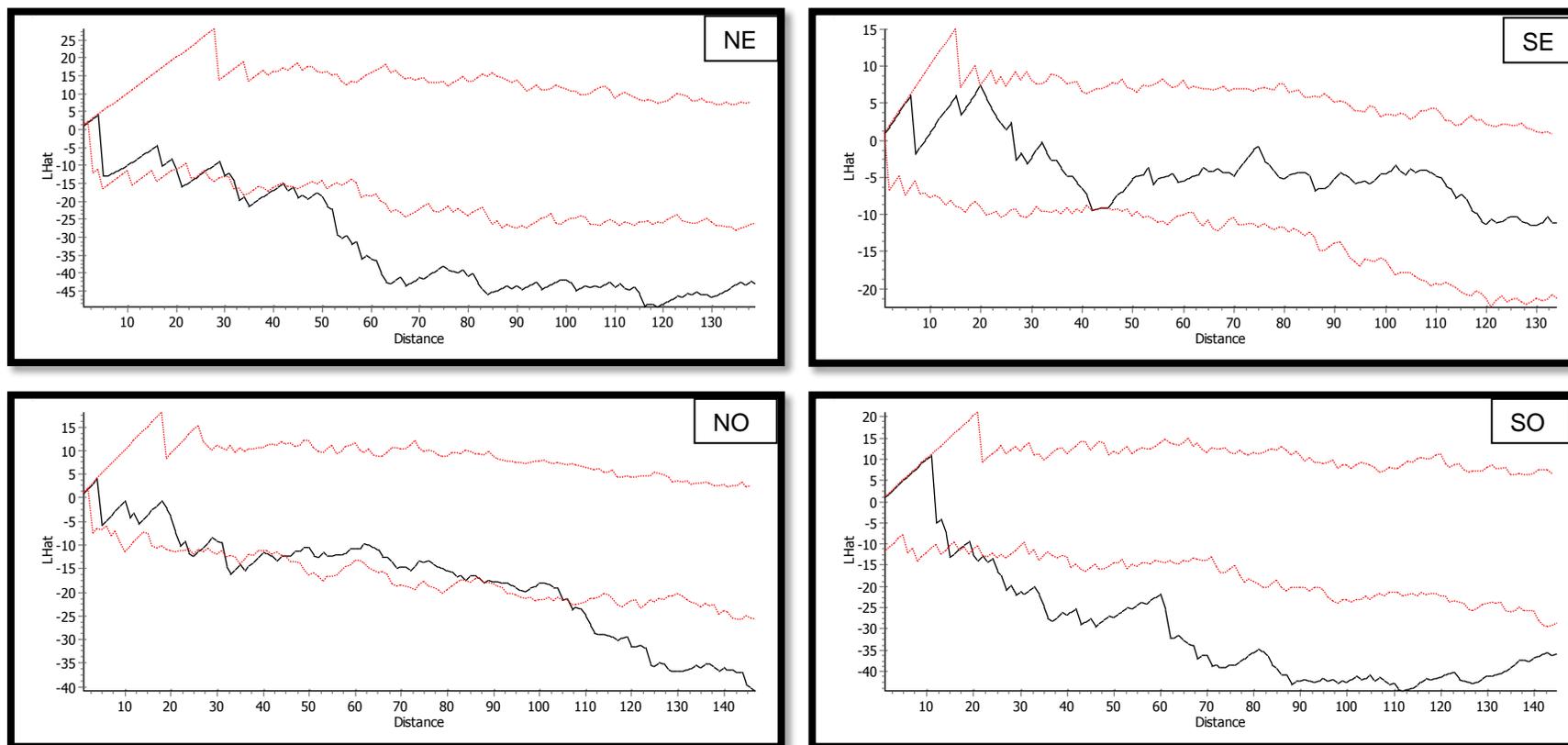
Figura 46: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata E. Las líneas punteadas (---) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



En la parcela NE mata E de la figura 46 se puede apreciar que los individuos tienen una distribución de tipo aleatoria para r menores a 20 y agrupada para r mayores. En la parcela SE, se puede apreciar que la distribución es de tipo agrupado con un pico que indica una distribución aleatoria a una distancia de r de 10 a 15.

Para la parcela SO la distribución de los individuos es de tipo agrupado. En la parcela NO la distribución es aleatorio para distancias de r inferiores 20 y agrupado para distancias de r mayores.

Figura 47: Representación gráfica de la función univariante L-Ripley's (—) vs distancia de r en cm, para la distribución de especies leñosas en cuatro parcelas con diferentes orientaciones NE, SE, NO Y SO, alrededor de la mata F. Las líneas punteadas (---) representan los límites de confianza del 95% para una distribución aleatoria.



En la figura 47 mata F se puede apreciar que los individuos en las parcelas NE y NO tienen comportamientos similares, observándose una distribución agregada para distancias de r mayores a 40cm y aleatorias para distancias de r menores. Los individuos en la parcela SO presentan una distribución de tipo aleatorio para distancias de r menores a 20 cm y de tipo agrupado para distancias de r mayores. Los individuos en la parcela SE tienen una distribución significativamente aleatoria para todas las distancias de r .

Anexo D: Relación entre individuos adultos y especies leñosas a su alrededor

Tabla 13: Especies encontradas en los muestreos de especies leñosas de sabana.

Número de individuos por especies					
Sabana #	Bow vir	Byr cra	Cur ame	Ery ori	Promedio
1	0	1	1	0	0,5
2	1	2	2	0	1,25
3	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0
5	0	2	0	0	0,5
6	1	1	3	1	1,5
7	0	1	0	0	0,25
8	0	1	1	0	0,5
9	0	0	5	0	1,25
10	0	0	1	0	0,25
11	0	1	0	0	0,25
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	1	4	0	0	1,25
15	0	1	0	0	0,25
16	0	1	1	0	0,5
17	1	0	1	0	0,5
18	0	2	0	0	0,5
19	0	0	0	0	0
20	1	1	0	0	0,5
21	0	0	0	0	0
22	0	1	1	0	0,5
23	0	0	0	0	0
24	1	0	1	0	0,5
25	0	1	2	0	0,75
26	0	2	3	0	1,25
27	0	2	4	0	1,5
28	0	0	0	0	0
29	0	1	2	0	0,75
30	0	0	1	0	0,25
suma	6	25	29	1	
promedio	0,2	0,8	1,0	0,0	0,5

Tabla 14: Especies encontradas en los censos de especies leñosas en árboles de sabana.

