

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS  
DE LOS ANDES TROPICALES  
POSTGRADO EN ECOLOGIA TROPICAL

DINAMICA DE ISLAS BOSCOSAS EN UNA SABANA-PARQUE: LA ACTIVIDAD DE  
LAS ATTINI (Hymenoptera, Formicidae) Y SU RELACION CON LA  
INVASION DE LEÑOSAS

ALEJANDRO GUSTAVO FARJI BRENER

Trabajo presentado ante la Universidad de Los  
Andes como requisito parcial al grado de  
MAGISTER SCIENTIAE en Ecologia Tropical.

MERIDA - VENEZUELA

ENERO 1992

SERBIULA - TULIO FEBRES CORDERO



EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN  
EL CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS  
DE LOS ANDES TROPICALES, BAJO LA DIRECCION  
DEL DR. JUAN SILVA.

LA FINANCIACION PARA SU REALIZACION FUE OTORGADA  
POR LA RED LATINOAMERICANA DE BOTANICA (RLB) MEDIANTE  
UNA BECA DE MAESTRIA Y UN SUBSIDIO PARA LA REALIZACION  
DE LA TESIS, Y POR EL CENTRO DE DESARROLLO CIENTIFICO,  
HUMANISTICO Y TECNOLOGICO DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES (CDCHT)

*Requiere por Liberación*

Fecha: 06 MAYO 1992

SERVICIOS BIBLIOTECARIOS GENERALES  
"TULIO FEBRES CORDERO"  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
MERIDA - VENEZUELA

"La Verdad...no hay nada que con el tiempo se contradiga más."

Lawrence Durrell  
"El Cuarteto de Alejandria"

## AGRADECIMIENTOS

Muchas son las personas que colaboraron de una manera u otra a lograr que simplemente un esbozo de idea se transformara en una tesis. Le agradezco principalmente al Dr. Juan Silva por sus sugerencias, sus ideas y sus críticas sin las cuales este trabajo no podría haberse llevado a cabo; a los licenciados Marcelo Molinillo, Dimas Acevedo y Eulogio Chacón, por su colaboración, su compañerismo y sus ideas que ayudaron a la generación de esta tesis; al Dr. Guillermo Sarmiento y a los miembros del jurado Dra Aragua-Cedeño y Dr Segnini por sus constructivas críticas; a Anairamis por su buena predisposición al trabajo de campo y laboratorio; a los técnicos Hely Saúl Rangel, Luis Nieto y David Dugarte por su ayuda de campo; al Profesor Salinas por ayudarme en la determinación de las hojas; a la señora Isa Mata, dueña del Hato Palma Sola, por su desinteresada colaboración; al Ingeniero Pereyra y su equipo por su trabajo en realizar los análisis de suelos; a los hermanos Marx, los Tres chiflados, los Locos Adams y el Agente 086 por existir; al Ing. Forestal H.A. Rodriguez C. y al Licenciado T. Carrillo CH. del Instituto de Silvicultura, laboratorio de determinación botánica, ULA, por su ayuda en la determinación de especies vegetales; al Postgrado en Ecología Tropical y el CIELAT de la Facultad de Cs., ULA, por facilitarme sus vehículos e instalaciones; y por último, a las instituciones que hicieron posible esta investigación por su ayuda financiera: el Centro de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), y a la Red Latinoamericana de Botánica (RLB), que confió en mí a pesar de mis informes humorísticos.

A CURLY, NUEVAMENTE.

## RESUMEN

Las Sabanas-Parque presentan un estrato herbáceo discontinuo debido a la presencia de agrupaciones de leñosas ("matas") que, generalmente, albergan nidos de hormigas cortadoras de hojas. El objetivo de este trabajo es documentar dicha relación, bajo la hipótesis de que los hormigueros actúan facilitando la invasión de leñosas deciduas de bosques cercanos mediante (a) protección contra el fuego por reducción de la biomasa combustible en áreas cercanas al nido, (b) consumo diferencial especies herbáceas, modificando el balance competitivo y (c) una acumulación de agua y nutrientes en las zonas adyacentes al hormiguero.

Los resultados muestran que (a) Los nidos "solitarios" poseen generalmente 1 sola entrada y un diámetro promedio de 60 cm, mientras que los asociados a matas poseen un promedio de 6 entradas y diámetros mayores a 300 cm, ocupando una proporción importante de la misma (>50%), (b) los hormigueros asociados a matas se encuentran mayoritariamente en las matas grandes, y su dimensión aumenta con el área de la mata, (c) la proporción de especies deciduas aumentan con la dimensión del hormiguero, (d) la actividad de las hormigas disminuye la biomasa de material combustible en las cercanías del nido, (e) la composición de la dieta varía estacionalmente, pero su recurso principal son leñosas, (f) existe un balance diferencial de agua y nutrientes en las áreas cercanas al nido, y (g) las matas funcionan como "buffer climático".

Los resultados obtenidos sugieren que existe una relación entre la invasión de especies deciduas y la actividad de las hormigas, pero no obligatoriamente causal. Tanto la formación de islas boscosas como la existencia de hormigueros pueden ocurrir separadamente, pero al asociarse el crecimiento de ambos se ve favorecido mediante una relación sinérgica. Las matas "ofrecen" alimento y microclima, mientras que la actividad de las hormigas favorece la colonización de leñosas deciduas modificando el suelo y ofreciendo protección contra el fuego en áreas adyacentes al nido.

## Introducción

Las sabanas son sistemas dinámicos (Sarmiento y Monasterio 1975, Bourliere 1983, Hopkins 1983); y la naturaleza del balance entre las plantas leñosas y la vegetación herbácea, así como el efecto de varios factores en este balance es uno de los temas más interesantes de la dinámica de los ecosistemas de sabana (Bourliere 1983).

Existen evidencias paleoecológicas de oscilaciones en el pasado de áreas de sabana y bosque (Van Der Hammen 1974, 1983). Ante cambios en la cantidad efectiva de precipitaciones, temperatura o estacionalidad la sabana reacciona rápidamente ajustándose a estas nuevas circunstancias por incorporación o eliminación de elementos leñosos y abriendo o cerrando estratos herbáceos (Van Der Hammen 1983).

En particular, el avance de los elementos leñosos en la sabana está descrito en muchos trabajos (ver Hopkins 1983, San José y Fariñas 1983), y pareciera haber ocurrido periódicamente en el cuaternario (Van der Hammen 1974, 1983; Bourliere 1983).

Estos cambios ocurren continuamente en los ecosistemas de sabanas (Van Der Hammen 1983), pero esta dinamicidad en tiempo evolutivo de las oscilaciones entre las sabanas y bosques no ha ido acompañada por hipótesis que expliquen los mecanismos de los cambios entre los estratos leñosos y herbáceos en tiempo ecológico.

Como excepción, recientes estudios demuestran cómo la leñosa *Prosopis grandulosa* mediante diferentes mecanismos invade el estrato herbáceo en una sabana subtropical del sur de USA (Archer



et al 1988, Archer 1989, 1990; Brown and Archer 1987, 1989).

En Venezuela, uno de los sistemas en donde la interrelación entre bosque y sabana a nivel microgeográfico es más notoria es en la sabana-parque, en donde existe un estrato herbáceo discontinuo debido a la presencia de "matas" (agrupamiento de leñosas en forma de isla). Antiguamente, estos grupos de árboles fueron explicados como probables "refugios de foresta", relictos de un bosque destruido por el fuego y la actividad humana (Vareschi 1960, Tamayo 1964, citados por Sarmiento y Monasterio 1970). Posteriores estudios desecharon esta hipótesis al comprobar que las matas no están dispuestas al azar, sino que ocupan situaciones geomorfológicas definidas por un balance hídrico favorable (Sarmiento y Monasterio 1970). Las matas estarían revelando una mayor disponibilidad de agua en el suelo, y esta posibilidad se encuentra ligada generalmente a fracturas locales en los horizontes lateríticos, cuya probabilidad de ocurrir es mayor entre límites de relieves diferentes. Sin embargo, esta hipótesis no permite explicar totalmente la disposición espacial parcheada, el origen, y la dinámica de estos agrupamientos de leñosas en una escala de análisis mas reducida.

La hipótesis de que las matas podrían ser un mecanismo de invasión de especies leñosas de bosques cercanos, y que su instalación se vería facilitada por la actividad de las Attini, se basa en tres observaciones preliminares:

a) La colonización por parte del bosque procede primero a lo largo de los valles con ríos y terrazas jóvenes (Sarmiento y Monasterio 1975).

b) La composición florística de las matas es similar a la de los bosques vecinos, sean estos en galería o deciduos llaneros, dando la impresión de "islas" forestales dentro de la sabana, como una prolongación de los mismos (Monasterio et al 1971).

c) Las matas se encuentran asociadas a hormigueros activos o inactivos de *Attini* (Sarmiento com. personal, Silva com. personal, Farji Brener com. unipersonal), que provocarían perturbaciones favorecedoras para la instalación de leñosas.

Analizando la composición florística típica de las sabanas, tres fisonomías diferentes aparecen en su paisaje: los pastizales, las leñosas siempreverdes esclerófilas, y las leñosas deciduas mesófilas. Los árboles siempreverdes adultos pueden extraer agua a grandes profundidades debido a su extensivo sistema radicular (Sarmiento 1983, 1984; Sarmiento et al 1985, Medina 1986), no estando sus ritmos fenológicos asociados con la disponibilidad de agua de lluvia (Medina 1982, Sarmiento y Monasterio 1983, Sarmiento et al 1985, Medina y Silva 1990). Este tipo de leñosas son generalmente de dosel (intolerantes a la sombra), y poseen protección contra el fuego. Por otro lado, las especies deciduas no tienen defensas contra el fuego y sus ritmos fenológicos están asociados a la estacionalidad hídrica.

Paralelamente, la natural deficiencia de nutrientes en la sabana hace que su concentración sea de suma importancia para los árboles (Sarmiento 1984, Sarmiento et al 1985, Medina 1986), así como también un balance hídrico favorable (Sarmiento y Monasterio 1970, 1975; Medina y Silva 1990).

Por otra parte, el fuego posee gran importancia en el modelaje del paisaje de las sabanas (Bourliere 1983, Hopkins 1983, Sarmiento 1984), y muchas veces su ausencia es considerada como una "perturbación" (Sarmiento 1984, 1990). Las zonas protegidas contra las quemas se caracterizan por un cambio gradual de una sabana pastizal hacia una sabana arbolada (San José y Fariñas 1983).

En consecuencia, se pueden evidenciar cuatro problemas principales para la instalación y crecimiento de leñosas, con importancia diferencial según sean siempreverdes o deciduas: la baja disponibilidad de nutrientes, la ausencia de humedad disponible en determinadas épocas (o en algunos casos el exceso), la competencia por humedad disponible en los horizontes superficiales entre las plántulas y los pastos; y la ocurrencia del fuego. Atravesar el estadio de plántula protegidas del fuego y con un balance de agua y nutrientes favorable es una etapa fundamental para cualquier tipo de leñosa, y en especial para el crecimiento de los árboles deciduos. Por lo tanto, cualquier perturbación que favorezca estas condiciones será rápidamente aprovechada por los árboles.

Las perturbaciones son consideradas como una modificación en la disponibilidad de recursos (Pickett and White 1985), teniendo por principales efectos alterar la cantidad y calidad de luz, agua y nutrientes para el crecimiento de las plantas (Canham 1985). Esta modificación reduce la dominancia de los individuos estables creando espacios para la colonización y crecimiento de individuos nuevos (Canham 1985, Pickett & White 1985).

En la Sabana-Parque es notoria la asociación positiva entre matas y nidos de hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini) (Sarmiento com. pers., Silva com. personal, Farji Brener, com. unipersonal); y los nidos de hormigas y su actividad son considerados una de las más importantes perturbaciones en los ecosistemas subtropicales y tropicales. Los efectos de las hormigas en el suelo han sido muy estudiados (Rogers 1972, Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978; Beattie and Culver 1977, 1981; King 1977; Petal 1978; Elmes & Wardlaw 1982, Bourliere 1983, Culver and Beattie 1983, Levieux 1983, Loucks 1985). En particular alteraciones en la disponibilidad de agua y nutrientes en ambientes de praderas arenosas (Baxter and Hole 1967 citados por Loucks 1985, Loucks 1985), praderas herbáceas (King 1977, Elmes & Wardlaw 1982), bosques tropicales (Rogers 1972, Lugo 1973, Haines 1975, 1978; Beattie and Culver 1977, 1981; Petal 1978; Culver and Bettie 1983) y sabanas (Hurtado y Zapata 1975, Jonkman 1976, 1978; Bucher 1982, Bourliere 1983, Levieux 1983).

Un balance de nutrientes positivo, especialmente en N, P y K (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978), una capacidad buffer de regulación del pH del suelo (Petal 1978), una acumulación de materia orgánica (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978, Petal 1978), un balance de agua positivo (Rogers 1972, Petal 1978); son consecuencias del traslado de material vegetal del exterior al interior del nido y viceversa, y de la construcción de grandes galerías en el interior del hormiguero, que modifican las propiedades físicas y químicas del suelo mediante el traslado de partículas de un horizonte a otro.

Estas actividades traen como consecuencia una aceleración de los procesos del bosque en el área circundante al nido (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978; Jonkman 1976, 1978; Petal 1978, Bucher 1982), y una modificación de la vegetación circundante (King 1977, Haines 1975, 1978; Beattie and Culver 1981; Bucher 1982, Elmes & Wardlaw 1982); favoreciendo sucesiones características asociadas a este fenómeno.

Por otro lado, el fuego es un importante factor en las sabanas (Bourliere 1983, Hopkins 1983, Sarmiento 1984) y su acción limitando el número de leñosas es conocida (San José y Fariñas 1983). La acción de las hormigas al "limpiar" el terreno circundante al nido podría brindar una protección física mediante la eliminación de biomasa herbácea rápidamente combustible. Esta actividad podría favorecer a las leñosas que por tamaño todavía no hubieran podido escapar al fuego.

Queda claro, entonces, que las hormigas cortadoras de hojas podrían tener un importante efecto en la formación y dinámica de las "islas" boscosas en las Sabanas-Parque, principalmente por:

1- Corte de elementos herbáceos (consumo o limpieza), con dos principales consecuencias: a- Disminución de la competencia herbáceas-leñosas, factor considerado clave en la estructura de la vegetación de sabana; y b- Reducción de la biomasa combustible protegiendo a las plántulas leñosas del fuego.

2- Modificación del suelo con un balance positivo de agua y nutrientes.

Pese a la importancia del efecto de las hormigas cortadoras, dado tanto por su impacto directo en la vegetación como por su

capacidad de alterar las condiciones de agua y nutrientes en el suelo, este problema ha sido muy poco estudiado en las sabanas Venezolanas.

El problema del origen, composición y dinámica de las matas en las Sabanas-Parque será enfocado dentro de la necesidad de encontrar mecanismos que expliquen la dinamicidad de los elementos leñosos y herbáceos en tiempo ecológico. Proponemos que los nidos de hormigas cortadoras están actuando como "perturbaciones nucleadoras" modificando la disponibilidad de nutrientes y de agua, excluyendo al fuego y favoreciendo la instalación de leñosas. De esta manera, especies arbóreas de bosques cercanos pueden invadir la sabana instalándose alrededor del hormiguero, y las características de esta colonización serían similares a las de una sucesión facilitada por nucleación (Yarranton and Morrison 1974, Connell and Slayter 1977).