Árbol #	Número de individuos por especies									Promedio
	Bow vir	Byr cra	Cur ame	Ery ori	Cas syl	Coc vit	Cor hir	God mac	Gen car	
1 Cur ame	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0,2
2 Bow vir	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0,2
3 Bow vir	0	3	5	2	1	2	0	1	0	1,6
4 Bow vir	0	3	5	0	0	1	0	0	0	1,0
5 Cur ame	1	1	7	0	0	0	0	0	0	1,0
6 Bow vir	1	3	9	0	0	0	0	0	0	1,4
7 Bow vir	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0,6
8 Cur ame	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0,4
9 Cur ame	4	2	0	14	0	0	4	2	8	3,8
10 Bow vir	0	1	6	0	0	0	0	0	0	0,8
11 Cur ame	0	1	6	0	0	1	0	14	0	2,4
12 Cur ame	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0,4
13 Bow vir	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0,4
14 Byr cra	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0,6
15 Bow vir	2	5	4	0	0	0	0	0	0	1,2
16 Cur ame	0	0	1	0	13	0	0	0	0	1,6
17 Byr cra	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0,7
18 Bow vir	0	7	4	0	0	0	0	0	0	1,2
19 Cur ame	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,1
20 Bow vir	1	8	10	0	0	1	0	0	0	2,2
21 Bow vir	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0,2
22 Cur ame	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0,3
23 Cur ame	0	1	6	0	0	0	0	0	0	0,8
24 Cur ame	0	3	15	0	0	0	0	0	0	2,0
25 Cur ame	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0,2
26 Cur ame	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0,8
27 Byr cra	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0,8
28 Byr cra	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0,2
29 Byr cra	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0,4
30 Cur ame	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0,2
Suma	17	48	113	16	15	13	4	17	8	
Promedio	0,6	1,6	3,8	0,5	0,5	0,4	0,1	0,6	0,3	0,9

Anexo E: Relaciones hídricas e intercambio de gases

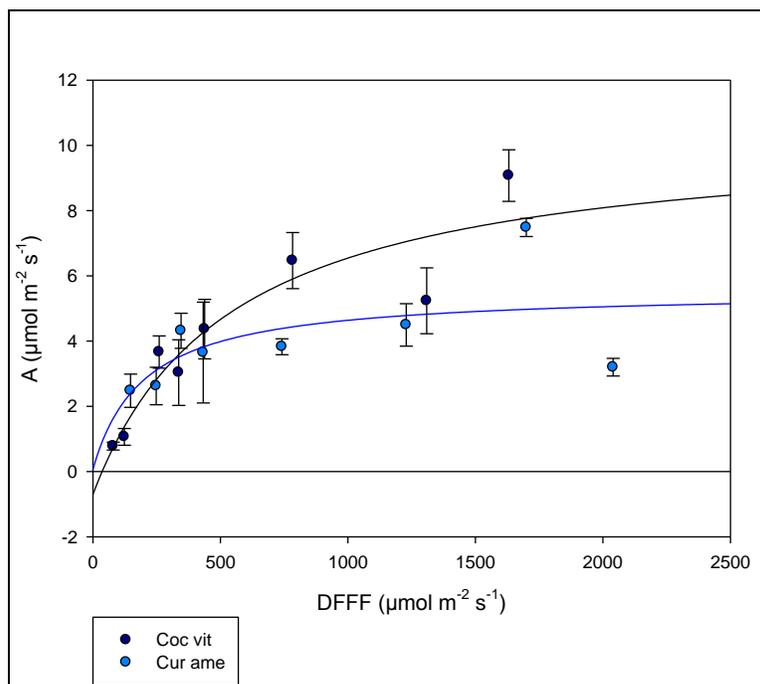


Figura 48: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos adultos de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,37$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,87$), para el mes de junio en la época húmeda.

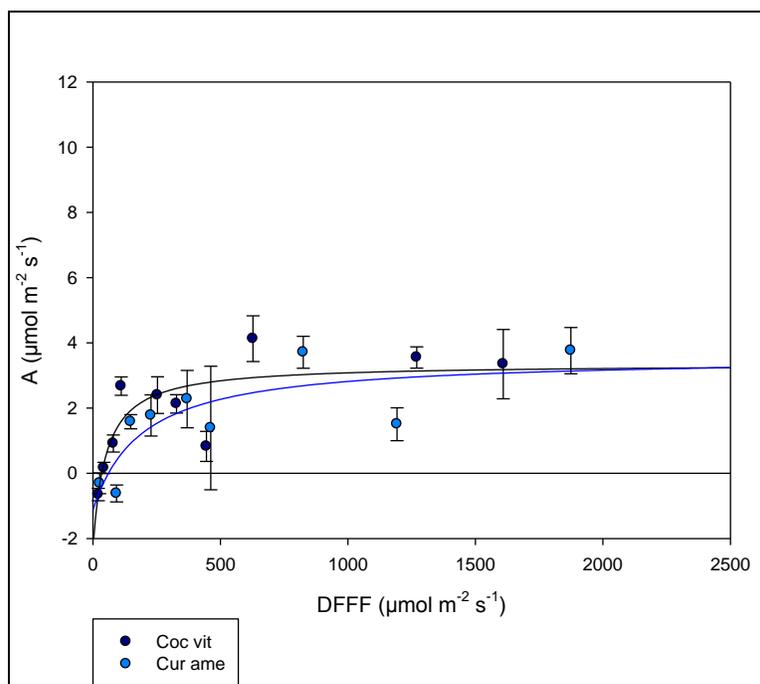


Figura 49: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,68$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,69$), para el mes de junio en la época húmeda.

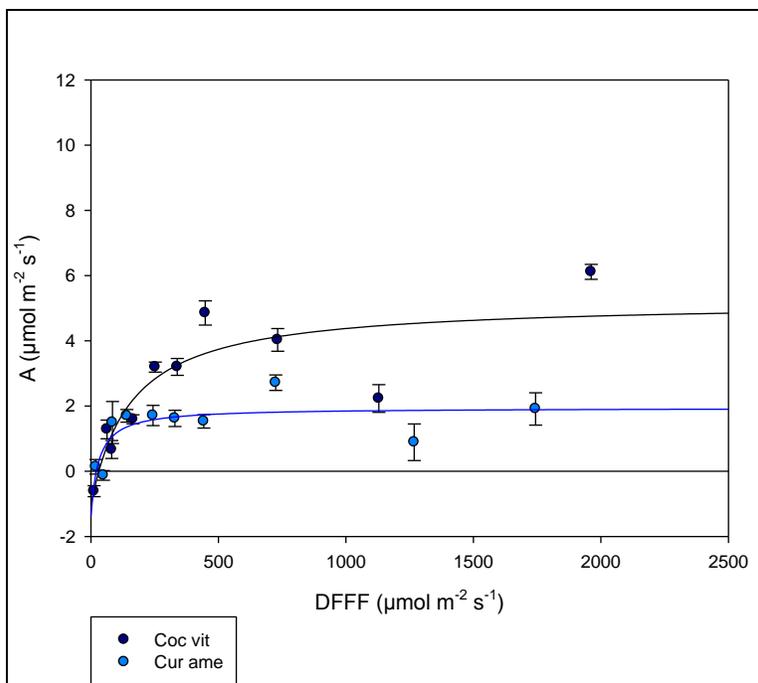


Figura 50: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,56$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,75$), para el mes de octubre en la época húmeda.

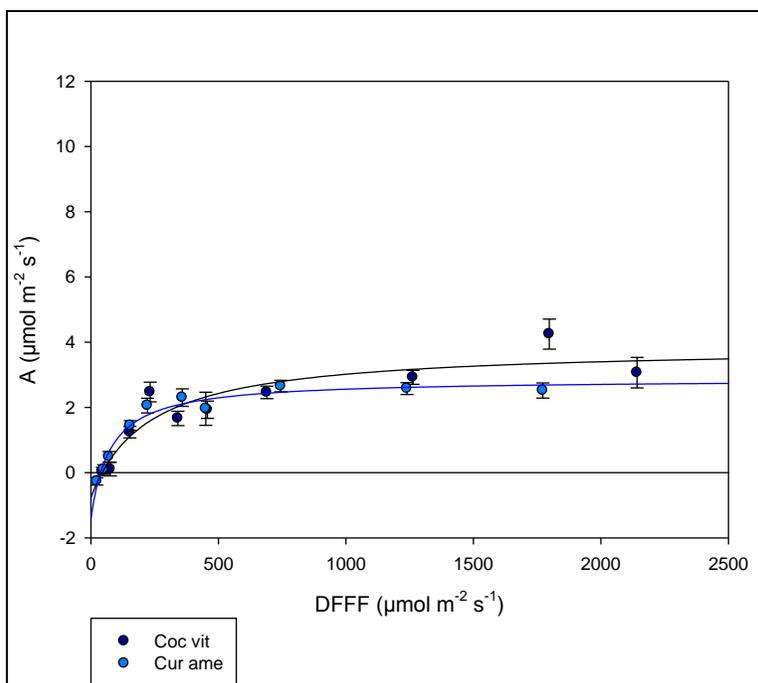


Figura 51: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para individuos juveniles de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,97$) y *C. vitifolium* (Coc vit) ($R^2=0,86$), para el mes de noviembre en la época húmeda.

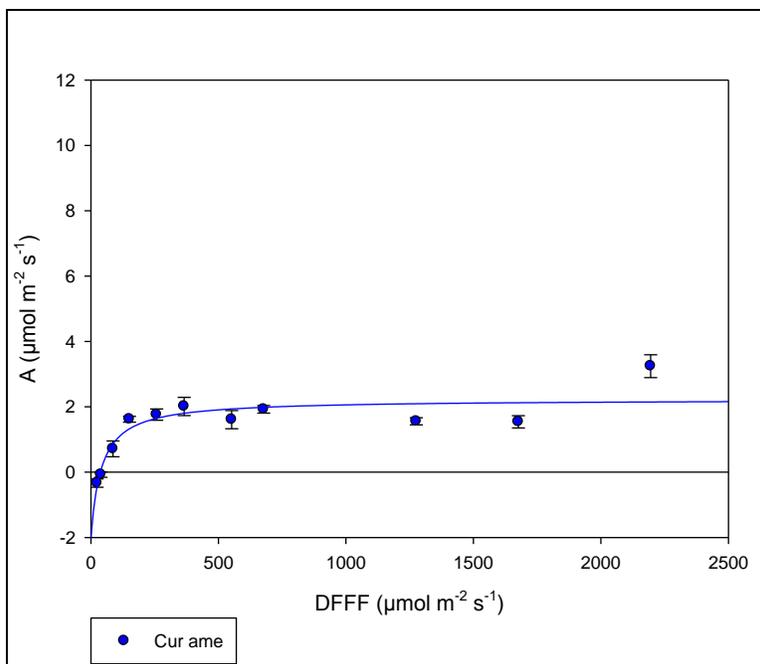


Figura 52: Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) para juvenil de *C. americana* (Cur ame) ($R^2=0,79$), para el mes de marzo en la época seca.