Bajo las mismas bases teóricas, Archer et al. (1988) demuestran como una sabana subtropical es invadida por especies leñosas que convierten un paisaje herbáceo en un bosque espinoso en Texas, USA. En este caso el elemento que ocasiona perturbaciones, nuclea y facilita la invasión de otras especies es *Prosopis grandulosa*, alrededor del cual se genera un "cluster" arbustivo.

Por lo tanto, la dinámica anteriormente mencionada es propuesta como uno de los mecanismos posibles que en tiempo ecológico que explicarían oscilaciones entre elementos leñosos y herbáceos en las sabanas-parque.

## Objetivos, hipótesis y predicciones

-----  
"..pero hasta el final no podrás saber qué predicados debes introducir y qué otros debes descartar. Así es cómo estoy procediendo en el presente caso. Alíneo un montón de elementos inconexos, e imagino hipótesis. Pero debo imaginar muchas, y gran parte de ellas son tan absurdas que me daría vergüenza decirte las.."

Umberto Eco  
"El Nombre de la Rosa"

-----

El objetivo general del presente trabajo es intentar explicar el origen, la composición y la dinámica de las matas en la sabana-parque; **con especial énfasis en el rol de las hormigas cortadoras en cuanto a su ecología y relación con dichos mecanismos.**

Los objetivos particulares se pueden dividir en dos tipos:

1- Describir: a- La ecología de las hormigas cortadoras de hojas en cuanto a sus actividades forrajeras, b- La ubicación de los hormigueros en relación con las matas, y c- La composición florística de las islas boscosas.

2- Documentar preliminarmente la relación entre los nidos de hormigas cortadoras y la existencia de "islas boscosas" en la sabana-parque de Barinas.

En base a los objetivos propuestos, se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

1- **Las matas son formadas principalmente por especies leñosas de bosques vecinos , que invaden la sabana en formando "islas" boscosas.**

Si la hipótesis es correcta, se deberán verificar las siguientes predicciones:

Las Matas como islas:

1a- Las matas más lejanas al origen (bosques) deberán poseer menor riqueza florística que matas de igual área más cercanas al origen.

1b- Matas de mayor área deberán poseer mayor riqueza que matas de menor área.

1c- La riqueza de una determinada área del bosque en galería será mayor que la riqueza de matas de igual área.

Las matas como forma de invasión:

1d- Deberá existir una fuerte similitud florística entre las especies de las matas y las del bosque en galería.

1e- Las condiciones microclimáticas dentro de la mata deberán ser diferentes a las de afuera de la mata, y similares a las del bosque en galería.

1f- Los diferentes tamaños de matas presentarán un gradiente de condiciones microclimáticas.

1g- No se esperará encontrar especies del bosque creciendo como individuos aislados.

1h- Existirá una asociación positiva entre el % de especies del bosque en galería y la dimensión de la mata.

2- Los nidos de hormigas cortadoras crean perturbaciones que favorecen la formación de matas.



Si la hipótesis es correcta, se deberán verificar las siguientes predicciones:

2a- Las matas estarán asociadas a hormigueros.

2b- Existirá una correlación positiva entre el diámetro del hormiguero y el diámetro de la mata.

2c- En los hormigueros deberá existir un balance positivo de agua y nutrientes, comparado con áreas adyacentes sin hormiguero.

2d- A diferentes tamaño de matas con un gradiente de condiciones microclimáticas, les corresponderá una cronología predecible de especies leñosas.

Respecto a las condiciones favorables que generan las hormigas mediante la "limpieza" de la zona del nido disminuyendo el avance del fuego, en la época de quema se debería esperar una menor intensidad de fuego en el interior de la mata comparado con matas pequeñas o árboles aislados.

Otro tema de interés en el estudio es determinar el patrón de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas, para determinar sus preferencias tróficas en relación a las diferentes épocas del año.

Un resumen de los objetivos planteados se observan en la Figura 1

## Area de estudio

El área de estudio es una típica sabana estacional piemontana al Oeste de los Llanos Venezolanos (Fig. 2a) dentro del estado de Barinas, a 10 km de la ciudad de Barinas (08° 28' N, 70° 12' W) (Fig. 2b). Las características generales del lugar han sido muy bien descritas en una serie de artículos (Monasterio et al. 1971, Sarmiento et al. 1971, Silva et al. 1971). La zona de muestreo se ubicó en las cercanías de un río que está seco gran parte del año, rodeado por un pequeño bosque en galería. Este sector se encuentra en una zona con poco disturbio humano, dentro del Hato "Palma Sola" (Fig. 2c). La temperatura media anual del área es de 27° C, con escasa fluctuación; mientras que la precipitación promedio es de 1.500 mm anuales, marcadamente estacional. La época seca dura aproximadamente 5 meses, desde diciembre hasta abril, en la cual las lluvias son escasas o nulas, y el período húmedo abarca desde abril hasta noviembre (Fig. 3). Generalmente, esta sabana se quema una vez por año, entre febrero y abril. La fisonomía de este paisaje se encuadra dentro de la denominada "sabana parque" (Sarmiento 1983), con un estrato herbáceo discontinuo debido a la presencia de árboles solitarios y agrupaciones de leñosas. Las principales especies arbóreas siempreverdes son *Bowdichia virgilioides*, *Palicourea rigida* y *Byrsonima crassifolia*, mientras que entre las principales caducifolias se encuentran *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia*. Las especies dominantes de pastos son *Elyonurus adustus*, *Trachypogon plumosus*, *Andropogon semiberbis*, *Axonopus canescens*, *Sporobolus cubensis* y *Leptocoryphium lanatum*. Métodos

De la zona elegida se consideró un área rectangular de aproximadamente 150.000 m<sup>2</sup> (Fig. 2c), en donde se centralizó la mayor parte de los muestreos. Desde noviembre de 1990 hasta abril de 1991 se realizaron 7 transectas-corredores de 15 m de ancho por 200 m de largo, perpendiculares al bosque en galería, en las cuales se contabilizó los siguientes elementos interceptados:

a- Cantidad de árboles solitarios, ya fuesen de sabana (siempreverdes), o de bosque (caducifolios). A cada individuo se lo identificó por especie, se le midió diámetro a la altura del pecho (DAP), cobertura (por proyección del mayor diámetro de copa) y altura.

b- Cantidad de hormigueros solitarios. A cada uno se le midió el diámetro y el número de entradas como indicador indirecto de su grado de desarrollo (Fowler et al., 1986). También se coleccionaron hormigas (obreras y soldados) para su posterior determinación.

c- Cantidad total de matas. Se consideró "mata" a una agrupación de 3 o más árboles de cualquier tipo en donde exista superposición de sus copas o de su proyección. A cada una se le midió

c1- Área, considerando a las matas figuras circulares ( $A = \pi \cdot r^2$ ). Para dicho cálculo se utilizó el radio promedio de 8 mediciones de acuerdo a los puntos cardinales, medidos desde el centro de la mata. Se calculó el coeficiente de circularidad (Archer et al. 1988) con el objetivo de observar posibles desviaciones.

c2- Cantidad total de especies leñosas (de bosque y sabana). A cada individuo se lo identificó por especie, se le midió su DAP, altura, cobertura, y se estableció su ubicación relativa dentro de la mata (borde, intermedia, centro).

c3- Existencia o no de hormiguero activo. De existir, se le midió su diámetro, cantidad de entradas, y se coleccionó hormigas para su posterior determinación.

c4- Distancia al bosque de galería (en metros).

Con toda esta información se procedió a separar las matas en clases de tamaño, y analizarlas mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA), con el objetivo observar grupos homogéneos y discriminar las variables caracterizantes más importantes.

Por otra parte, en el bosque en galería se instalaron 25 parcelas circulares (5 en cada clase de tamaño) de 2, 3, 5, 7, y 10 metros de radio. En cada una de las parcelas se contabilizó la cantidad de especies arbóreas diferentes, considerando el valor medio de las 5 réplicas con el objetivo de tener una medida de la riqueza en cuanto a composición florística.

También se realizaron 11 transectas cada 100 m perpendiculares al bosque en galería, en donde se midió la distancia desde el camino hasta el bosque, y la proporción de islas boscosas que eran atravesadas (metros correspondientes a matas en relación a los totales de cada transecta).

Estos datos me permitieron obtener una gran información en cuanto a la descripción de la zona de trabajo, y discutir: a) la relación entre riqueza, área y distancia entre el bosque en galería y las matas (biogeografía de islas), b) la comparación de la estructura de clases de tamaño entre árboles aislados y en matas (de sabana y de bosque), c) la relación entre los datos de la composición específica de los diferentes tamaños de matas, para obtener así de forma indirecta el patrón de colonización de las especies arbóreas, y d) la comparación en cuanto las características de los hormigueros solitarios y en matas.

Paralelamente se realizaron muestreos estacionales, al final de la época húmeda (noviembre 1990) y final de la época seca (marzo-abril 1991), para tres tipos de mediciones:

a- Actividad forrajera de las hormigas cortadoras.

Seguimiento del ciclo diario de la actividad forrajera en noviembre de 1990 y marzo 1991. En 8 nidos diferentes (todos en matas) y durante 3 minutos por medición, se contabilizó el número de hormigas cargadas entrando al nido en las siguientes horas: 02, 06, 08, 10, 12 am y 03, 06 y 10 pm. También se procedió a sustraer, mediante una pinza de punta fina y procurando producir mínima alteración, todo el material que era ingresado al hormiguero en dicho lapso (ver Cherret 1968, Rockwood 1977 para detalles metodológicos). La carga de las hormigas fué secada en el laboratorio durante 48 horas, pesada con un error menor al 0,1 mg, y separada en pastos y leñosas. Cada nido diferente fué considerado una réplica, obteniéndose un patrón promedio ( $n=8$ ) para cada banda horaria, logrando así un

indicador de la actividad diaria de forrajeo para la especie en estudio.

b- Muestras de suelo para mediciones de contenido de humedad relativa y nutrientes.

En noviembre de 1990 se tomaron 10 muestras de suelos a 0-20 y 10 a 20-40 cm de profundidad en matas, sabana adyacente y bosque en galería; mientras que solamente muestras entre 0-20 cm para montículos de nidos en matas y montículos de nidos solitarios. En marzo de 1991, cuando el conocimiento de la zona era mayor, se tomaron 10 muestras de suelo entre 0-20cm y 10 entre 20-40 cm de profundidad en matas con hormigueros, matas sin hormigueros, suelo de sabana adyacente, hormigueros solitarios y bosque en galería.

En todos los casos, las muestras fueron introducidas inmediatamente después de sacadas en bolsas impermeables, pesadas en el laboratorio, secadas hasta peso seco constante (72 hs), y pesadas nuevamente para obtener el porcentaje de humedad relativo. Luego se procedió a molerlas para la posterior determinación de pH, capacidad de intercambio catiónico (CIC), contenido de materia orgánica (MO), y nutrientes. Dichas determinaciones se realizaron en el laboratorio de Química Agrícola, sección suelos del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Universidad de Los Andes. El procedimiento detallado de los análisis se encuentra en Jackson (1964) y Gilabert et al. (1990).

Se utilizó un análisis de Componentes principales (PCA) para evidenciar grupos de suelos con características semejantes,

y ANOVA para verificar las diferencias, en cada serie, respecto de las variables analizadas.

c- Mediciones de temperatura y humedad relativa en diferentes tamaños de mata, sabana y bosque en galería.

En los meses de noviembre de 1990 y abril de 1991 se realizó un ciclo diario de medición de temperatura mediante termopares en una mata pequeña (25m<sup>2</sup>), mediana (100m<sup>2</sup>), grande (200 m<sup>2</sup>), sabana abierta y bosque en galería a diferentes distancias del suelo (-5, 0, 15 y 150 cm), y de humedad relativa a 150 cm mediante psicrómetro. Las mediciones fueron tomadas en los siguientes horarios: 02, 06, 07, 08, 09, 10, 11 y 12 am, 01, 03, 05, 06 y 07 pm.

Los datos se analizaron mediante una prueba ordenada de Page (Page 1963), con el objetivo de confirmar la existencia de variaciones escalonadas en las condiciones microclimáticas de los diferentes lugares elegidos.

Estos resultados me permitieron observar la existencia de un gradiente de condiciones microclimáticas debido a diferentes tamaños de matas, y relacionarlo con 1) alguna secuencia predecible de colonización de especies leñosas, y 2) la existencia de microhabitats favorables para la actividad de las hormigas.

Un resumen de las variables analizadas se observa en la Fig. 4.

## Resultados

### A- Descripción del Área:

#### a1-Composición florística.

Un total de 32 especies diferentes de leñosas fueron encontradas en los censos efectuados en el bosque en galería y en los 21.000 m<sup>2</sup> de las transectas-corredores, de las cuales las principales especies y su ubicación en el área de estudio se observan en la Tabla 1. Los árboles encontrados solitarios fueron exclusivamente de sabana, con una dominancia en cuanto a número de individuos de *Byrsonima crassifolia* (31%), *Bowdichia virgiloides* (34%) y *Palicourea rigida* (30%) (Tabla 2). Estas especies presentan una estructura de tamaños con mayor cantidad de individuos de menor altura y menor cantidad de individuos de mayor porte (Fig. 5), salvo el caso de *Palicourea rigida*, posiblemente debido a sus características fisonómicas. El mismo patrón (mayor cantidad de ind. de DAPs menores, menor de DAPs mayores) se observa en la distribución de individuos en las clases de DAPs para los > 150 cm (Fig. 6).

En las 7 transectas-corredores fueron contabilizadas 30 matas de diferentes áreas (Fig. 7), de las cuales 28 fueron censadas cuantitativamente. Su composición florística presenta un patrón mixto, con una menor proporción de especies siempreverdes de sabana (43.6%) y una mayor de spp deciduas de bosque (56.4%)  $\chi^2=14$   $P<.01$ , (Tabla 3). Las especies más representadas de sabana son *Byrsonima crassifolia*, *Palicourea rigida* y *Bowdichia virgiloides*; mientras que de las caducifolias se destacan *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia* (Tabla 3).



Debido a la característica insular de las matas, la relación entre el número de especies y el área fué calculada mediante la fórmula:

$$S = C.A^z$$

donde S= número de spp.

A= área considerada (en m<sup>2</sup>).

C= constante

z= pendiente de la recta ( $\log S = \log C + z \cdot \log A$ )

El número de especies aumenta con el área, tanto en el bosque en galería ( $r=0.98$   $P<.01$ ) como en la mata ( $r=0.84$   $P<.01$ ), y la riqueza es mayor en el bosque comparándola con áreas semejante de mata (Fig. 8). Pese a que no existe una relación entre el área de la mata y la distancia al bosque en galería (Fig. 9), la proporción de terreno ocupado por matas aumenta a medida que se acerca al bosque ( $r=0.80$ ,  $n=11$   $P<.01$ ) (Fig. 10).

a2- Ubicación de los nidos de hormigas y su actividad forrajera.