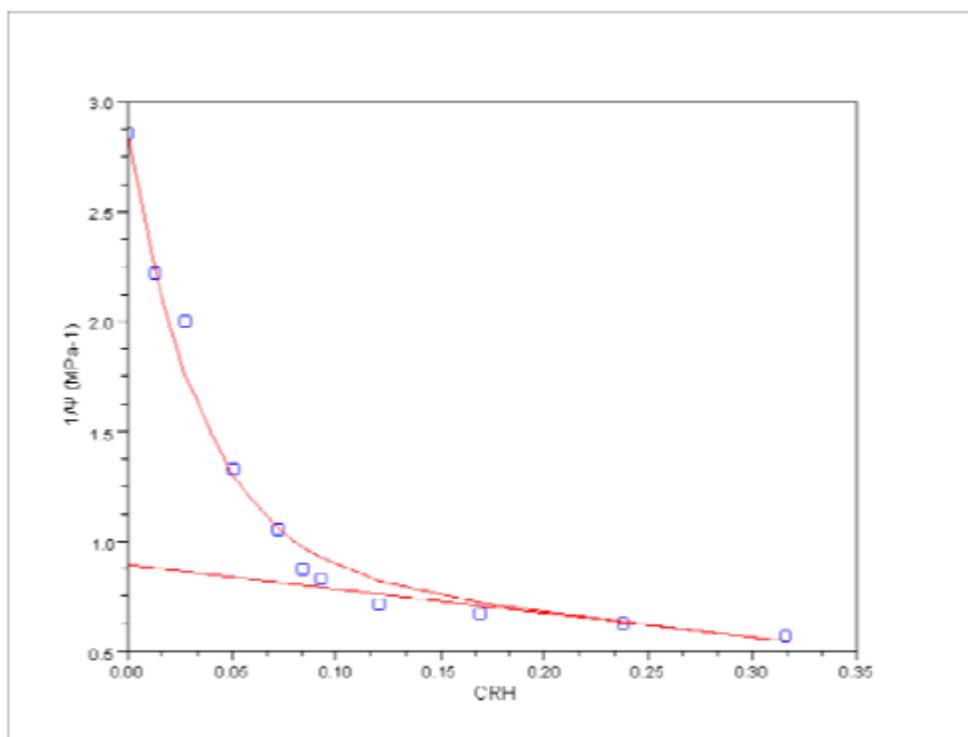


Figura 53: Curva presión volumen para *C. vitifolium* en la época húmeda

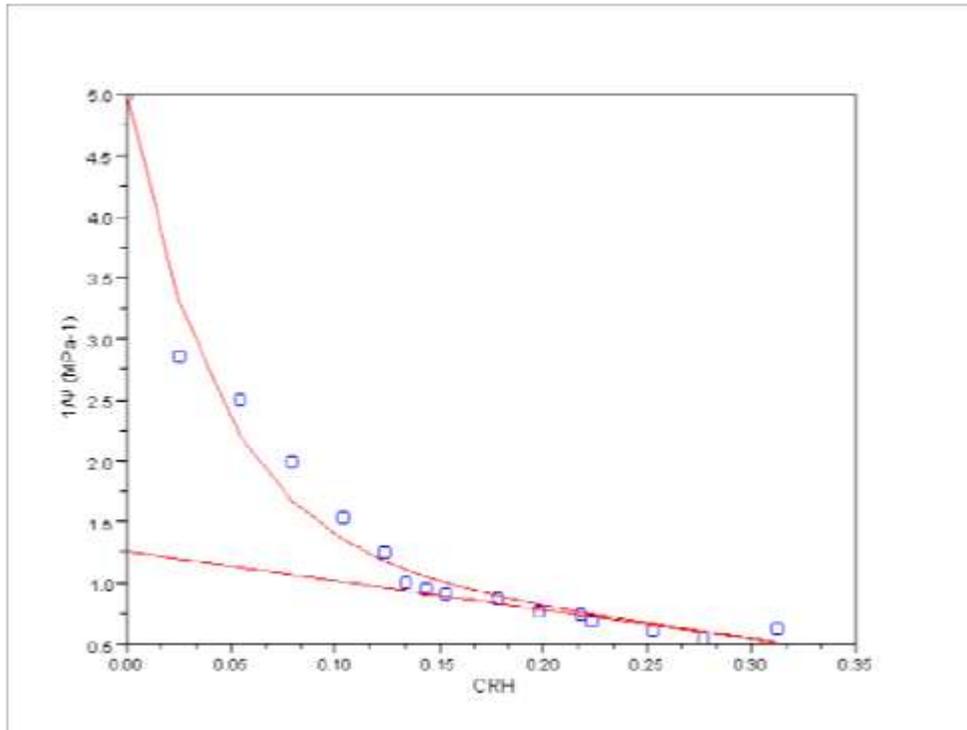


Figura 54: Curva presión volumen para *C. vitifolium* en la época húmeda

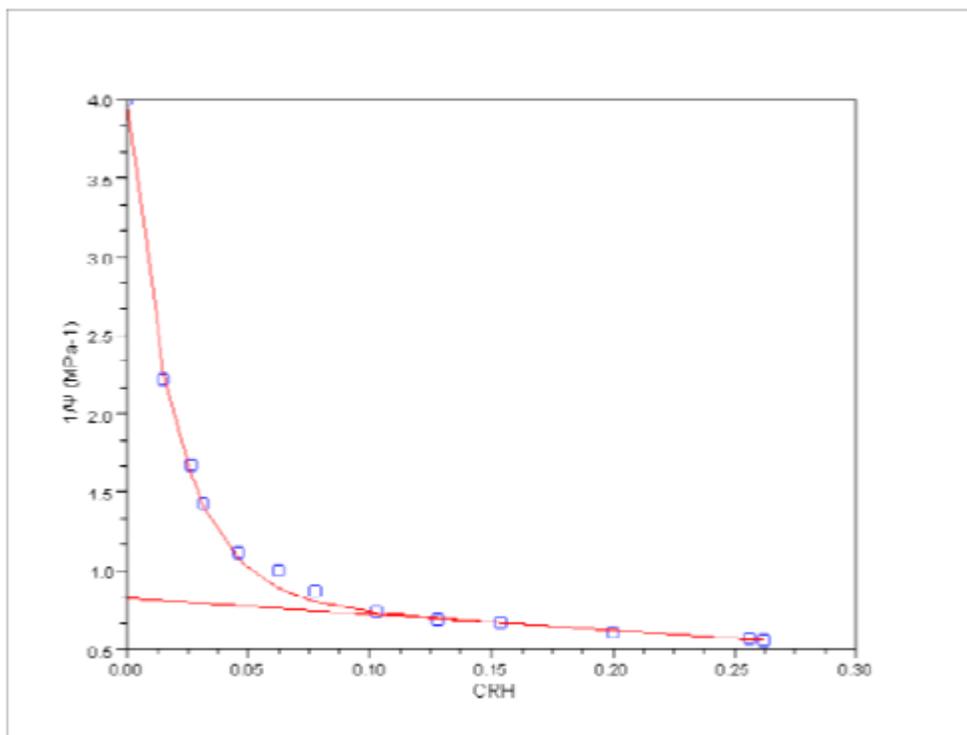


Figura 55: Curva presión volumen para *C. vitifolium* en la época húmeda

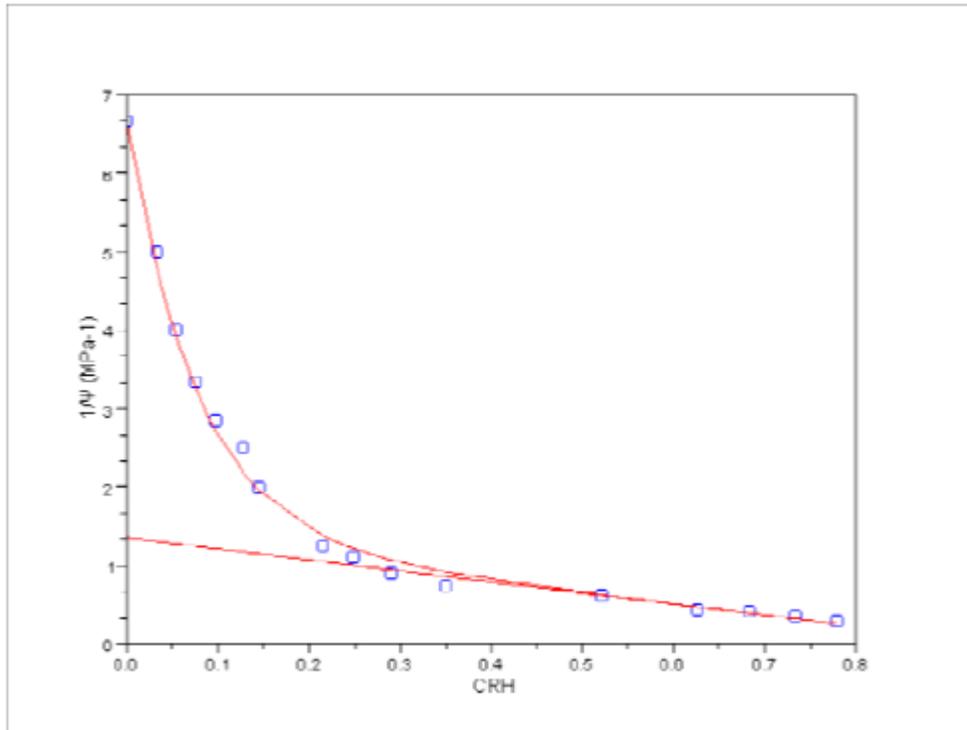


Figura 56: Curva presión volumen para *C. americana* en la época húmeda

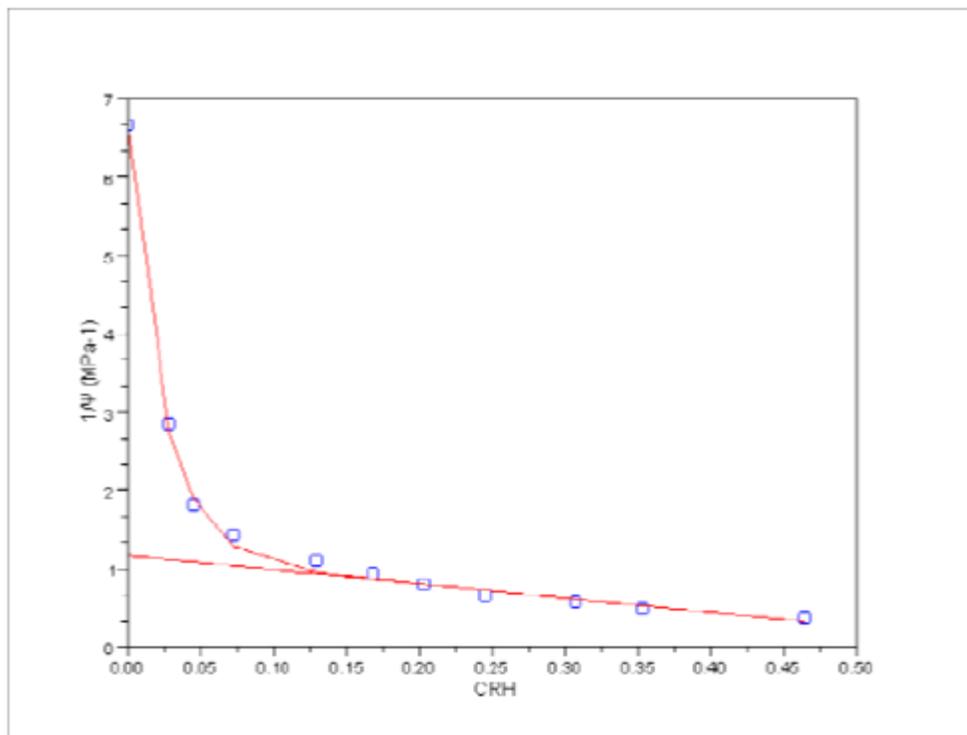


Figura 57: Curva presión volumen para *C. americana* en la época húmeda

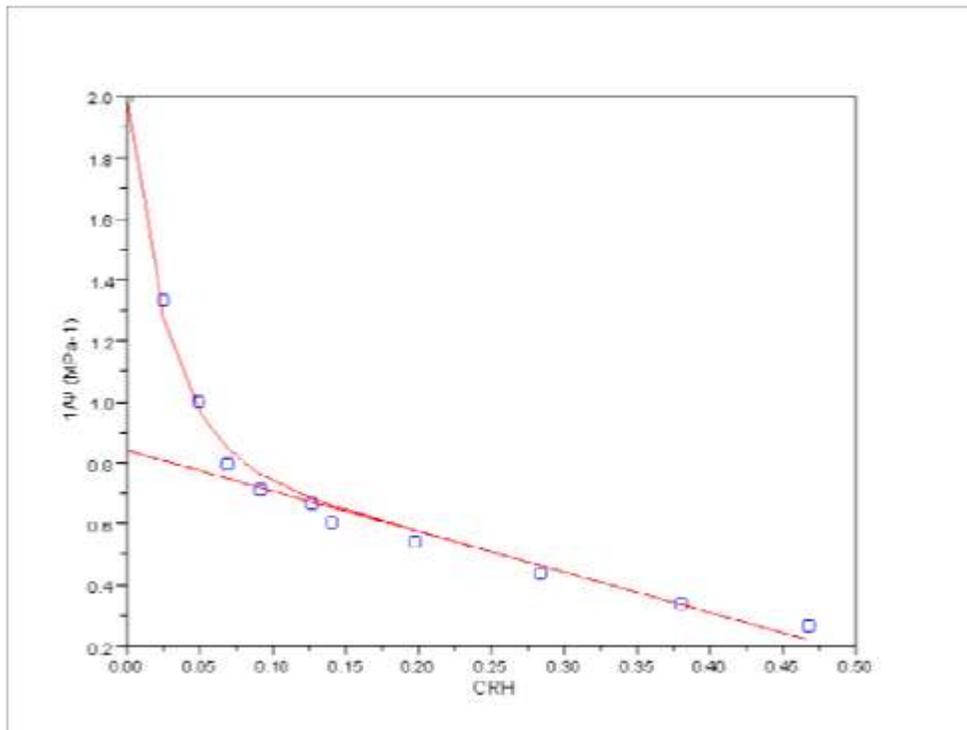


Figura 58: Curva presión volumen para *C. americana* en la época húmeda

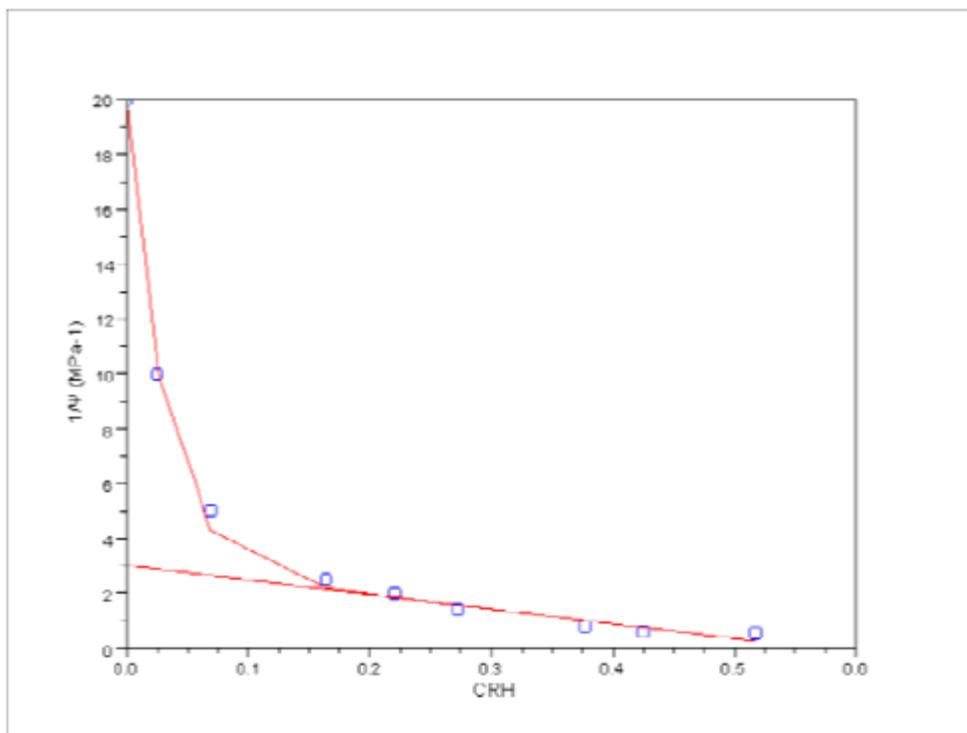


Figura 59: Curva presión volumen para *C. americana* en la época húmeda

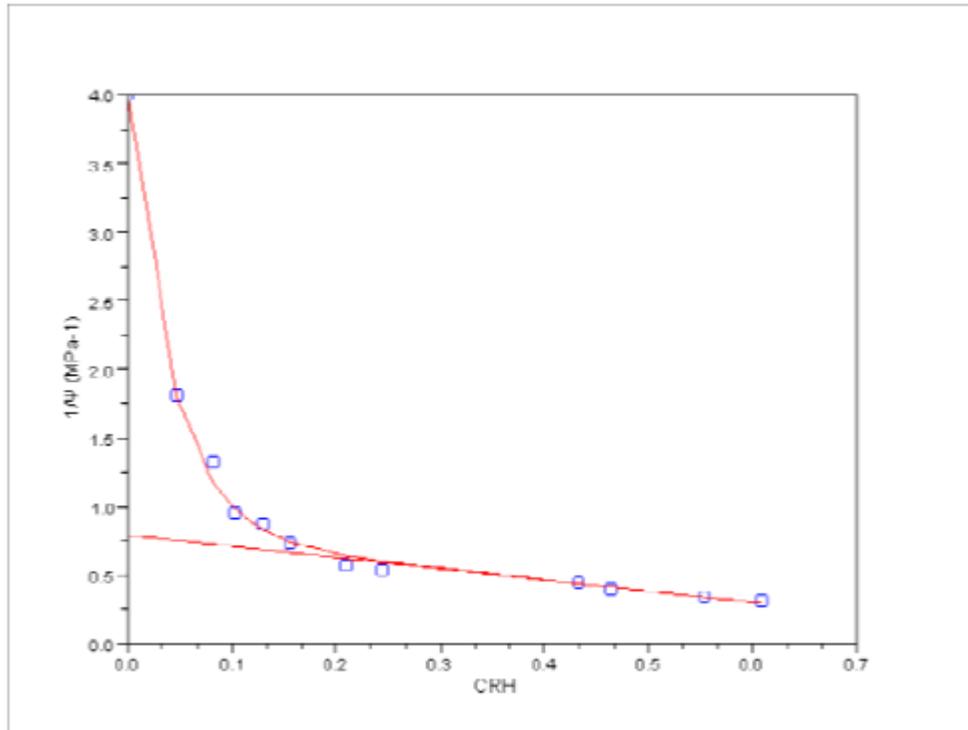


Figura 60: Curva presión volumen para *C. americana* en la época seca

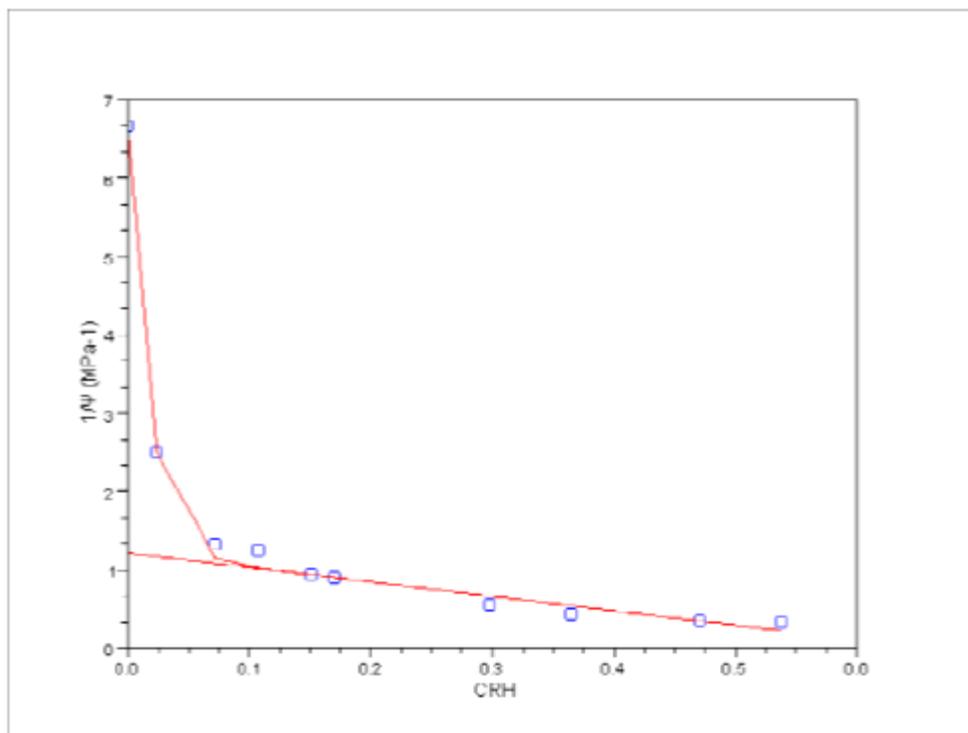


Figura 61: Curva presión volumen para *C. americana* en la época seca

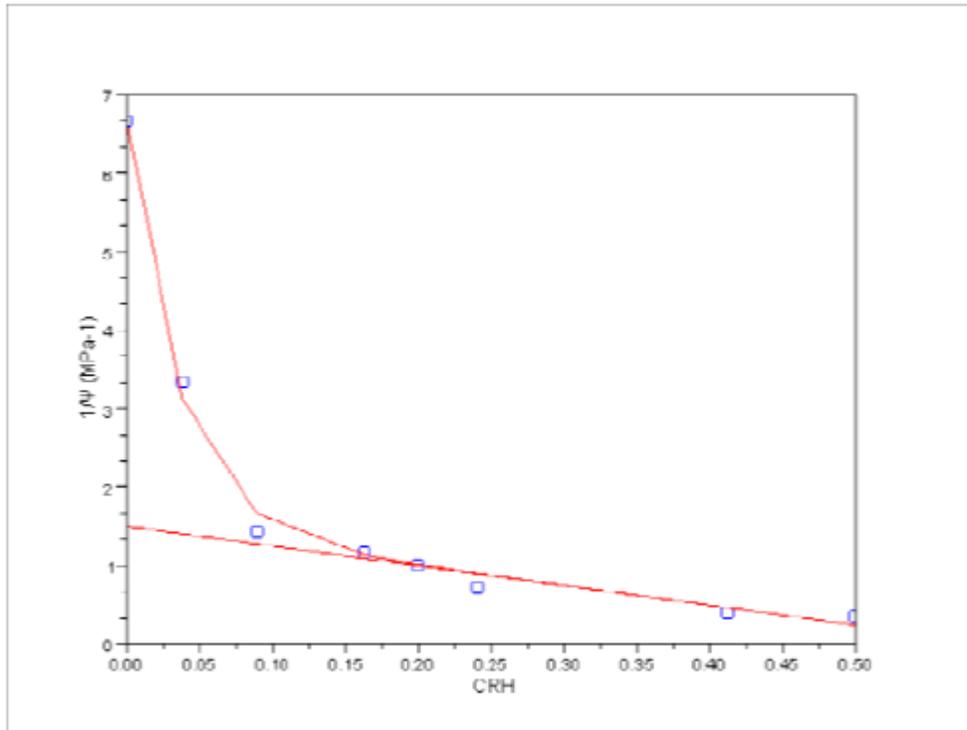


Figura 62: Curva presión volumen para *C. americana* en la época seca

Referencias

- Acevedo, M. McGregor, K. Andressen, R. Ramírez, H y Magdiel, A. (1999). Relations of climate variability in Venezuela to tropical Pacific SST anomalies. Proceedings of the 10th Symposium on Global Change Studies, Dallas, USA, pp. 81-84.
- Aristeguieta, L. (1966). Flórula de la Estación Biológica de Los Llanos. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 110: 228-307.
- Banfai, D. y Bowman. (2005). Dynamics of a savanna-forest mosaic in the Australian monzón tropics inferred from stand structures and historical aerial photography. Australian Journal of Botany 53: 185-194.
- Barbosa, R. I. Casadio, G. M. L y Silva, S. J. R. (2003) Fenologia e visitantes florais de *Curatella americana* L., *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth in H.B.K. e *Byrsonima coccolobifolia* Kunth in H.B.K. em área de savana aberta de Roraima, norte da Amazônia Brasileira. In: Anais do 54º.
- Barnes, PW y Archer, S. (1999). Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation?. Journal of Vegetation Science 10: 525-536.
- Barot, S. Gignoux, J. Enaut, J. (1999). Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. Ecology 80(6): 1987-2005.
- Belsky, AJ. Amundson, RG. Duxbury, JM. Riha, SJ. Ali, AR y Mwonga, SM. (1989). The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.
- Blydenstein, J. (1962). La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 23: 139-238.

- Bucci, S.J. Goldstein, G. Meinzer, F.C. Franco, A.C. Campanello, P y Scholz, F.G. (2005). Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plants in Neotropical savanna trees. *Trees* 19:296-304.
- Burguess, S.S.O. Adams, M.A. Turner, N.C. y Ong, C.K. (1998). The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- Caldwell, M.M. y Richards, J.H. (1989). Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61:306-349.
- Callaway, R.M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualistic-contiuum concept. *Oecologia* 112:143-149.
- Camarero, J.J. y Rozas, V. (2006). Técnicas de análisis espacial de patrones de superficies y detección de fronteras aplicadas en ecología forestal. *Invest Agrar: Sist Recur For.* 15(1), 66-87
- Dauguet, J.M. y Menaut, J.C. (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.
- Dawson, T.E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- De la Cruz, M. (2006). Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas.* 15(3)
- De Steven, D. (1991a). Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seeding survival and growth. *Ecology.* 72: 1076-1088.