Un total de 24 nidos de la hormiga cortadora *Atta laevigata* fueron encontrados en 21.000 m<sup>2</sup>, 9 solitarios y 15 en matas. Los nidos solitarios fueron de menor dimensión que los encontrados en matas, tanto en diámetro como en número de entradas (Tabla 4), sugiriendo una menor edad de las colonias. Respecto de los hormigueros en matas, éstos se encontraron principalmente asociados a matas grandes ( $D_{max}=8$ ,  $n_1=n_2=15$ ,  $P<.05$  prueba de Kolmogorov-Smirnov) (Fig. 11), y mostraron un incremento de su dimensión acompañando un aumento del área de las matas ( $r=0.82$ ,  $n=15$   $P<.01$ ) (Fig. 12).

Los muestreos estacionales revelaron un patrón de forrajeo tanto diurno como nocturno, con gran varianza intrapoblacional en cuanto al nivel de actividad (Figs. 13 y 15). La composición de la dieta varía de acuerdo a la estación del año. Al final de la época húmeda se colecta mayoritariamente leñosas (87% de la dieta total), tanto verdes como secas (Fig. 14), mientras que al final de la época seca dicho porcentaje disminuye un 20% (67% de la dieta total), incrementándose la importancia del consumo de herbáceas (Fig. 16).

### a3- Variables climáticas y edafológicas.

Los ciclos diarios de temperatura muestran tendencias similares tanto al final de la época lluviosa (Figs. 17a, b, c y d) como al final de la época seca (Figs. 19a, b, c y d). Tanto las variaciones intradiarias como las amplitudes son mayores para las mediciones efectuadas en sabana y mata pequeña, disminuyendo en mata grande y bosque (Figs 18a, b, c y d y 20a, b, c y d). Existe un aumento gradual en la temperatura promedio que sigue el siguiente orden: bosque, mata grande, mata media, mata pequeña y sabana abierta, tanto para finales de noviembre (Fig. 21) (-5cm:  $L=754$   $P<.001$ , 0cm:  $L=719$   $P<.001$ , 15cm:  $L=680$   $P<.003$ , 150cm:  $L=654$   $P<.009$  Prueba ordenada de Page), como para finales de marzo (Fig. 22) (-5cm:  $L=767$   $P<.001$ , 0cm:  $L=750.5$   $P<.001$ , 15cm:  $L=745.5$   $P<.001$ , 150cm:  $L=714$   $P<.05$ , prueba ordenada de Page).

La humedad relativa, medida a 150 cm de altura, no mostró diferencias significativas en los diferentes lugares medidos (Fig. 23).

Por otra parte, los suelos presentan diferentes niveles de humedad de acuerdo a su procedencia (mata, hormiguero, sabana abierta y bosque). Al final de la época húmeda, un análisis de varianza (ANOVA) muestra que la humedad relativa es mayor en los suelos de bosque y menor en los de sabana abierta, estando los suelos de matas en una condición intermedia de humedad (Fig. 24). Al final de la época seca se observa la misma tendencia (Fig. 25), separándose el efecto mata del efecto hormiguero al evaluarse matas con y sin nido de hormigas. Los grupos homogéneos muestran en estos casos similares condiciones de humedad en suelos de bosque y matas con hormiguero, diferenciándolos de los suelos de sabana abierta, hormigueros solitarios y matas sin hormigueros, con menores niveles de humedad.

Un análisis detallado de las principales características de cada tipo de suelo revelan diferencias en cuanto a su calidad nutritiva, de acuerdo a su procedencia. Al final de la época lluviosa, tanto para las muestras de 0-20cm (Tabla 5) como para las de 20-40cm de profundidad (Tabla 6), se observan diferencias significativas en el contenido de N, P, K, Ca, Al, CIC, CO, C/N y pH. En términos generales, los suelos de bosque y de matas poseen mayor concentración de N, P y K que los controles (sabana abierta adyacente). Al final de la época seca, los resultados muestran tendencias semejantes. Las muestras entre 0-20 cm de profundidad revelan una mayor concentración de N, P, K, Mg y Al en los suelos de bosque, y de N, Mg, Ca, CO y C/N en las matas con hormiguero respecto a los suelos adyacentes y matas sin hormiguero (Tabla 7). Las muestras entre 20-40 cm muestran una tendencia similar, con una mayor concentración de N, P, K, Mg,

Al, CO y C/N en los suelos de bosque y de N, Mg, Ca, Na y CO en suelos de matas con hormiguero (Tabla 8). Estas diferencias en la calidad nutritiva de los suelos en relación a su procedencia se analizó mediante un análisis de componentes principales (PCA), en donde las muestras de origen semejante se encontraron asociadas entre sí (Figs. 26 y 27). También se evidencia un gradiente de calidad de suelo en el eje 1 (Tabla 9a y b), en donde se agrupa en el extremo más pobre las muestras control de sabana abierta, y en el extremo más rico las muestras de bosque y matas con hormiguero.

#### **B- Dinámica del desarrollo de matas**

b1- Estructura de la vegetación en las clases de tamaño: análisis por especie vegetal.

Las 30 matas censadas abarcaron un amplio espectro de áreas diferentes, por lo cual se realizó un agrupamiento por tamaños para su posterior análisis. Pese a que el contorno de las matas grandes poseen una leve tendencia a la deformación, las matas se caracterizaron por poseer coeficientes de circularidad cercanos a la unidad, lo que permitió justificar la utilización de la fórmula  $\pi \times r^2$  para el cálculo del área (Tabla 10). Se diferenciaron 6 clases de tamaño determinadas subjetivamente, con 5 matas cada clase, cuyas áreas promedio y composición florística se observan en la tabla 10.

Se consideró la escala espacial como una evidencia de la escala temporal, y los diferentes tamaños de matas como representantes de sus distintos estadios sucesionales en el

tiempo.

Un análisis de componentes principales (PCA) utilizando matriz de cobertura, muestra cómo las matas se agrupan relativamente según su área, existiendo superposición entre las clases I y II; II IV; y V y VI (Fig. 28 y Tabla 11). Las matas de cada clase de tamaño no forman de una manera clara un grupo homogéneo en cuanto a composición florística, o dicho de otra manera, el área de la mata no es un excelente indicador indirecto en sí mismo de las especies que la componen. Pese a esto, existe una tendencia a que matas del mismo área se agrupen de acuerdo a su composición específica de leñosas. La parcial heterogeneidad específica dentro de cada clase de tamaño de mata disminuye notablemente cuando el análisis se realiza para cada clase de tamaño (N=6) (Fig. 29). Al tomar los valores promedios de cobertura para cada especie en cada clase de tamaño de mata, las diferencias en cuanto a las especies que la componen dentro de cada clase de tamaño disminuyen, y las grandes tendencias de composición florística en relación con el área quedan mejor definidas. Las clases I y II se diferencian notoriamente del resto debido a su composición exclusiva de siempreverdes, y las clases III y IV de las V y VI (Fig. 29). El eje 1 absorbe el mayor % de varianza (70.7%), sugiriendo un gradiente temporal en el cual las matas al aumentar su tamaño van incrementando su riqueza florística, su proporción de especies de bosque y la dimensión de los hormigueros asociados (Tabla 12a y b).

La frecuencia de ocurrencia de las principales especies de bosque y sabana se observa en la Tabla 10 y en las Figs. 30, 31, 32, 33 y 34. Los porcentajes allí presentados fueron calculados

considerando al 100% como presencia en las 5 matas que componen cada clase de tamaño. *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgiloides* y *Palicourea rigida* aparecen con altos porcentajes en todas las clases de tamaño de matas, mientras que las especies caducifolias *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia* aparecen recién en la clase III y alcanzan altos porcentajes en las clases superiores (Fig 30 y 31). Otras especies se encuentran con diferente importancia en las distintas clases de tamaño de matas (Fig. 32, 33 y 34). El análisis por clases de altura para las principales especies siempreverdes y caducifolias se observa en las Figuras 35, 36, 37, 38, 39 y 40, y un análisis detallado para las especies caducifolias en las Figs. 41, 42, 43 y 44. *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia* son las especies de bosque con mayor influencia en la estructura florística de las matas de mayor tamaño (Fig. 41 y 42).

Por otro lado, se analizó la "Presencia relativa" considerando, para cada clase de tamaño de mata, al 100% como la totalidad de las especies presentes. Este porcentaje nos muestra la importancia cualitativa de una especie en relación a las existentes. Las especies de sabana *Byrsonima c.*, *Bowdichia v.* y *Palicourea r.* poseen una presencia única en las dos primeras clases de tamaño de mata, disminuyendo hacia las clases mayores, en donde a partir de la clase IV comienzan a dominar las especies de bosque *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia* en todas las clases de tamaño de plantas (Figs. 45, 46 47 y 48). En particular, la presencia relativa de las especies de sabana disminuye con el área promedio de la mata, mientras que la de las

especies de bosque aumenta (Tabla 13).

b2-Estructura de la vegetación en las clases de tamaño: comparación entre especies de sabana y de bosque.

Para un análisis del balance de las principales especies leñosas en las diferentes clases de tamaño de matas, fueron consideradas *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgiloides*, *Palicourea rigida* y *Curatella americana* como especies de sabana; y a *Genipa caruto*, *Tapirira velutinifolia*, *Godmania macrocarpa* y *Cochlospermum vitifolium* como especies de bosque.

La estructura de tamaños de la población de especies de bosque difiere significativamente de la de sabana en cuanto a número de individuos con alturas  $> 150$  cm (Fig. 49, Tabla 14a), 150-50 cm (Fig. 50, Tabla 14b) y  $< 50$  cm (Fig. 51, Tabla 14c). En términos generales, las especies de sabana son más numerosas que lo esperado por el azar en las primeras clases de tamaño de matas, disminuyendo su proporción a medida que las especies de bosque poseen un mayor número en las clases de mayor área (Fig. 52). Los individuos de bosque  $> 150$  cm de altura se encuentran proporcionalmente más representados en la clase VI (Tabla 14 a), mientras que las restantes alturas en las clases IV y V (Tabla 14b y c). La proporción de individuos entre 150-50 cm de altura de *Genipa caruto* y *Tapirira velutinifolia* es mayor en la clase V, y los  $> 150$  cm en la clase VI, lo que sugiere un crecimiento exitoso en relación al aumento areal de la mata (Tabla 15).

Este incremento de las especies de bosque en las matas de mayor área se manifiesta también en su densidad (ind/m<sup>2</sup>) (Figs. 53, 54 y 55). Los individuos de bosque de menores alturas

reclutan principalmente en las matas de clases IV y V, superando significativamente la densidad promedio de las especies de sabana (Fig. 54 y 55).

La estructura poblacional para las especies de sabana difiere cuando los individuos se ubican en las matas o en sabana abierta (Figs. 56, 57 y 58). En general, la proporción de individuos de más altura es mayor en las matas, mientras que en la sabana se encuentra la situación inversa (Tabla 16). Pese a encontrarse mayor proporción de individuos adultos en las matas, los DAPs promedio de dichas especies no difieren significativamente comparándolos con los individuos en la sabana abierta (Tabla 17).

De las 28 matas censadas cuantitativamente, 13 no poseen árbol central mientras 15 sí lo poseen (12 de sabana y 3 de bosque). Por otra parte, de las 28 matas, en 20 el árbol de mayor DAP es de sabana, y en 8 de bosque. De estas últimas 8 matas, es importante destacar que todas pertenecen a las clases de tamaño V y VI (Tabla 16). En las matas de mayor área, la proporción de árboles de bosque es mayor en el centro y lugares intermedios, mientras que la proporción de árboles de sabana es mayor en el borde ( $\chi^2 = 35.7$   $P < .01$ , Fig. 59).

Respecto a la presencia de hormigueros, estos aparecen con baja frecuencia de ocurrencia en las matas pequeñas, incrementando su presencia a partir de la clase IV, cuando las especies de bosque ya forman parte de su composición florística (Fig. 60). De esta manera, los nidos de hormigas aparecen asociados fuertemente a las matas que poseen árboles de bosque ( $\chi^2 = 5.54$   $P < .02$ , Fig. 61).



## Discusión

### 1- Las matas como propágulos de bosques cercanos.

Los resultados de este trabajo reflejan claramente una similitud florística entre la composición de las matas y el bosque en galería adyacente en cuanto a especies deciduas (Tabla 1). La totalidad de las especies caducifolias encontradas en matas se encuentran también en el bosque en galería -indicándolo como probable centro dispersor-, y la mayoría son caracterizadas como "pioneras colonizadoras" de sabanas (San José y Fariñas 1983, Sarmiento y Monasterio 1983). La observación de que los bosques cercanos son una fuente de especies leñosas que colonizan las sabanas vecinas ha sido verificada en Africa (Clayton 1958, Menaut 1977, Markham & Babbidge 1979, Brookman-Amissah 1980), Australia (Walker & Gillison 1982), Norteamérica (Archer 1989, 1990, Archer et al. 1988, Brown & Archer 1989), y Sudamérica (Sarmiento y Monasterio 1975, 1983, San José y Fariñas 1983, 1990; Adámoli et al. 1990, San José et al. 1991). Los patrones de especiación sugieren un persistente contacto entre el bosque tropical y la sabana, con un importante intercambio florístico (Sarmiento 1983). La colonización por parte del bosque puede proceder primero a lo largo de los valles con ríos (Sarmiento y Monasterio 1975, San José y Fariñas 1990), y como resultado de este proceso la composición florística de las matas es similar a la de los bosques vecinos (Monasterio et al. 1971, Sarmiento y Monasterio 1983).

Acorde con dichas observaciones, en este estudio las matas presentaron una situación microclimática (Fig 21 y 22), de

humedad edáfica (Fig 24 y 25) y contenido de nutrientes del suelo (Tabla 5, 6, 7 y 8) intermedia entre el bosque y la sabana abierta.

La alta correlación entre el número de especies leñosas y el área de la mata ( $r=0.84$   $P<.01$ , Fig. 8), su arquitectura, y los valores de riqueza superiores en áreas iguales de bosque sugiere que las matas presentan un comportamiento ecológico de tipo insular. La relación especies-área ha sido aplicada a varios tipos de situación no-oceánica, en particular a parches de vegetación en bosques (por ej. Levenson 1981) y a agrupaciones arbustivas en sabanas (Archer et al 1988). La mayoría de dichos estudios detectan relaciones positivas, aunque existen excepciones (Dunn & Loehle 1988). En este trabajo, los resultados obtenidos de los parámetros C (3.09) y z (0.29) son semejantes a los encontrados en otros estudios (Gould 1979, Archer et al. 1988). Pese a esto, los valores de las pendientes entre 0.20-0.40 pueden ser considerados como una consecuencia de los cálculos de regresión, y con escasa significación biológica (Connor & McCoy 1979).