- De Steven, D. (1991b). Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology*. 72: 1066-1075.
- Diggle, P.J. (2003). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. 2^a ed. Arnold, London.
- Duff, GA. Myers, BA. Williams, RJ. Eamus, D. O'Grady, A y Fordyce, IR. (1997). Seasonal patterns in soil moisture, vapour pressure deficit, tree canopy cover and pre-dawn water potential in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 45: 211-224.
- Dulhoste, R. (2010). *Respuestas Ecofisiológicas De Plantas Del Límite Arbóreo (Selva Nublada-Páramo) Al Estrés Térmico E Hídrico En Los Andes Venezolanos*. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Eamus, D y Cole, SC. (1997). Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three Acacia and one Eucalyptus species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany*. 45: 275-290.
- Eamus, D y Prior, L. (2001). *Ecophysiology of Seasonally Dry Tropics: Comparisons among Phenologies*. En *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.
- Fallas-Cedeño, L. Michele Holbrook, N. Rocha, O. J. Vásquez, N y Gutiérrez-Soto, M. V. (2010), Phenology, Lignotubers, and Water Relations of *Cochlospermum vitifolium*, a Pioneer Tropical Dry Forest Tree in Costa Rica. *Biotropica*, 42: 104–111.
- Fariñas, M. (1985). *Estructura horizontal de la vegetación. Análisis crítico metodológico*. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida.

- Farji, A y Silva, JF. (1995). Leaf-cutting ants and forest groves in a Tropical parkland savanna in Venezuela: facilitated succession?. *Journal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- Farji, A. Brener, A.G. Silva, J.F. (1996). Leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) aid to the establishment of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12: 163-168
- Ferri, MG. (1961). Problems of water relations of some Brazilian vegetation types, with special consideration of the concepts of scleromorphy and xerophytism. En: Plant-water relationships in arid and semiarid conditons. Proceedings of the Madrid Symposium, pp. 191-197, Arid Zone Research, UNESCO, Paris.
- Franco, AC. Nardoto, GB y Souza, MP. (1996a). Patterns of soil water potential and seedling survival in the Cerrados of Central Brazil. Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas, Brasilia, pp. 277-280.
- Franco, AC. Souza, MP y Nardoto, GB. (1996b). Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. Memorias del Simposio: Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasilia, pp. 84-91.
- Franco, A. (1998). Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Franco, AC y Lüttge, U. (2002). Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Franco, AC. (2004). Estratégias Funcionais de Plantas Lenhosas das Savanas do Brasil Central: Relação Ao Déficit Hídrico e Ao Regimen Luminoso. En: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas. Fisiología Ecológica en Plantas. Ed Cabrera HM. Pp 173-188.

- Franco, AC. Bustamante, M. Caldas, LS. Goldstein, G. Meinzer, FC. Kozovits, AR. Rundel, P y Coradin, VTR. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19:326-335.
- García-Miragaya, J y Cáceres, A. (1990). Soil chemistry changes in a forest-grassland vegetation gradient within a fire and grazing protected savanna from the Orinoco Llanos, Venezuela. *Acta Oecol.* 11: 775 – 781.
- García-Núñez, C y Azócar, A. (2001). Ecología de la regeneración de árboles de sabana. *Ecotrópicos* 17(1-2):1-4.
- García-Núñez, C. (2003). Aspectos Ecofisiológicos del Establecimiento de dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp.185.
- García-Núñez, C. Azócar, A y Rada, F. (2011). Seasonal gas exchange and water relations in juveniles of two evergreen Neotropical savanna tree species with contrasting regeneration strategies. *TREES* (DOI 10.1007/s00468-010-0523-9).
- García-Núñez, C. Azócar, A y Silva, JF (2001). Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17: 563-576.
- Getis, A. (1984). Interaction modeling using second-order analysis. *Environment and Planning A* 16:173-183.
- Gignoux, J. Duby, C y Barot, S. (1999). Comparing performances of Diggle's tests of spatial randomness with and without edge-effect correction: Application to ecological data. *Biometrics* 55:156-164.
- Goldstein, G. Sarmiento, G y Meinzer, F. (1986). Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 7(21) 107-119.

- Goldstein, G. Rada, F y Catalan, A. (1987). Water transport efficiency in stems of evergreen and deciduous savanna trees. Proceedings of the Intern. Conf. En: Measurement of Soil and Plant Water Status, Vol. 2 Plants 267-274.
- Goldstein, G. Rada, F. Rundel, P. Azócar, A y Orozco, A. (1989a). Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. Ann. Sci. For. 46 (suppl.): 448-453.
- Goldstein, G. Rada, F. Orozco, A. Montilla, M. Zabala, O. Cavelier, J y Azócar, A. (1989b). Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales : Un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. Annals of the Missouri Botanical Garden. Medellin. Simposio. pp. 37-49.
- Goldstein, G. Rada, F. Canales, J y Azócar, A. (1990). Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. En: Las Sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. (Ed. Sarmiento, G.), pp. 219-242. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.
- Goldstein, G. Meinzer, FC. Bucci, SJ. Scholz, FG. Franco, AC y Hoffmann, WA. (2008). Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. Tree Physiol 28:395-404.
- Gomez-Sal, A. Rey-Benayas, JM. Lopez-Pintor, A y Rebollo, S. (1999). Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. Journal of Vegetation Science 10: 365-370.
- Gonzalez, 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.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. J. Veg. Sci. 6: 575-582.
- Hoffman, WA. (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in neotropical savanna. Journal of Ecology 84: 383-393.

- Hoffman, WA. Orthen, B y Franco, AC. (2004). Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140:252-260.
- Jacklyn, P. (2000). Tropical savannas: not what they used to be. *Savanna Links*. <http://savanna.ntu.edu.au>. Issue 14: 8-11.
- Jackson, PC. Meinzer, FC. Bustamante, M. Goldstein, G. Franco, A. Rundel, PW. Caldas, L. Iglar, E y Causin, F. (1999). Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Kanegae, MF. Braz, da S. V y Franco, AC. (2000). Efeitos da seca sazonal e disponibilidade e de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgiliodes* em duas fitofisionomias típicas dos Cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira Bot.*, São Paulo 23: 459-468.
- Kellman, M y Miyanishi, K. (1982). Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*. Canada. 9: 193 – 206.
- Kellman, M. (1979). Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Biogeography*. Canada. 67: 565 – 577.
- Kellman, M. (1985). Forest seedling establishment in *Neotropical* savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Colophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography*. Canada. 12: 373 - 379.
- Lacey, CJ. Walker, J y Noble, IR. (1982). Fire in Australian tropical savanna. En: Huntley BJ y Walker EH (Eds). *Ecology of Tropical Savanna*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag. Berlin, pp. 247-272.
- Lambers, H. Chapin, F y Pons, T. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. New York. pp. 540.