Existen dos líneas de evidencia que sugieren que el patrón de colonización es más complicado que una simple serie de "propágulos" desde el bosque en galería: por una lado, los valores de z en el bosque (0.40) son superiores a su similar en las matas (0.29), lo opuesto a lo predicho por la teoría de biogeografía de islas en la relación "continente"/ "archipiélago" (MacArthur & Wilson 1967); y por otro la ausencia de relación tamaño de mata/distancia al bosque (Fig. 9). La parcial diferencia en cuanto a composición específica de matas de la misma área (Fig. 28) puede explicarse debido a que matas grandes

pueden ser, a su vez, receptoras y emisoras de propágulos de especies deciduas. Matas pequeñas pueden estar influenciadas por la cercanía de matas grandes, y poseer mayor probabilidad de ser colonizadas que una mata del mismo tamaño más aislada. Estas "islas boscosas" proveen un corredor por donde las especies de bosque pueden migrar (San José y Fariñas 1990). Una evidencia de esto es que las matas que se alejan de su grupo de tamaño en el análisis de componentes principales (Fig. 28) se caracterizan por ser vecinas de matas mayores. Cuando el análisis se efectúa por grupos de tamaño -anulando así el efecto de la variabilidad florística dentro de cada mata- la heterogeneidad disminuye y los grupos quedan claramente separados en el primer eje, que absorbe el doble de varianza que en el caso anterior (Fig. 29 y Tabla 12).

Igualmente, la cercanía del bosque en galería influye en el grado de boscosidad de la sabana (Fig. 10). Esto puede deberse al efecto de centro dispersor, y por poseer un nivel freático más accesible para los árboles que se instalan en su cercanía (Sarmiento y Monasterio 1975, 1983).

## 2- Las matas como secuencias fotográficas de los patrones de invasión.

"-Qué quería -murmuró-, el tiempo pasa...

-Así es -dijo Ursula-, pero no tanto.

Y una vez más se estremeció con la comprensión de que el tiempo no pasaba, como ella lo acababa de admitir, sino que daba vueltas en redondo, sufría tropezones y accidentes, podía astillarse y dejar una fracción eternizada..."

G. García Márquez  
"Cien Años de Soledad"



Una asincronía en la creación de parches provoca un conjunto de áreas vecinas de diferentes edades, representadas en distintos tamaños (Souza 1984). Por otra parte, algunas especies pueden colonizar o crecer solo en un particular estadio de la sucesión (Pickett 1976). En nuestro caso, la secuencia de aparición de leñosas en los distintos tamaños de matas reflejan la secuencia de dispersión y/o la capacidad de desarrollo de cada especie. Las variaciones microclimáticas y edáficas que presumiblemente acompañan al desarrollo de un parche favorecen el reclutamiento diferencial (Archer et al. 1988). A medida que el tamaño de las matas aumenta, disminuye el porcentaje de especies de sabana y se incrementa la riqueza florística, los DAPs de árboles de bosque, la proporción de especies caducifolias y la dimensión de los hormigueros asociados (Tablas 11 y 12, Figs. 28 y 29)

Los patrones generales de colonización reflejan comportamientos distintos para las especies según sean de sabana o de bosque (Tabla 10 y 11). *Byrsonima crassifolia*, *Palicourea rigida* y *Bowdichia virgiloides* aparecen con altos porcentajes en todas las clases de tamaño de matas (Figs. 30 y 31), mientras que *Genipa caruto*, *Tapirira velutinifolia*, *Godmania macrocarpa* y *Cochlospermum vitilifolium* aumentan su frecuencia acompañando el crecimiento de las mismas (Figs. 30 y 31). Estos patrones sugieren para las especies de bosque una dependencia del área para que su reclutamiento sea exitoso (Figs. 35, 37 y 39). El incremento de área en realidad trae aparejado mayores variaciones topográfica y de microhábitat, que juegan un papel determinante en el aumento del número de especies (Dunn & Loehle 1988). En

particular, **Genipa caruto** y **Tapirira velutinifolia** poseen una colonización que comienza en las matas de 26-50 m<sup>2</sup> (Clase III), alcanzando su máximo punto en las matas de 51-70 m<sup>2</sup> (Clase IV), para luego estabilizarse con una alta frecuencia (Figs. 41 y 42). Una vez que estas especies logran instalarse en la mata poseen, aparentemente, un reclutamiento independiente en relación al área, dependiendo únicamente de las condiciones iniciales (Tabla 15). Los valores de presencia relativa reafirman estas tendencias para todas las clases de altura (Fig. 45, 46, 47 y 48).

Estos resultados permiten inferir cinco patrones principales de colonización:

a- Permanentes y/o fundadoras: especies con alta frecuencia de ocurrencia en todas las clases de tamaño de matas, posiblemente núcleo del agrupamiento del resto de las leñosas (**Byrsonima crassifolia**, **Bowdichia virgiloides**, **Palicourea rigida**, **Casearia sp.** y **Pavonia sessiflora**)

b- Invasoras tempranas: especies que colonizan en matas de áreas pequeñas (en clase III con valores >60%), con un reclutamiento que le permite poseer alta presencia en los tamaños subsiguientes (**Tapirira velutinifolia**, **Genipa caruto** y **Randia aculeata**). Esto podría deberse a un eficiente sistema de dispersión o a menores requerimientos para su instalación.

c- Invasoras tardías: especies que colonizan matas con mayor tamaño y aparecen en baja frecuencia (**Godmania macrocarpa**, **Cochlospermum vitifolium** y **Davilla nitida**). Esto podría deberse a que su reclutamiento depende de condiciones asociadas a áreas

mayores para su instalación exitosa (área mínima, microhabitat, etc), o a un sistema de dispersión menos eficiente.

d- Permanentes indiferentes: especies con una presencia baja y estable independientemente del tamaño de la mata. Su colonización dependería más de otros factores que de la disponibilidad de un espacio mínimo (*Xylopia aromatica*, *Miconia albicans* y *Curatella americana*).

e-Aleatorias: especies cuyo colonización no sigue ningún patrón en relación a los tamaños de matas (*Solanum vicolor* y *Myrtaceae* sp.).

3- Las matas como producto de la relación entre especies de bosque y sabana.

Los resultados anteriores muestran patrones claros en relación a la frecuencia de las especies de bosque y sabana en los diferentes tamaños de matas. Las especies siempreverdes disminuyen su presencia con el aumento del área de la mata, mientras que la proporción de caducifolias aumenta (Fig. 52). La estructura poblacional de las especies de bosque difiere de las de sabana para todas las clases de altura; las matas pequeñas presentan más individuos de sabana, y las matas grandes mayor cantidad de individuos de bosque (Figs. 49, 50 y 51). En particular, existe un reclutamiento diferencial de los individuos más jóvenes de las especies deciduas en matas grandes (clase V) (Tabla 14). Estas diferentes representaciones quedan más claras

cuando se analizan las densidades. Los individuos más jóvenes de las especies de bosque poseen mayor cantidad de individuos/m<sup>2</sup> que los de sabana en matas de mayor área -revelando un activo reclutamiento-, mientras que los individuos mayores de 150 cm muestran un aumento de densidad pero sin superar significativamente a los siempreverdes (Fig. 53, 54 y 55)

En términos generales, los árboles de sabana poseen una mayor proporción de individuos adultos en las matas que en el habitat adyacente abierto (Tabla 16), tendencia similar a la encontrada en otras sabanas Venezolanas (San José et al. 1991). Esto sugiere dos posibilidades: (a) las matas favorecen el crecimiento de los árboles, que llegan a alcanzar mayor porte, y (b) lo que se observa es una evidencia indirecta de nucleación, ya que obviamente solo árboles adultos podrían servir de "núcleos". Apoyando esta segunda hipótesis, la cantidad absoluta de árboles con DAPs > 100 cm es mayor en la mata, pero no poseen un DAP promedio significativamente mayor a los ubicados en la sabana, como se podría esperar si recibieran algún beneficio (Tabla 17).

Estos resultados ofrecen evidencia indirecta que respalda el modelo de sucesión facilitada de Connell & Slayter (1977), en el mismo sentido encontrado por Archer et al. (1988). Existen abundantes ejemplos de sucesión por nucleación en el cual especies invasoras van apareciendo bajo las copas de otros árboles (Yarranton & Morrison (1974), donde el suelo generalmente está enriquecido en Ca, Mg, K, P y materia orgánica (Markham & Babbidge 1979, Belsky et al. 1989, Blackmore et al.

1990). Por otra parte, el efecto de sombreado provoca una declinación dramática en la densidad de hierbas (Hobbs & Mooney 1986, Belsky et al. 1989), facilitando la entrada de especies leñosas que aprovechan las modificaciones edáficas y microclimáticas asociadas (Wiens 1976, Archer 1990, Brown & Archer 1990).

Este proceso se encuentra bien documentado para la vegetación de sabanas (Egler & Haridasan 1978), en donde árboles aislados alteran las condiciones del suelo y provocan micrositios enriquecidos que favorecen la invasión de leñosas (Kellman 1979). Las especies aquí mencionadas como "nucleadoras", *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiloides*, ya han sido propuestas como probables inicios de matas en otras sabanas Venezolanas (San José et al. 1991). En particular, árboles como *Byrsonima crassifolia* enriquecen gradualmente la superficie del suelo y producen una concentración de nutrientes en su área circundante (Kellman 1979). Por otra parte, los árboles siempreverdes de sabanas tropicales presentan generalmente patrones agrupados, sugiriendo que las matas derivan de agrupamientos de individuos aislados (San José y Fariñas 1983, San José et al. 1991). Apoyando esta hipótesis, en más del 70% de las matas con árboles centrales éstos son de sabana (*Byrsonima* c. o *Bowdichia* v.), y todas las matas con árboles centrales de bosque pertenecen a las clases de áreas mayores (Tabla 18).

Un alto porcentaje de centros de matas vacíos (39%) podría estar indicando que la nucleación no es el único modelo de



formación de matas. La unión de dos matas por vecindad crearía un claro en el límite entre ambas por sombreado, en cuyo centro no necesariamente debería encontrarse un árbol de gran porte. Una desviación a la circularidad en las matas mayores podría apoyar esta hipótesis (Tabla 10 y 18).

En estas "islas boscosas" la ubicación interna de las especies también sigue un patrón definido: las siempreverdes se encuentran mayoritariamente en los bordes, mientras que las caducifolias son mayoría en el intermedio y centro de la mata (Fig. 59). Esta disposición espacial es el producto principal de tres variables relacionadas: la disponibilidad de micrositios, la luz y el fuego. Las especies de sabana son generalmente intolerantes a la sombra y resistentes al fuego (Sarmiento y Monasterio 1983, Sarmiento et al. 1985, Medina y Silva 1990), mientras que las especies de bosque no poseen dichas características. La mata funciona como un refugio contra las quemas periódicas de dos formas: a) La resistencia al fuego de los árboles siempreverdes y el sombreado en los límites de la mata origina un "cinturón de protección" (Tamayo 1977, San José y Fariñas 1983); y b) el interior ofrece poco material combustible debido a la ausencia de pastos (Menaut et al. 1990). Por otra parte, y como lo demuestra éste trabajo, dentro de la mata existen micrositios enriquecidos, mayor humedad, y un microclima más homogéneo que facilita la germinación exitosa de especies deciduas (San José et al. 1991).

#### 4- Los hormigueros: ¿causa o consecuencia?

La asociación de los nidos de *Atta laevigata* con las matas es clara: los hormigueros pequeños y de menor edad se encuentran en la sabana abierta (Tabla 4), mientras que los nidos grandes se encuentran principalmente en las matas de mayor área, sugiriendo una relación directa entre su crecimiento y el aumento del área de la mata (Fig. 11 y 12).

Por otro lado, las matas con árboles caducifolios poseen una mayor proporción de nidos (Fig. 61), pese a que la frecuencia de ocurrencia de los árboles de bosque pareciera indicar una presencia generalmente previa a la instalación de los hormigueros (Fig. 60).

El panorama se podría resumir de la siguiente manera: el 60% de las matas sin nidos son exclusivamente de especies de sabana, el 69% de matas con árboles de bosque poseen nidos, y el 87% de las matas con nido poseen especies de bosque (Fig. 61).

Los resultados obtenidos sugieren que existe una relación entre la invasión de especies deciduas y la actividad de las hormigas, pero no obligatoriamente causal. Tanto la formación de matas como la existencia de hormigueros pueden ocurrir separadamente, pero al asociarse el crecimiento de ambos se vé favorecido mediante una relación sinérgica. Esto se puede apreciar analizando las ventajas que ofrece cada "compartimento" estudiado:

a- Las matas ofrecen alimento y microclima.

La dieta de *Atta laevigata* está compuesta mayoritariamente

por elementos leñosos (Figs. 14 y 16), y la temperatura interna de la mata posee menores variaciones que la externa (Figs. 18 y 20). Las ventajas de vivir dentro de una "isla de alimento" que se renueva constantemente es obvia, y por otro lado, las actividades de las hormigas cortadoras se ven favorecidas en un microclima más homogéneo. Las temperaturas extremas han sido descritas como limitantes de la actividad forrajera, ya sea temperatura ambiental (Belt 1874, Cherret 1968, Fowler y Robinson 1979) o de los caminos (Moser 1967, Lewis et al. 1974); y la ocurrencia de lluvias inhibe la búsqueda de alimento (Cherret 1968, Lewis et al. 1974). Ambas variables se ven minimizadas considerablemente dentro de la mata.

b- La actividad de las hormigas proporciona a los árboles micrositios enriquecidos en nutrientes con una mayor tasa de reciclado, un aumento en el contenido de humedad del suelo y protección contra el fuego mediante la eliminación de la biomasa herbácea, ya sea por consumo o por limpieza.

Existen abundantes evidencias de que la construcción de los nidos de hormigas modifican las propiedades físicas y químicas del suelo, diferenciándolo de los suelos adyacentes (Rogers & Lavigne 1974, Beattie & Culver 1977, 1981, 1983; Petal 1978, Buckley 1982, Culver & Beattie 1983, Levan & Stone 1983, Horvitz & Schemske 1986, Gotwald 1986, Laundré 1990). El granulado y transporte de partículas en la construcción de las galerías subterráneas aumenta la porosidad y aereación del suelo, y la incorporación de materia orgánica acelera la humificación y

mineralización (Gotwald 1986). Los cambios físicos son producto del transporte de partículas de un horizonte a otro, y tiene como consecuencia un aumento de la porosidad de los perfiles, una modificación en la composición granulométrica (Rogers & Lavigne 1974, Mandel & Sorenson 1982, Levan & Stone 1983), un mayor contenido de humedad (Rogers & Lavigne 1974, Petal 1978, Laundré 1990), y una regulación del pH y la temperatura dentro del nido (Petal 1978).

Los cambios químicos están parcialmente relacionados con las modificaciones físicas. Generalmente, son consecuencia de la acumulación de materia orgánica en el nido y de los procesos de descomposición asociados (Petal 1978). El porcentaje de materia orgánica es mayor en los nidos de hormigas respecto al suelo adyacente (Culver & Beattie 1983, Horvitz & Schemske 1986), con excepciones en algunas especies (King 1977, Beattie & Culver 1983, Levan & Stone 1983). Importantes diferencias entre la microflora y microfauna asociadas a los hormigueros se encuentran relacionados con aumentos de la tasa de descomposición en los suelos circundantes (Czerwinsky et al. 1971, Jackubczyk et al. 1972, Petal 1978). Por otra parte, la acumulación de nutrientes en áreas asociadas al nido muestran diversas tendencias según la especie estudiada y la ubicación geográfica del habitat. Los resultados son relativamente homogéneos en cuanto a la acumulación de K y P; sus concentraciones son superiores en los hormigueros comparándolos con suelos adyacentes (Salem & Hole 1968, Czerwinsky et al. 1971, Rogers & Lavigne 1974, Petal 1978, Buckley 1982, Beattie & Culver 1983, Levan & Stone 1983). En términos generales, pareciera común que los nidos

de hormigas posean concentraciones altas de P, K, Ca (Czerwinsky et al. 1969, Petal 1978, Levan & Stone 1983), Na (Salem & Hole 1968, Czerwinsky et al. 1969, Petal 1978, Mandel & Sorenson 1982) y Mg (Czerwinsky et al. 1969, Petal 1978, Mandel & Sorenson 1982, Horvitz et al. 1986).

Todas estas modificaciones en el suelo generan "micrositios" que son más favorables para la germinación y el establecimiento de las especies leñosas (Rogers & Lavigne 1974, Petal 1978, Buckley 1982, Culver & Beattie 1983, Beattie & Culver 1983). Pese a que existen excepciones (Rice & Westoby 1986), la mayoría de los estudios realizados demuestran como la existencia de estos lugares favorables aumentan la supervivencia de las semillas, plantas juveniles y cantidad de frutos o semillas por individuo (Culver & Beattie 1980, Davidson & Morton 1981a, 1981b, Hanzawa et al. 1988).

En el caso de las hormigas cortadoras de hojas, estos efectos ocurren amplificados debido a sus particulares características. Las colonias son muy numerosas -en algunos casos sobrepasan el millón de individuos- (Wilson 1983), colectan una gran variedad de material vegetal que introducen al nido para criar hongos de los cuales se alimentan (Weber 1966, Cherret 1968, Rockwood 1977), y sus hormigueros pueden abarcar diámetros mayores de 15 metros, movilizandó alrededor de 40 kilos de suelo y perturbando al 85% de los horizontes involucrados (Weber 1966, Alvarado et al. 1981). La construcción de estos grandes nidos ocasionan importantes modificaciones físico-químicas a los suelos involucrados (Bucher y Zuccardi 1967, Lugo et al. 1973, Haines

1975, 1978; Hurtado Y Zapata 1975, Alvarado et al. 1981, Bucher 1982). Estas modificaciones provocan una aceleración del ciclado de nutrientes debido a la gran incorporación de materia orgánica (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978). Los nidos poseen mayores niveles de P, K, Cu, Ca, Na y Sulfuros entre 50-200%, mientras que los flujos de elementos son 16-98 veces mayor que en áreas de bosque adyacente. Estos cambios se expresan como un incremento del 400% en la concentración de raicillas en los primeros 2 cm del suelo (Haines 1978).

Todas estas modificaciones hacen de los nidos de las hormigas cortadoras y sus adyacencias una suerte de "isla de nutrientes", que actúa como elemento "perturbador" (sensu Pickett & White 1985) creando "heterogeneidad" en un ambiente "homogeneo". En algunas sabanas Sudamericanas los árboles solo se desarrollan en los nidos de *Atta* (Bucher 1982). Cuando la actividad de las hormigas cesa y el nido es abandonado, su superficie es rápidamente invadida por especies leñosas (Bucher 1982). Un suceso similar ocurre en Paraguay, en donde nidos abandonados de *Atta* son considerados nucleadores, facilitando la invasión de leñosas a las pasturas y acelerando la dirección de la sucesión de una sabana abierta hacia un bosque seco (Jonkman 1976, 1978; Fowler y Haines 1983).

Los resultados de este trabajo coinciden con las evidencias aportadas por otros estudios, sugiriendo que los nidos de *Atta laevigata* favorecen la invasión de árboles deciduos mediante la modificación de las condiciones edáficas. Las muestras de suelo de matas con hormiguero están caracterizadas por su alto contenido de nutrientes (Tabla 9b), son similares a

las de bosque y difieren en sus características del resto, agrupándose en el PCA en un grupo relativamente homogéneo (Fig. 27). En particular, los nidos ocasionan un aumento en los niveles de N, Mg, Ca y materia orgánica (Tabla 7). Con similares consecuencias, los hormigueros de *Atta laevigata* favorecen el desarrollo de núcleos de especies vegetales que contrastan con las naturales de una sabana de Colombia (Hurtado y Zapata 1975).

Por otra parte, las hormigas cortadoras de hojas "limpian" el terreno circundante al nido, disminuyendo notablemente la biomasa herbacea dentro de la mata. Esta actividad trae dos principales consecuencias: una disminución de la competencia por el agua en el estrato superior del suelo, y una protección contra el fuego mediante la eliminación de material combustible (hierbas). La modificación de estos dos parámetros es de suma importancia, ya que ambos están considerados como factores claves para la estructura y dinámica de las sabanas (Walker 1981, Sarmiento et al. 1985, Medina y Silva 1990). La biomasa de las gramíneas es un factor que limita la instalación de leñosas (Walker et al. 1981). En ausencia de quemas periódicas, la humedad del suelo es uno de los principales factores que determina el equilibrio entre pastos y arbustos (Soriano y Sala 1983, Knoop & Walker 1985). Cualquier factor que decrezca la biomasa de pastos o su capacidad de explotar la humedad del suelo en los horizontes superiores, incrementa la posibilidad del establecimiento de leñosas (Soriano y Sala 1983). Por otra parte, el papel del fuego limitando la instalación y el crecimiento de leñosas es muy importante (San José y Fariñas 1983, 1990;

Sarmiento 1983, Medina 1986, Medina y Silva 1990, San José et al. 1991), y cualquier factor que proteja a las especies deciduas - que no son resistentes al fuego- favorecerá su establecimiento y crecimiento. Por ejemplo, en ausencia de fuego las matas incrementan su tamaño rápidamente (San José y Fariñas 1983).

Pese a que la actividad de las hormigas claramente provoca las consecuencias anteriormente mencionadas, estamos ante un problema de interacción de efectos similares. Los niveles de humedad del suelo pueden ser mayores en las matas debido también a un mayor sombreado por parte de los grandes árboles, que ocasiona una menor evaporación edáfica. Por otra parte, las leñosas funcionan como "acumuladores" de agua de lluvia, incrementando los niveles de humedad del suelo circundante. Los árboles también enriquecen gradualmente los suelos bajo sus copas (Kellman 1979, San José y Fariñas 1983, Belsky et al. 1989, Blackmore et al. 1990). Paralelamente, la sombra ocasionada por las leñosas disminuye dramáticamente la población de herbáceas (Hobbs & Mooney 1986, Belsky et al. 1989).

En el caso de humedad y contenido de nutrientes, el hecho de haber podido analizar matas con y sin hormigueros nos permite diferenciar parcialmente y separar el "efecto hormiguero" del efecto de la propia mata. En este sentido, la acumulación de algunos nutrientes y las modificaciones físicas del suelo aparecen como consecuencia exclusiva de la actividad de las hormigas. El contenido de humedad edáfico y la declinación de la biomasa combustible dentro de la mata aparecerían como consecuencia de un efecto sinérgico, producto combinado de las



características de cada isla boscosa y la actividad de *Atta laevigata*.

Retomando la pregunta que inicia este capítulo, el problema referido a determinar si los hormigueros son causa o consecuencia de las matas se asemeja peligrosamente al problema del huevo y la gallina: quién llegó primero?. Dicho de otra manera: ¿ los nidos de hormigas facilitan la entrada de especies deciduas o las especies deciduas facilitan la entrada de los hormigueros?

#### 5- Hipótesis sinérgica de formación de matas: una visión holística del problema.

Muchos de los resultados de este trabajo sugieren que el proceso de formación de matas es un fenómeno complejo, no lineal, consecuencia de la conjunción de varios factores que se potencializan mediante una relación sinérgica. Este proceso se esquematiza en las Figuras 62 y 63, y podría ocurrir de la siguiente manera:

a- Cuando tres o más árboles de sabana se encuentran lo suficientemente cercanos producen micrositios favorables para la invasión de especies, mediante el enriquecimiento del suelo y el sombreado que elimina la biomasa herbacea. Estos microambientes son aprovechados por las especies deciduas con mayores tasas de dispersión (*Tapirira velutinifolia* y *Genipa caruto*) que ven favorecida su instalación (Figs. 63a y b).

Este proceso pareciera ser común en las sabanas. La

disposición espacial de los árboles de sabana es generalmente agrupada (San José et al. 1991). Árboles solitarios enriquecen gradualmente los suelos adyacentes (Egler & Haridasam 1977, Kellman 1979, San José y Fariñas 1983, Belsky et al. 1989), producen sombreado que declina las poblaciones de pastos circundantes (Hobbs & Mooney 1986, Belsky et al. 1989), y facilitan la entrada de otras especies (Archer et al. 1988, Archer 1989).

b- Los nidos de hormigas que se encuentran cercanos a estos pequeños núcleos de matas se ven favorecidos por la cercanía de alimento y por la homogeneidad ambiental que proporcionan las islas boscosas. Los nidos que están alejados de las fuentes de alimento y se encuentran bajo condiciones climáticas adversas, mueren por competencia intraespecífica o por desecación. Como consecuencia, la cercanía de una mata condiciona un desarrollo diferencial de los nidos (Figs. 63c y d).

En términos generales, la competencia intraespecífica es muy común entre las hormigas cortadoras de hojas, y está considerada como el factor más importante de regulación poblacional (Fowler et al. 1986, Sudd & Franks 1987). La agresividad de la colonia aumenta con el número de nidos vecinos (Wilson 1971), ya que los territorios de las hormigas incluyen el área inmediata circundante (Holldobler 1976). Por otra parte, la supervivencia de los nidos incipientes es escasa: hormigueros de *Atta cephalotes* descendieron de 7.5 a 1.7 nidos/Ha en los dos primeros años, estabilizándose en 0.5 nidos a los 6 años; y solo el 2,5% de los nidos de *Atta sexdens* sobrevivieron en lapsos

semejantes (Fowler et al. 1986). En el caso de *Atta laevigata*, esta especie está considerada como muy agresiva (Jutsum 1979), y sus nidos adultos están correlacionados negativamente con los incipientes, indicando una fuerte interacción intraespecífica (Jaffé 1986). Por otra parte, la tasa de supervivencia de *Atta laevigata* aumenta con el incremento de la biomasa verde, lo que sugiere una fuerte competencia por los lugares favorables (Jaffé 1986). Sumado a esto, los nidos incipientes en las sabanas abiertas están expuestos a morir por desecación.

c- Los nidos de hormigas asociados a matas se desarrollan rápidamente, aumentando la cantidad de individuos e incrementando la actividad de la colonia. Como consecuencia de este desarrollo diferencial, se generan modificaciones edáficas (cambios físico-químicos y limpieza) que potencializan e incrementan las producidas por los árboles, favoreciendo la invasión de más leñosas y el crecimiento de las ya instaladas. Como resultado de estos procesos, las matas con hormigueros aumentan su área con una tasa mayor que las matas sin nidos (Figs. 63c y d).

Las hormigas cortadoras poseen importantes efectos de modificación edáfica (Alvarado et al. 1981), enriqueciendo el suelo adyacente y acelerando el ciclado de nutrientes (Haines 1975, 1978). Sus grandes nidos pueden ser colonizados por especies leñosas y modificar la velocidad o el sentido de las sucesiones vegetales (Jonkman 1976, 1978, Fowler & Robinson 1983). Por otra parte, los suelos de las sabanas son pobres en nutrientes y cualquier proceso que eleve la concentración de los

misimos es un factor importante para la instalación de árboles (Sarmiento 1983, 1984; Medina y Silva 1990, San José et al. 1991).

d- Como resultado de la asociación hormiguero-mata, los factores que favorecen la instalación de especies deciduas se ven incrementados mediante una relación sinérgica, que potencializa los siguientes efectos: (1) disminución de la biomasa herbácea que modifica el balance competitivo en los horizontes superficiales y disminuye la posibilidad de fuego dentro de la mata (limpieza y consumo de hierbas por parte de las hormigas, sombreado por parte de los árboles), y (2) incremento de la humedad y el contenido nutritivo del suelo (tanto los árboles como la actividad de las hormigas incrementan dicho enriquecimiento).

e- La mata aumenta de área mediante el crecimiento de sus individuos y la incorporación de nuevos, y esto genera factores que seleccionan gradualmente la ubicación de las leñosas de acuerdo a sus características. Las especies deciduas son exitosas en el intermedio y centro de la mata, donde están protegidas del fuego y poseen un medio más favorable para su germinación y desarrollo; mientras que los árboles de sabana, intolerantes a la sombra pero tolerantes al fuego, quedan restringidos a los bordes. (Figs. 62 y 63 d).

f- En la medida que la mata crece también incorpora individuos existentes de la sabana. Por otro lado, dos matas vecinas pueden

fusionarse y generar un espacio intermedio sombreado (matas sin centro arbolado).

Esta hipótesis es coherente con los resultados obtenidos y con las evidencias aportadas por otros estudios, ya que la sola agrupación de árboles aislados no es garantía de formación de matas (San José y Fariñas 1983). De esta manera, se comprende (1) que las matas pequeñas sean principalmente de elementos de sabana, (2) que no todas las matas de área intermedia con especies caducifolias posean hormigueros, (3) que los hormigueros solitarios sean incipientes y los asociados a matas adultos, (4) que más del 87% de las matas con nidos posean especies de bosque, (5) que los hormigueros aumenten de tamaño con el aumento de área de la mata, (6) que las especies deciduas posean un mayor reclutamiento en las clases IV y V de tamaño de matas, y (7) que en las clases más grandes de matas la cantidad de individuos adultos no difiera entre las especies de bosque y sabana (por incorporación de individuos siempreverdes de la sabana abierta).

Por otro lado, la hipótesis sinérgica aquí planteada resume una visión holística del proceso de formación de las matas, considerando la mayoría de las variables involucradas y sus interacciones. Esto incluye los elementos más importantes de la teoría sucesional, como los factores estocásticos, procesos asociados a las historias de vida de cada especie vegetal, y las "respuestas" a gradientes ambientales (Peet & Christensen 1980).

## **6- Direccionalidad del paisaje: ¿Progresión hacia un bosque o proceso circular?**

¿ El paisaje de esta sabana es producto de diferentes tipos de sucesiones multidireccionales en diferentes escalas? (Walker 1981), o se encuentra en permanente progresión hacia un bosque arbolado? (Archer et al. 1988). Lamentablemente, al poseer solo datos puntuales y carecer de información histórica del sitio solo se pueden formular hipótesis al respecto.

En general, las sabanas son consideradas sistemas estables debido a la ocurrencia de quemas, que funcionan como perturbaciones recurrentes (Sarmiento 1983, 1984, Medina 1986). En ausencia de fuego, la densidad de especies leñosas aumenta y la biomasa herbacea disminuye (San José y Fariñas 1983, San José et al. 1991). La disponibilidad de humedad y nutrientes en la época de crecimiento, conjuntamente con la recurrencia de fuego, son considerados los factores claves que regulan la interacción de pastos y leñosas (Medina y Silva 1990). La vegetación, en consecuencia, se vé seleccionada por las variables fuego-agua en un ambiente con baja disponibilidad de nutrientes (Medina y Silva 1990).

Cuando los árboles de sabana vecinos crean micrositios favorables para la invasión de leñosas, estarían generando una sucesión autogénica similar a la encontrada por Archer et al. (1988). Si no existen impedimentos para la multiplicación y extensión de las matas, a largo plazo la sabana estaría invadida por árboles y arbustos, con una progresión del paisaje hacia un bosque arbolado. Este no parecería ser el caso de la sabana de

Barinas. La distribución de tamaños de matas (Fig. 7) sugiere que de los muchos núcleos de vegetación, solo algunos alcanzan áreas mayores. Entonces, ¿cuáles serían los factores que limitan la expansión y el crecimiento de las matas?