- Larrea, D. (2007). Síndrome nodriza y ecología de la regeneración de cactus columnares en un enclave semiárido andino. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp.189.
- Le Roux, X y Bariac, T. (1998). Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia* 113: 456- 466.
- Le Roux, X y Mordelet, P. (1995). Leaf and canopy CO₂ assimilation in a West African humid savanna during the early growing season. *Journal of Tropical Ecology* 11: 529-545.
- Ludwig, J y Reynolds, J. (1988). Statistical Ecology. A Wiley-Interscience publication. 337pp.
- Medina, E y Francisco, M. (1994). Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367-1381.
- Medina, E. y Silva, J. (1990). The savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.
- Medina, E. (1982). Physiological ecology of neotropical savanna plants. En: *Ecology of Tropical Savannas* (Ed. B.J. Huntley and B.H. Walker), pp. 308-335. *Ecological Studies* 42, Springer-Verlag, Berlin.
- Meinzer, FC. Goldstein, G. Franco, AC. Bustamante, M. Iglar, E. Jackson, P. Caldas, L y Rundel, PW. (1999). Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian Cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Monasterio, M. y Sarmiento, G. (1968). "Análisis ecológico y fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de Los Llanos". *Bol. Soc.Venez.Cienc. Nat.* 115-116:83-106

- Monasterio, M y Sarmiento, G. (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Montes, R y Medina, E. (1977). Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behaviour. *Geo-Eco-Trop.* 4:295-307.
- Moraes, JAPV y Prado, CHBA. (1998). Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. En: Scarano FR y AC Franco (Eds) *Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics: Oecol. Brasilien.* 4:45-63.
- Mordelet, P. (1993). Influence of tree shading on carbon assimilation of grass leaves in Lamto savanna, Côte d'Ivoire. *Acta Oecologica* 14: 119-127.
- Moreira, MZ. Scholz, FG. Bucci, SJ. Stenberg, LS. Goldstein, G. Meinzer, FC y Franco, AC. (2003). Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Funct Ecol* 17:573-581.
- Moreira, A. G y Klink, C. A. (2000). Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13(1): 43-51.
- 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, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Müller, L. (1961). Un aparato de micro Kjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba* 11: 17-25.
- Myers, BA. Duff, GA. Eamus, D. O'Grady, A y Williams, RJ. (1997). Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 225-240.

- Nardoto, GB. Souza, MP y Franco, A. (1998). Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revta Brasil. Bot.*, São Paulo 21: 313-319.
- Northa, M y Greenberg, J. (1998). Stand conditions associated with truffle abundance in western hemlock/Douglas-fir forests *Forest. Ecology and Management* 112: 55-66.
- Olivares, E y Medina, E. (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* 3: 383-392.
- Oliveira, PE y Silva, JC. (1993). Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the Cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.
- Pearcy, R. W. Ehleringer, J. R. Mooney, H. A y Rundel, P. W. (1989). *Plant Physiological Ecology Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, New York, pp. 457
- Pelissier, R y Goreaud, F. (2001). A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *J. Veg. Sci.* 12: 99-108.
- Perez, SCJGA y Moraes, JAPV. (1991) Determinação do potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies do estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 51: 805-811.
- Prado, CHBA y De Moraes, JAPV. (1997). Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33: 103-112.
- Prior, L. Eamus, D y Duff, GA. (1997). Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, pre-dawn leaf water potential and growth in *Terminalia*

- ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australian savannas. *Australian Journal of Botany* 45: 53-69.
- Ramia, M. (1970). Plantas de las sabanas llaneras. U.C.V. Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela.
- Reich, PB. (1993). Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: "the blind men and the elephant retold". *Functional Ecology* 7: 721-725.
- Rizzini, CT y Heringer, EP. (1962). Studies of underground organs of trees and shrubs from some Southern Brazilian savannas. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 34: 235-294.
- Rizzini, CT. (1979). Tratado de Fitogeografía do Brasil: Aspectos Sociológicos e Florísticos, Vol 2. HUCITEC/EDUSP, São Paulo, Brasil.
- Rosenberg, M.S y Anderson, C.D. (2011) PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2: In press..
- Rozas, V y Camarero, J.J. (2005). Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Invest Agrar: Sist Recur For.* 14(1), 79-97
- Said, S. (2001). Floristic And life from diversity in post-pasture successional on a Mediterranean island. *Plant Ecology* 162: 67-76.
- San José, JJ y Fariñas, MR. (1971). Estudio sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 119-120: 136-147.

- San José, JJ y Fariñas, MR. (1983). Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- San José, JJ y Fariñas, MR. (1991). Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savannas protected for 25 fire years. *Acta Oecologica* 12: 237-247.
- San José, JJ. Fariñas, M y Rosales, J. (1991). Spatial patterns of trees and structuring factors in a *Trachypogon* savanna of the Orinoco Llanos. *BIOTROPICA* 23(2): 114-123.
- Sankaran, M. Ratnam, J y Hanan, N. P. (2004). Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480-490.
- Sarmiento, G y Monasterio, M. (1969). Studies on the savanna vegetation of Venezuela Llanos. En. The use of association analysis. *Journal of Ecology* 57: 579-598.
- Sarmiento, G. (1983). The savannas of tropical America. En: Bourlière F (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 245-288.
- Sarmiento, G. (1984). *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, MA. USA. 235 pages.
- Sarmiento, G. Goldstein, G y Meinzer, F. (1985). Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review*. 60, 315-355.
- Sarmiento, G. (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. Pp. 15-56. In: Las sabanas americanas. Aspecto de su biogeografía, ecología y utilización. G. Sarmiento (Ed.). Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela.

- Sarmiento, G. (1992). Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- Sasaki, R.M. Machado, Lagô y Felipe, G. M. (1997). Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a Cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9: 83-87.
- Schnee, L. (1984). Plantas Comunes de Venezuela. Colección Ciencias Biológicas VIII, UCV. Caracas, Venezuela.
- Scholes, RJ y Archer, SR. (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 517-544.
- Scholz, FG. Bucci, SJ. Goldstein, G. Meinzer, FC y Franco, A. (2002). Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Seabloom, E. W. Bjornstad, O. N. Bolker, B y Reichman, O. J. (2005). The spatial signature of dispersal and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75:199-214.
- Silva, JF y Sarmiento, G. (1997). Densidad de Leñosas de la Sabana Estacional y Frecuencia de Quemadas: La Hipótesis del Equilibrio Fluctuante. *Ecotrópicos*. 10(2): 65-78.
- Silva, JF. Zambrano, A y Fariñas, MR. (2001). Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 977-983.
- Sobrado, MA. (1986). Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.
- Sobrado, MA. (1994) Leaf age effect on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. *Oecologia* 96: 19-23

- Sobrado, MA. (1996). Embolism vulnerability of an evergreen tree. *Biol. Plantarum* 38: 297-301.
- Szwagrzyk, J y Czerwczak, M. (1993). Spatial patterns of trees in natural forests of east-central Europe. *J. Veg. Sci.* 4: 469-476.
- Taiz, L y Zeiger, E. (1991). *Plant Physiology*. The Benjamin/Cumming Publish Company. Inc., California, pp. 565.
- Tewksbury, JJ y Lloyd, JD. (2001) Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradient and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- Thielen, D. (2003). Tendencias de la precipitación y la dinámica espacial y temporal de las leñosas en una sabana neo tropical. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp.225.
- Tyree MT y Hammel, HT. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23:267-282.
- Van de Koppel, J y Prims-Herbert, HT. (1998). The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: a hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 14: 565-576.
- Vetaas, OR. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Walker, BH. (1987). A general model of savanna structure and function. En: Walker BH (Ed.). *Determinants of tropical savannas*. IUBS, Paris, pp. 1-12.
- Walter, H. (1971). *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.

Wiegand, T. Jeltsch, F. Hanski, I y Grimm, V. (2003). Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100: 209-222.

Zambrano, T. (2003). Patrones de Diversidad Florística, Estructural y Funcional de las Leñosas de la Sabana en un Gradiente Ambiental. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp.150.