Aunque los niveles de nutrientes son mayores dentro de las matas que en la sabana abierta, la invasión de especies deciduas no depende solamente de la riqueza edáfica, ya que en ausencia de fuego pueden invadir la sabana (San José y Fariñas 1983). Por otra parte, los cambios climáticos a gran escala son necesarios pero no suficientes como para transformar una sabana en un bosque arbolado (Archer 1989, 1990; Menaut et al. 1990).

El fuego ha sido propuesto como uno de los principales responsables de limitación del crecimiento de las matas. Bajo condiciones de quemas frecuentes, las matas y la matriz de pastos están en equilibrio. Las especies de sabana forman un "cinturón" de individuos resistentes al fuego, minimizando su probabilidad de ingreso, y en ausencia de fuego las matas incrementan su tamaño en la medida que no existan limitaciones edáficas serias (San José y Fariñas 1983).

Mientras que las quemas estarían limitando la expansión de las matas, dentro la competencia entre especies leñosas de similares características mantendría niveles poblacionales estables mediante una mortalidad densodependiente (Menaut et al. 1990). Paralelamente, las hormigas cortadoras de hojas funcionarían con un efecto similar, mediante el corte selectivo de especies.

Por otra parte, pequeñas perturbaciones dentro de la mata pueden provocar la entrada de pastos (San José et al. 1991), con la consecuente entrada de fuego y posterior eliminación de individuos jóvenes y/o semillas (Menaut et al. 1990).

Entre las perturbaciones destructivas de las matas están además la presencia de ganado en el pastizal, pero que con frecuencia entra a las matas y causa serios daños, particularmente a los individuos juveniles. Igualmente la acción antrópica destructiva es importante, como por ejemplo el corte de árboles para leño.

En consecuencia, el colapso de las matas puede deberse a una conjunción de factores que afectan su dinámica: por un lado los hormigueros de *Atta* poseen una vida media entre 10-20 años (Fowler et al. 1986) y pese a que sus efectos se mantienen por varios años más (Bucher 1982), en determinado momento la muerte del nido representa un desbalance en la relación sinérgica. Por otro lado, perturbaciones como caída de grandes árboles, entrada de ganado, excavaciones de animales dentro de las matas o acción antrópica destructiva generan "gaps" que permiten la entrada de pastos, facilitando el ingreso del fuego. Todo este proceso se esquematiza en la Fig. 64.

Observaciones de campo confirman las características circulares de la sucesión en la sabana de Barinas, y sugieren que el ciclo de generación, desarrollo y colapso de las islas boscosas transita por una especie de espiral circular. La asincronía en la formación y el colapso de matas posibilita la estabilidad dinámica del paisaje sabana-parque.



## Conclusión

Los resultados obtenidos sugieren que la formación y desarrollo de las islas boscosas es un proceso complejo y dinámico, modelado por factores que ocurren tanto en escala espacial como temporal.

La formación de matas aparece independiente de la actividad de las hormigas, generándose por sucesión autogénica a partir de núcleos de árboles de sabana que modifican su entorno. A medida que éstas agrupaciones incrementan su tamaño, las primeras especies deciduas se instalan y los nidos cercanos son incorporados por vecindad. La relación entre las actividades de *Atta laevigata* y la formación de matas por invasión de especies de bosque se acerca más a una relación sinérgica que a un proceso de facilitación por parte de las hormigas. Los hormigueros solitarios no sobreviven debido a la desecación y la competencia intraespecífica. Los hormigueros relacionados con las islas boscosas se ven favorecidos por una mayor concentración de forraje y un microclima más favorable; mientras que la mata se beneficia indirectamente por las modificaciones edáficas que ocasionan la ampliación de los nidos, que enriquecen el suelo circundante y eliminan la biomasa herbacea con dos principales consecuencias: (1) disminución de la competencia por agua en los primeros perfiles y (2) disminución de la probabilidad de incendios en el interior de la mata. En la medida que las actividades del nido aumentan, las modificaciones beneficiosas también, lo que favorece el éxito de las especies de bosque presentes y la entrada de nuevas. Con el paso del tiempo,

perturbaciones relacionadas con acción antrópica destructiva, entrada de ganado, caída de árboles, construcción de cuevas por animales o muerte del hormiguero provocan un desequilibrio en la relación sinérgica, permitiendo la entrada de pastos y aumentando la posibilidad de entrada de fuego. Cuando esto ocurre, la estructura de la mata colapsa desapareciendo como tal o atomizándose en núcleos más pequeños, los cuales pueden recomenzar la sucesión autogénica. Como existe asincronía tanto en el proceso de formación como en el de colapso de las islas boscosas, el sistema se mantiene en un equilibrio dinámico que se manifiesta como un paisaje de sabana-parque.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

Adámoli J, Sennhauser E., Acero J & Recia A. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. J. Biogeography 17:491-500.

Alvarado A, Berish CW & Peralta F. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anidepts in Costa Rica. Soil. Sc. Am. J. 45:790-794.

Archer S., Scifres C. and Bassham C.R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. Ecological Monographs 58(2):111-127.

Archer S. 1989. Have Southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history?. American Naturalist 134:545-561.

Archer S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, USA. J. Biogeography 17:453-562.

Beattie A.J. and Culver D.C. 1977. Effects of the mound nests of the ant *Formica obscuripes* on the surrounding vegetation. The American Midland Naturalist 97(2):390-399.

Beattie A.J. and Culver D.C. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of west Virginia Forests. Ecology 62(1):107-115.

Beattie AJ. & Culver DC. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. *Oecologia* (Berlin) 56:99-103.

Belt T. 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. John Murray, London.

Beisky AJ, Amundson RG, Duxbury JM, Riha SJ, Ali AR & Mwonga SM. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J App. Ecol* 26:1005-1024.

Blackmore AC, Mentis MT & Scholes RJ. 1990. The origin and extent of nutrient-enriched patches within a nutrient-poor savanna in South Africa. *J. Biogeography* 17:463-470.

Bourliere F. and Hadley M. 1983. Present-Day Savannas: An Overview. Chapter 1 in *Ecosystems of the World 13: Tropical Savannas*. Bourliere F. (editor). Elsevier Sc. Pub. Company.

Brookman-Amissah J, et al. 1980. A re-assessment of a fire protected experiment in north-eastern Ghana savanna. *J. Appl. Ecol.* 60:849-872.

Brown J.R. and Archer S. 1987. Woody plant seed dispersal and gap formation in North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio* 73:73-80.

Brown JR and Archer S. 1989. Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis grandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia* (Berlin) 80:19-26.

Brown JR & Archer S. 1990. Water relations of a perennial grass and seedling vs adult woody plants in a subtropical savanna, Texas. *Oikos* 57:366-374.

Bucher EH y Zuccardi. 1967. Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* como alteradores de los suelos en la provincia de Tucumán. *Acta Zoologica Lilloana* 23:83-96.

Bucher EH. 1982. Chaco and caatinga-South American arid savannas, woodlands and thickets. pp. 48-59 in Huntley BJ & Walker BH (eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-verlag, Berlin.

Buckley R. C. 1982. Ant-Plant interactions: a world review. Chapter 11 in *Ant-Plant interactions in Australia*. Buckley R.C.(editor). *Geobotany* 4. Dr W. Junk Publisher.

Canham Ch.D. and Marks P.L. 1985. The Response of Woody Plants to Disturbance: Patterns of Establishment and Growth. Chapter 11 in *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Pickett T.A. and White P.S. (editors). Academic Press.

Czerwinsky Z, Jakubczyk H & Petal J. 1969. The influence of ants of the genus *Myrmica* on the properties of soil within the

compass of anthills in the Strzeleckie Meadows. Polish J. of Soil Sc. 1(2):51-58.

Czerwinsky Z, Jakubczyk H & Petal J. 1971. Influence of ants on the meadow soils. Pedobiologia 11:277-285.

Connell J. H. and Stayler R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111:1119-1144.

Connor E.F. and McCoy E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. The American Naturalist 6:791-833.

Culver DC & Beattie JA. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. Am J. Bot. 67:710-714.

Culver D.C. and Beattie J.A. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. Ecology 64(3):485-492.

Cherret J.M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae). Foraging patterns and plants species attacked in tropical rain forest. J. of Animal Ecology 37:387-403.

Davidson DW & Morton SR. 1981a. Competition for dispersal in ant-dispersed plant. Science 213:1259-1261.

Davidson DW. & Morton SR. 1981b. Myrmecochory in chenopodiaceous plants of the Australian arid zone. *Oecologia* (Berlin) 50:357-366.

Dunn C & Loehle C. 1988. Species-area parameter estimation: testing the null model of lack of relationship. *J Biogeography* 15:721-728.

Egler I & Haridasam. 1978. Alteration soil properties by *Proconitermes araujo* Emerson (Isoptera, Termitidae) in the latosols of the Cerrado Region of Central Brazil. In JJ San José and R. Montes (eds.) *La Capacidad Bioproductiva de las Sabanas*, pp 280-308. CIET, Caracas, Venezuela.

Elmes G.W. and J. Wardlaw. 1982. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *Journal of Anim. Ecology* 51:665-680.

Fowler HG & Robinson SW. 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol. Ent.* 4:239-247.

Fowler HG & Haines BL. 1983. Diversidad de especies de hormigas cortadoras de hojas y termitas de túmulo en cuanto a la sucesión vegetal en praderas paraguayas. In Jaisson P (Ed.) *Social Insects in the Tropics*. Université Paris-Nord.

Fowler HG, Pereira-da Silva V, Forti C & Saes NB. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. in C.S. Logfren & R.K. Vander Meer (Eds.) Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management. Westview Press, Boulder & London.

Gilabert J, Lopez I y Perez de Roberti. 1990. Análisis de suelos para diagnósticos de fertilidad. en Manual de Métodos y Procedimientos de Referencia. FONAIAP. Minist. de Agric. y Cria, Maracay, Venezuela.

Gotwald WH. 1986. The beneficial economic role of ants. In Vinson SB (ed.). Economic Impact and Control of Social Insects. Praeger Studies, USA.

Gould SJ. 1979. Anallometric interpretation of species-area curves: the meaning of the coefficient. Am. Nat. 114:335-343.

Haines B. 1975. Impact of Leaf-Cuttings Ants on Vegetation Develoment at Barro Colorado Island. Chapter 8 in Tropical Ecological Systems. Golley F.B. and Medina E. (editors). Springer-Verlag.

Haines B. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting anty *Atta columbica*, in Panama. Biotropica 10(4):270-277.

Hanzawa FM, Beattie AJ & Culver DC. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-dispersed mutualism. Am. Nat.



131:1-13.

Holldobbler B & Lumsden CJ. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:86-88.

Hoobs RJ & Mooney HA. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia (Berlin)* 70:508-513.

Hopkins B. 1983. Successional Processes. Chapter 29 in *Ecosystems of the World 13: Tropical Savannas*. Bourliere F. (editor). Elsevier Sc. Pub. Company.

Horvitz CC & Schemske. 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia (Berlin)* 70:318-320.

Hurtado C.E. y Zapata H.A. 1975. Efecto edáfico de la hormiga *Atta laevigata* en algunos suelos del centro de desarrollo integrado "Las Gaviotas" en la Orinoquia Colombiana. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

Jakubczyk H, Czerwinsky Z & Petal J. 1972. Ants as agents of the soil habitat changes. *Ecologia Polska* 20:153-161.

Jackson ML. 1964. *Análisis Químico de Suelos*. Editorial Omega, España. 662 páginas.

Jaffé K. 1986. Control of *Atta* and *Acromyrmex* species in Pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. in C.S. Logfren & R.K. Vander Meer (Eds.) Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management. Westview Press, Boulder & London.

Jonkman JCM. 1976. Biology and ecology of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. Z. Ang. Ent. 81:140-148.

Jonkman JCM. 1978. Nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of sucesion in pastures. Z. Ang. Ent. 86:25-34.

Jutsum AR. 1979. Interspecific aggression in leaf-cutting ants. Anim. Behav. 27:833-838.

Kellman M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. J. Ecol. 67:565-577.

King T.J. 1977. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. I. Patterns of species in relation to ant-hills in Southern England. J. Ecology 65:235-256.

Knoop WT & Walker BH. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. J. Ecol. 73:235-253.

Laundré JW. 1990. Soil moisture patterns below mounds of harvester ants. J. Range Manage. 43(1):10-12.

Levan MA & Stone. 1983. Soil modifications by colonies of black meadows ants in a New York old field. Soil Sci. Soc. Am. J. 47:1192-1196.

Levieux J. 1983. The Soil Fauna of Tropical Savannas. IV The Ants. Chapter 24 in Ecosystems of the World 13: Tropical Savannas. Bourliere F. (editor). Elsevier Sc. Pub. Company.

Levenson JB. 1981. Woodlots as biogeographic islands in southeastern Wisconsin. pp 13-39 in Forest Islands: Dynamics in Man-Dominated Landscapes (ed. by R Burgess & DM Sharpe). Springer-Verlag, New York.

Lewis T, Pollard GV & Dibley C. 1974. Micro-environmental factors affecting diet patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. J. An. Ecol. 43(1):143-152.

Loucks O.L., Plumb-Mentjes M.L. and Rogers D. 1985. Gap Processes and Large-Scale Disturbances in Sand Prairies. Chapter 5 in The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Pickett T.A. and White P.S. (editors). Academic Press.

Lugo A.E., Farnworth E.G., Pool D., Jerez P. and Kaufman G. 1973. The impact of the leaf-cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of tropical wet forest. Ecology 54(6):1292-1301.

MacArthur R.H. and Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press.

Markham RH & Babbidge AJ. 1979. Soil and vegetation changes on the forest-savanna boundary in Ghana. *Biotropica* 11(3):224-234.

Mandel RD & Sorenson CJ. 1982. The role of harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* in soil formation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46:785-788.

Medina E. 1982. Physiological ecology of neotropical savanna plants. In *Ecology of Tropical Savannas* (Ed. by BJ Huntley & BH Walker), pp. 308-335. *Ecological Studies* 42. Springer-Verlag, Berlin.

Medina E. 1986. Forest, Savannas and Montane Tropical Environments. Chapter 5 in N.R. Baker and S.P. Long, editors. *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Elsevier Science Publisher B. V., Amsterdam, Netherlands.

Medina E and Silva J. 1990. The savannas of northern south america: a setady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. *J. of Biogeography* 17:in press.

Menaut JC. 1977. Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. Page 541-558 in *Actas del IV Simposio Internacional de Ecologia Tropical*. Impresora de la Nación, INAC, Panamá.

Menaut JC, Gignoux J, Prado C & Clobert J. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. J. Biogeography 17:471-481.

Monasterio M., Sarmiento G. y Silva J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales III. El sur del Estado Barinas. Acta Cient. Venezolana 22:153-169.

Moser JC. 1967. Trails of the leaf-cutters. Nat. Hist. N.Y. 76:32-35.

Page EB. 1963. Ordered hypotheses for multiple treatments: a significance test for linear ranks. J. Amer. Statis. Assoc. 58:216-230.

Peet R.K. & Christensen NL. 1980. Succession: a population process. Vegetatio 43:131-140.

Petal L. 1978. The role of ants in ecosystems. Chapter 10 in Production ecology of ants and termites. Brian M.V. (editor). IBP program 13. Cambridge Univ. Press.

Pickett S. A. T. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. The American Naturalist 110:107-119.

Pickett T.A. and White P.S. 1985. Patch Dynamics: A Synthesis. Chapter 21 in The Ecology of Natural Disturbance and Patch

Dynamics. Pickett T.A. and White P.S. (editors). Academic Press.

Rice B and Westoby M. 1986. Evidence against the hypothesis that ant-dispersed seed reach nutrient-enriched microsites. Ecology 67(5):1270-1274.

Rockwood L.L. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rica leaf-cutting ants. J. N. York Ent. Soc. 85:222-233.

Rogers L.E. 1972. The ecological effects of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in the shortgrass plains ecosystem. Grassland Biome. Technical report 206. U.S. International Biological Program.

Rogers LE & Lavigne RJ. 1974. Environmental effects of harvester ants on the shortgrass plains ecosystems. Env. Ent. 3(6):994-997.

Salem MZ & Hole FD. 1968. Ant *Formyca exectoides* pedoturbation in a forest soil. Soil. Sc. Soc. Am. Proc. 32:563-567.

Sarmiento G y Monasterio M. 1970. Ecología de las Sabanas de America Tropical. Análisis macroecológico de los Llanos de Venezuela. Univ. de Los Andes, Mérida, Venezuela. 126 pp.

Sarmiento G., Monasterio M. y Silva J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales I. Las Unidades Ecológicas Regionales. Acta Cient. Venezolana 22:52-61.

Sarmiento G. and Monasterio M. 1975. A critical Consideration of the Enviromental Conditions Associated with the Ocurrance of Savannas Ecosystems in Tropical America. Chapter 16 (223-249) in Golley F.B. and Medina E. editors. Tropical Ecologycal Systems. Springer-Verlag, Berlin.

Sarmiento G y Monasterio M. 1983. Life forms and fenology, chapter 5 in F Bourliere ed. Tropical Savannas. Elsevier Sc. Publishing Cia, Amsterdam.

Sarmiento G. 1983. The Savannas of Tropical America. Chapter 10 (245-288) in Bourliere F. editor. Tropical Savannas. Elsevier Sc. Pub. Company, Amsterdam, Netherlands.

Sarmiento G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard Univ. Press.

Sarmiento G., Goldstein G. and Meinzer F. 1985. Adaptative strategies of woody species in neotropical savannas. Biol. Rev. 60:315-355.

Sarmiento G. 1990. Ecologia comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización (Ed. por G. Sarmiento). Univ. de Los Andes. Fund. Fomdo Editorial Acta Cient. Venezolana.

San José JJ y Fariñas M. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna,

Venezuela. Ecology 64(3):447-435.

San José JJ y Fariñas M. 1990. Temporal changes in the structure of a trachypogon savanna protected for 25 years. Acta Ecologica 11(6): in press.

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): in press.

Silva J., Monasterio M. y Sarmiento G. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales II. El norte del Estado Barinas. Acta Cient. Venezolana 22:61-72.

Soriano A. y Sala O. 1983. Ecological strategies in a Patagonian steppe. Vegetatio 56:9-15.

Sousa W. P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:353-391.

Sudd JH & Franks NR. 1988. The Behavioural Ecology of Ants. Chapman & Hall, N.Y., USA.

Tamayo F. 1977. Zonas de vida de los Llanos centrales de Venezuela. Ediciones de la Asoc. de Prof. del Inst. Pedagógico Univ. de Caracas, UCV, Caracas, Venezuela.



Van der Hammen T. 1974. The plesitocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeography 1:3-26.

Van Der Hammen T. 1983. The Palaeoecology and Palaeogeography of Savannas. Chapter 2 in Ecosystems of the World 13: Tropical Savannas. Bourliere F. (editor). Elsevier Sc. Pub. Company.

Weber N.A. 1966. Fungus-growing ants. Science 153:587-604.

Wiens JA. 1976. Population responses to patchy environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:81-120.

Walker B.H. Is a succession a viable concept in African Savanna Ecosystem?. In D West, H Shugart & D Botkin (Eds.) Forest Succession: concepts and aplication. Springer-Verlag.

Walker J & Gillison AN. 1982. Australian savannas: Pages 5-24 in BJ Huntley and BH Walker, eds. Ecology of Tropical Savannas. Springer-Verlag, Berlin.

Wilson EO. 1971. The Insect Societes. Belknap, Cambridge Univ. Press, USA. 548 pp.

Wilson EO. 1983. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta) III. Ergonomic resiliency in foraging by *Atta cephalotes*. Behav. Ecol. Sociobiol. 14:47-54.

Yarranton G.A. and Morrison R.G. 1974. Spatial dynamics of a primary sucession:nucleation. J. Ecology 62:417-428.

**Tabla 1:** Lista y ubicación de las principales especies vegetales (leñosas y arbustivas) encontradas en una sabana-parque del Estado de Barinas. Total área censada= 21.000 m2.

Especie	Familia	Ubicación		
		Sabana	Mata	Bosque
<u>Byrsonima crassifolia</u>	Malphigiaceae	X	X	-
<u>Byrsonima cocculobaefolia</u>	Malphigiaceae	X	X	-
<u>Bowdichia virgiloides</u>	Leguminosae	X	X	-
<u>Palicourea rigida</u>	Rubiaceae	X	X	-
<u>Curatella americana</u>	Dilleniaceae	X	X	-
<u>Casearia sylvestris</u>	Flacourtaceae	X	X	X
<u>Genipa caruto</u>	Rubiaceae	-	X	X
<u>Tapirira velutinifolia</u>	Anacardiaceae	-	X	X
<u>Godmania macrocarpa</u>	Bignoniaceae	-	X	X
<u>Cochlospermum vitifolium</u>	Cochlospermaceae	-	X	X
<u>Davilla nitida</u>	Dilleniaceae	-	X	X
<u>Xylopia aromatica</u>	Annonaceae	-	X	X
<u>Solanum bicolor</u>	Solanaceae	-	X	X
<u>Randia aculeata</u>		-	X	X
<u>Pavonia sessiflora</u>		-	X	X
?	Mirtaceae	-	X	X
<u>Roupala montana</u>	Proteaceae	-	-	X

**Tabla 2:** Frecuencia absoluta de árboles solitarios (número de individuos) en la sabana-parque del Estado de Barinas. Los datos son la sumatoria de 7 parcelas-corredores de 3.000 m<sup>2</sup> cada una. Los valores entre paréntesis para las clases >150 cm. de altura son la sumatoria de los DAPs, expresado en cm.

Especies	Altura			Totales
	>150 cm	150-50 cm	< 50 cm	
(Siempreverdes)				
<u>Byrsonima crassifolia</u>	44 (2218)	27	65	136
<u>Byrsonima coccolobaefolia</u>	6 (399)	9	3	18
<u>Bowdichia virgiloides</u>	38 (1306)	70	45	153
<u>Palicourea rigida</u>	16 (474)	70	49	135
<u>Curatella americana</u>	1 (52)	2	0	3
Total por clase de altura	105 (4449)	178	162	445
(Deciduas)				
<u>Genipa caruto</u>	0	0	0	0
<u>Tapirira velutinifolia</u>	0	0	0	0
<u>Godmania macrocarpa</u>	0	0	0	0
<u>Cochlospermum vitifolium</u>	0	0	0	0

**Tabla 3:** Frecuencia absoluta de árboles dentro de matas (número de individuos) en la sabana-parque del Estado de Barinas. Los datos son la sumatoria de 28 matas censadas cuantitativamente (2350 m<sup>2</sup>). Los valores entre paréntesis para las clases >150 cm. de altura son la sumatoria de los DAPs, expresado en cm.

	Altura			
	>150 cm	150-50 cm	< 50 cm	Totales
<b>Especies</b>				
<b>(Siempreverdes)</b>				
<u>Byrsonima crassifolia</u>	73 (3986)	28	45	146
<u>Byrsonima coccolobaefolia</u>	0	0	0	0
<u>Bowdichia virgiloides</u>	26 (1404)	14	39	79
<u>Palicourea rigida</u>	47 (1338)	34	56	137
<u>Curatella americana</u>	6 (152)	8	1	15
Total por clase de altura	152 (6880)	84	141	377
<b>(Deciduas)</b>				
<u>Genipa caruto</u>	55 (2076)	84	95	234
<u>Tapirira velutinifolia</u>	65 (3178)	92	77	234
<u>Godmania macrocarpa</u>	7 (293)	7	2	16
<u>Cochlospermum vitifolium</u>	2 (60)	1	0	3
Total por clase de altura	129 (5607)	184	174	487

**Tabla 4:** Nidos de hormigas en matas y solitarios, encontrados en una sabana-parque del Estado de Barinas en un censo de 21.000 m<sup>2</sup>. Comparación de sus principales características.

Variables	en matas	en sabana abierta	
Nidos encontrados	15	9	
Número entradas (promedio y desv. st.)	6.2 ± 6.1	1.1 ± 0.3	(*)
Diámetro promedio, desv. st. y rango	> 400 cm (60-900)	60 ± 23 (30-100)	
Especie de hormiga	<i>Atta laevigata</i>	<i>Atta laevigata</i>	

(\*)  $P < .001$ ,  $U = 118$ , Prueba de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1979).  
La alta cantidad de entradas en los nidos en matas dificultó estimar con exactitud su diámetro, impidiendo una comparación estadística.

**Tabla 5:** Contenido de nutrientes en diferentes tipos de suelo en un sabana-parque de Barinas. Los valores son promedios de 10 replicas para cada tipo de suelo entre 0-20 cm de profundidad, tomados en noviembre d 1991.

	<u>sabana</u>	<u>nido solo</u>	<u>monticulo</u>	<u>mata</u>	<u>bosque</u>	F	P
<u>Nutrientes</u>							
N (%)	0.070a	0.079a	0.064ab	0.099b	0.125c	15.9	<.00
P (ppm)	1.00 a	1.60 ab	1.70 ab	2.10 b	2.60 c	7.8	<.00
K (mq/100g)	0.082a	0.090ab	0.083a	0.11 b	0.15 c	19.7	<.00
Mg (idem)	0.174	0.171	0.175	0.171	0.176	0.1	.96
Ca (idem)	0.280a	0.416 b	0.463 b	0.414 b	0.330a	19.8	<.00
Al (idem)	1.117 bc	1.001ab	0.875a	1.194 bc	1.230 c	10.2	<.00
Na (idem)	0.071	0.070	0.070	0.070	0.069	0.2	.93
CIC (idem)	3.89 a	3.23 b	3.17 b	3.58 ab	3.42 ab	5.0	<.00
CO (%)	1.05 ab	1.12 ab	0.905a	1.261 b	1.713 c	21.4	<.00
C/N	15.25	14.40	14.21	12.90	14.49	1.5	.22
PH	3.84 ab	4.04 c	4.03 c	3.80 a	3.95 bc	7.6	<.00

---

Se utilizó Anova de una via para verificar diferencias respecto de lo nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifica grupos homogeneos.

**Tabla 6:** Contenido de nutrientes en diferentes tipos de suelo en una sabana-parque de Barinas. Los valores son promedios de 10 réplicas para cada tipo de suelo entre 20-40 cm de profundidad, tomados en noviembre de 1991.

	<u>sabana</u>	<u>mata</u>	<u>bosque</u>	F	P
<b><u>Nutrientes</u></b>					
N (%)	0.063a	0.079a	0.110 b	25.4	<.001
P (ppm)	1.00 a	1.30 ab	1.70 b	7.9	<.002
K (mq/100g)	0.072a	0.087a	0.126 b	45.5	<.001
Mg (idem)	0.158	0.164	0.162	0.2	0.808
Ca (idem)	0.25 a	0.39 b	0.31 a	16.6	<.001
Al (idem)	1.007	1.057	1.038	0.6	0.552
Na (idem)	0.064	0.065	0.064	0.0	0.958
CIC (idem)	3.049	3.294	3.336	3.9	0.032
CO (%)	0.785a	0.981ab	1.255 bc	11.5	<.002
C/N	12.4	12.3	11.7	0.2	0.807
PH	3.91	3.785	3.885	4.46	0.021

---

Se utilizó Anova de una vía para verificar diferencias respecto de los nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifican grupos homogéneos.

**Tabla 7:** Contenido de nutrientes en diferentes tipos de suelo en una sabana-parque de Barinas. Los valores son promedios de 10 réplicas para cada tipo de suelo entre 0-20 cm de profundidad, tomados en marzo de 1991.

	<u>sabana</u>	<u>nido solo</u>	<u>MSH</u>	<u>MCH</u>	<u>bosque</u>	<u>F</u>	<u>P</u>
<b><u>Nutrientes</u></b>							
N (%)	0.071ab	0.065a	0.080 b	0.103 c	0.108 c	33.7	<.00
P (ppm)	1.50 a	1.70 a	2.30 a	2.40 a	3.80 b	16.1	<.00
K (mq/100g)	0.080a	0.064a	0.088a	0.114a	0.285 b	7.2	<.00
Mg (idem)	0.077a	0.082a	0.101a	0.160 b	0.160 b	16.2	<.00
Ca (idem)	0.181a	0.271 bc	0.229ab	0.350 c	0.247ab	8.5	<.00
Al (idem)	1.760a	1.800ab	2.048 bc	1.940ab	2.230 c	7.7	<.00
Na (idem)	0.065	0.085	0.065	0.084	0.079	0.6	.67
CIC (idem)	5.912 b	3.500a	4.835 b	5.375 b	5.130 b	10.2	<.00
CO (%)	1.153 b	0.590a	1.413 b	1.832 c	1.430 b	41.3	<.00
C/N	16.49 c	9.47 a	17.60 cd	18.30 d	13.18 b	68.7	<.00

---

Se utilizó Anova de una vía para verificar diferencias respecto de los nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifican grupos homogéneos.



**Tabla 8:** Contenido de nutrientes en diferentes tipos de suelo en una sabana-parque de Barinas. Los valores son promedios de 10 réplicas para cada tipo de suelo entre 20-40 cm de profundidad, tomados en marzo de 1991.

	<u>sabana</u>	<u>MSH</u>	<u>MCH</u>	<u>bosque</u>	F	P
<b><u>Nutrientes</u></b>						
N (%)	0.068a	0.067a	0.097 b	0.105 b	48.9	<.001
P (ppm)	1.40 a	2.00 a	1.90 a	3.60 b	15.1	<.001
K (mq/100g)	0.082a	0.083a	0.095a	0.197 b	32.2	<.001
Mg (idem)	0.070a	0.081a	0.116 b	0.170 c	32.9	<.001
Ca (idem)	0.179a	0.201a	0.290 b	0.248ab	5.6	<.001
Al (idem)	1.800a	1.958ab	1.870ab	2.140 c	4.1	.014
Na (idem)	0.040a	0.064 b	0.082 b	0.081 b	11.5	.001
CIC (idem)	5.903 b	4.460a	4.760a	5.255ab	6.4	<.001
CO (%)	1.022a	1.045a	1.587 c	1.316 b	20.2	<.001
C/N	15.32 a	15.88 a	16.60 a	12.80 b	9.6	<.001

---

Se utilizó Anova de una vía para verificar diferencias respecto de los nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifican grupos homogéneos.

**Tabla 9:** Resumen de las correlaciones entre los primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA) y las variables analizadas para las muestras de suelo entre 0 y 20 cm, a) tomadas en noviembre de 1990 (n=45) y b) marzo de 1991 (n=50).

9a)

Variables	Ejes		
	1 (35.4%)	2 (18.3%)	3 (14.7%)
CO	-0.91 **	-0.06	-0.14
N	-0.92 **	0.18	-0.04
C/N	0.13	-0.58 **	-0.21
P	-0.67 **	0.32 *	0.37 **
K	-0.84 **	0.16	0.16
Mg	-0.03	-0.50 **	0.72 **
Na	0.06	-0.43 **	0.27
Ca	0.33 *	0.18	0.80 **
CIC	-0.17	-0.80 **	-0.11
Al	-0.73 **	-0.47 **	0.05

9b)

Variables	Ejes		
	1 (42.1%)	2 (21.4%)	3 (15.2%)
CO	-0.82 **	-0.34 *	-0.34 *
N	-0.94 **	0.04	-0.05
C/N	-0.41 **	-0.64 **	0.52 **
P	-0.71 **	0.18	-0.42 **
K	-0.76 **	0.16	-0.39 **
Mg	-0.81 **	0.37 *	0.25
Na	-0.15	0.84 **	0.23
Ca	-0.37 *	0.51 **	0.60 **
CIC	-0.49 **	-0.67 **	0.06
Al	-0.59 **	-0.05	-0.57 **

Los números de tablas son los valores del coeficiente de correlación. \*= $P < .05$  y \*\*= $P < .01$ . Los números entre paréntesis son el % de varianza para cada eje. la varianza acumulada es de 68.4% para noviembre de 1990 y 78.8% para marzo de 1991.

**Tabla 10:** Frecuencia de ocurrencia (expresado en %) de las principales especies leñosas en las diferentes clases de tamaño de mata. Los porcentajes fueron calculados considerando el 100% como presencia en todas las matas de cada clase de tamaño. Total de matas censadas= 30.

Especies	Clases de tamaño de mata (n=5 matas c/c)					
	I	II	III	IV	V	VI
<u>Byrsonima crassifolia</u>	100	100	100	100	100	100
<u>Bowdichia virgiloides</u>	100	100	60	80	80	100
<u>Palicourea rigida</u>	80	100	100	100	100	100
<u>Curatella americana</u>	0	20	20	60	20	40
<u>Casearia spp.</u>	100	100	80	100	100	100
<u>Gehipa caruto</u>	0	0	60	100	100	100
<u>Tapirira velutinifolia</u>	0	0	80	100	100	80
<u>Godmania macrocarpa</u>	0	0	40	20	20	60
<u>Cochlospermum vitifolium</u>	0	0	0	20	20	40
<u>Randia aculeata</u>	0	20	80	80	100	80
<u>Davilla nitida</u>	0	0	40	20	80	100
<u>Pavonia sessiflora</u>	40	60	40	80	60	100
<u>Solanum bicolor</u>	0	0	60	0	0	60
<u>Spp. A (Myrtaceae)</u>	0	60	0	20	60	80
<u>Xylopia aromatica</u>	0	20	40	20	40	20
Spp. arbóreas de sabana	100	100	67	37	37	40
Spp. arbóreas de bosque	0	0	33	63	63	60
Coef. de circularidad medio	1.02	0.99	0.94	0.98	0.94	0.98
desv. st.	0.03	0.04	0.07	0.08	0.10	0.11

Las áreas de las matas fueron calculadas considerándolas figuras circulares mediante la fórmula  $A = \pi \cdot r^2$ . Los coeficientes de circularidad no se alejan significativamente de la unidad, justificando el método empleado (ver Archer *et al.* 1988).

Clase I= < 15 m<sup>2</sup>, II= 16-25 m<sup>2</sup>, III= 26-50 m<sup>2</sup>, IV= 51-70 m<sup>2</sup>, V= 71-150 m<sup>2</sup> y VI= 150-400 m<sup>2</sup>. La subdivisión fué determinada subjetivamente, y cada clase de tamaño está compuesto por 5 matas.

Tabla 11: Resumen de las correlaciones entre los primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA) y las variables analizadas para las 28 matas censadas cuantitativamente. a) matriz principal y b) matriz secundaria. Se utilizó matriz de cobertura.

11a)

Variables	Ejes		
	1 (31.8%)	2 (19.2%)	3 (18.1%)
<u>Byrsonima c.</u>	0.27	-0.84 **	0.30
<u>Bowdichia v.</u>	0.73 **	0.48 **	-0.09
<u>Palicourea r.</u>	0.62 **	-0.42 *	0.18
<u>Curatella a.</u>	-0.12	0.50 **	-0.28
<u>Tapirira v.</u>	-0.77 **	0.21	-0.26
<u>Genipa c.</u>	-0.74 **	0.17	-0.35
<u>Godmania m.</u>	-0.51 **	0.33	0.63 **
<u>Cochlospermum v.</u>	-0.37	-0.01	0.80 **

11b)

Variables	Ejes		
	1	2	3
Area	-0.66 **	0.09	0.10
Riqueza	-0.71 **	0.27	0.06
Dist. al bosque	-0.21	-0.02	-0.17
Núm. de entradas	-0.60 **	0.09	0.16
DAP arb. bosque	-0.75 **	0.18	-0.25
DAP arb. sabana	-0.40 *	0.15	0.26
(%) spp. bosque	-0.61 **	0.18	-0.06
(%) spp. sabana	0.61 **	-0.18	0.06

Los números de tablas son los valores del coeficiente de correlación. \*= $P < 0.05$  y \*\*= $P < 0.01$ . Los números entre paréntesis son el % de varianza para cada eje. la varianza acumulada es de 69.1% .

Tabla 12: Resumen de las correlaciones entre los primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA) y las variables analizadas para los 6 grupos de tamaños de matas. a) matriz principal y b) matriz secundaria. Se utilizó matriz de cobertura promedio para cada especie vegetal.

12a)

Variables	Ejes		
	1 (31.8%)	2 (19.2%)	3 (18.1%)
<u>Byrsonima c.</u>	0.74	0.61	0.06
<u>Bowdichia v.</u>	0.90 *	-0.21	0.26
<u>Palicourea r.</u>	0.98 **	-0.18	0.00
<u>Curatella a.</u>	-0.67	0.01	-0.13
<u>Tapirira v.</u>	-0.83 *	-0.46	-0.30
<u>Genipa c.</u>	-0.98 **	0.14	-0.07
<u>Godmania m.</u>	-0.91 **	0.18	0.18
<u>Cochlospermum v.</u>	-0.64	-0.74	0.14

12b)

Variables	Ejes		
	1	2	3
Riqueza	-0.92 **	0.15	-0.24
Dist. al bosque	-0.07	0.04	-0.36
Núm. de nidos	-0.95 **	0.11	0.20
Núm. de entradas	-0.84 *	0.20	0.31
DAP arb. bosque	-0.91 **	0.27	-0.16
DAP arb. sabana	-0.70	-0.13	-0.16
(%) spp. bosque	-0.95 **	0.06	-0.23
(%) spp. sabana	0.95 **	-0.06	0.23

Los números de tablas son los valores del coeficiente de correlación. \*= $P < .05$  y \*\*= $P < .01$ . Los números entre paréntesis son el % de varianza para cada eje. la varianza acumulada en los tres primeros ejes es de 95.5%.

**Tabla 13:** Correlaciones entre las áreas promedio de cada clase de tamaño de mata (n=6) y la presencia relativa de las principales especies arbóreas. Los cálculos de la presencia relativa fueron realizados considerando el 100% como el total de cada clase, para cada altura.

Especies	Altura		
	>150 cm	150-50 cm	< 50 cm
<u>Byrsonima crassifolia</u>	-0.72	-0.17	0.77
<u>Bowdichia virgiloides</u>	-0.92 **	-0.63	-0.03
<u>Palicourea rigida</u>	-0.47	-0.80	-0.79
<u>Tapirira velutinifolia</u>	0.87 *	0.34	0.61
<u>Genipa caruto</u>	0.81 *	0.84 *	0.83 *

Los valores de tabla son coeficientes de correlación. \*=P<.05, \*\*=P<.01.

**Tabla 14:** Cantidad de individuos totales de las principales especies vegetales de sabana y bosque, para cada clase de tamaño de mata. Las proporciones fueron comparadas mediante un análisis de Chi Cuadrado. #= $P < .10$ , \*= $P < .05$ , \*\*= $P < .01$ .

a) >150 cm de altura

	Clases de tamaño					
	I	II	III	IV	V	VI
Especies de bosque	0	0	9	8	36	75
Especies de sabana	11	21	15	12	38	56
X2	9.2	17.7	0.6	0.2	0.3	4.1
	**	**				*
						**

b) entre 150-50 cm de altura

	Clases de tamaño					
	I	II	III	IV	V	VI
Especies de bosque	0	0	20	26	95	43
Especies de sabana	5	13	8	12	19	27
X2	10.6	28.2	0.6	0.2	11.4	1.7
	**	**			**	
						**

c) < 50 cm de altura

	Clases de tamaño					
	I	II	III	IV	V	VI
Especies de bosque	0	0	13	30	55	76
Especies de sabana	8	18	15	13	15	72
X2	9.8	22	0.9	3.6	15.4	0.9
	**	**		#	**	
						**

Especies de bosque: Tapirira velutinifolia, Genipa caruto, Godmania macrocarpa y Cochlospermum vitifolium. Especies de sabana: Byrsonima crassifolia, Bowdichia virgiloides, Palicourea rigida y Curatella americana.

**Tabla 15:** Cantidad de individuos de las principales especies de bosque en cada clase de tamaño de mata. Las proporciones fueron comparadas mediante un análisis de Chi Cuadrado. #= $P<.10$ , \*= $P<.05$ , \*\*= $P<.01$ .

a) Tapirira velutinifolia

	Clases de tamaño de mata				
	III	IV	V	VI	
Ind. < 50 cm de altura	8	10	37	22	
Frecuencia esperada	8.9	7.2	41.8	19.1	
Ind. 150-50 cm de altura	15	7	65	5	
Frecuencia esperada	10.6	8.6	50	22.8	
Ind. > 150 cm de altura	4	5	25	31	
Frecuencia esperada	7.5	6.1	35.3	16.1	
X2	3.5	1.6	8.2	28.1	41.4
			*	**	**

a) Tapirira velutinifolia

	Clases de tamaño de mata				
	III	IV	V	VI	
Ind. < 50 cm de altura	4	19	18	54	
Frecuencia esperada	4.9	16.2	23.1	50.7	
Ind. 150-50 cm de altura	3	19	29	33	
Frecuencia esperada	4.3	14.4	20.5	44.9	
Ind. > 150 cm de altura	5	2	10	38	
Frecuencia esperada	2.8	9.4	13.4	29.4	
X2	2.3	7.8	5.5	5.9	21.5
		*	#	*	**



**Tabla 16:** Frecuencia absoluta para cada clase de altura de las principales especies de sabana solitarias y en matas. Las proporciones fueron comparadas mediante un análisis de Chi Cuadrado. #= $P < .10$ , \*= $P < .05$  y \*\*= $P < .01$ .

*Byrsonima crassifolia*

	Clases de altura			
	> 150 cm	150-50 cm	< 50 cm	
Sabana	44	27	65	
Frec. esperada	56.4	26.5	53	
Mata	73	28	45	
Frec. esperada	57	28.5	57	
X2	7.2 *	0.01	5.2 #	12.4 **

*Bowdichia virgiloides*

	Clases de altura			
	> 150 cm	150-50 cm	< 50 cm	
Sabana	38	70	45	
Frec. esperada	42.2	55.4	55.4	
Mata	26	14	39	
Frec. esperada	21.8	28.6	28.6	
X2	1.2	11.3 **	5.8 #	18.3 **

*Palicourea rigida*

	Clases de altura			
	> 150 cm	150-50 cm	< 50 cm	
Sabana	16	70	49	
Frec. esperada	32.4	51.1	51.5	
Mata	50	34	56	
Frec. esperada	33.6	52.9	53.5	
X2	16.3 **	13.8 **	0.2	30.3 **

Tabla 17: Comparación de los DAP promedio para las principales especies de sabana solitarias y en matas. Prueba de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1979). NS=P>.10, \*=P<.05 y \*\*=P<.01.

Byrsonima crassifolia

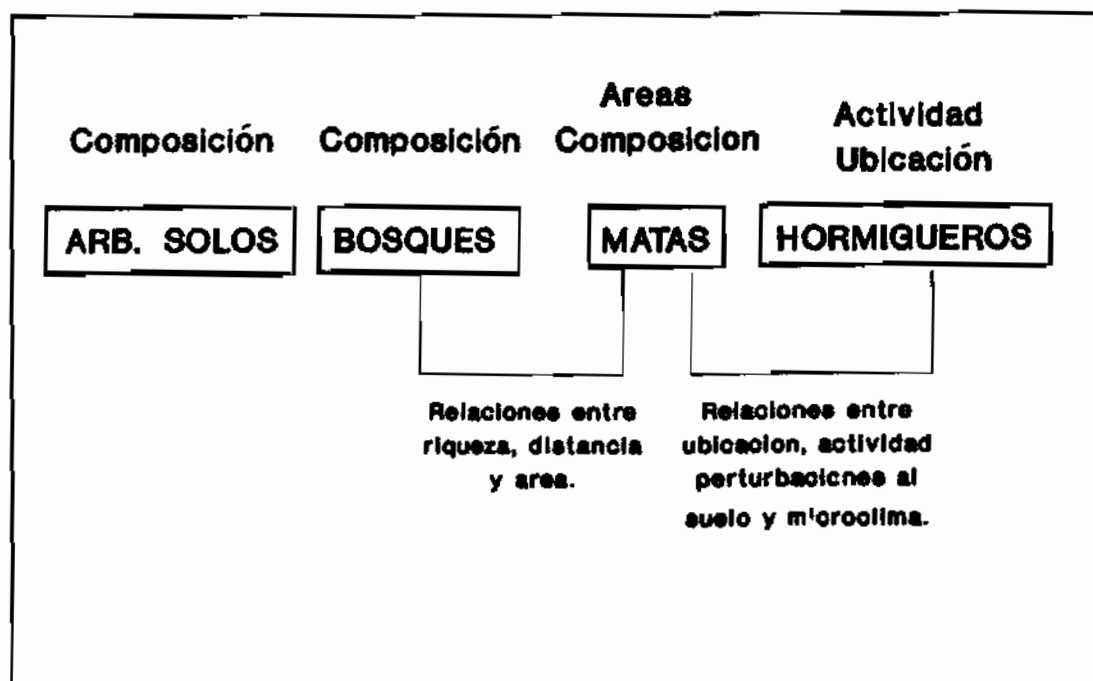
	Clases de DAP (en cm)			
	>100	99-51	50-31	<30
Sabana	127 $\pm$ 30	67.6 $\pm$ 13	42 $\pm$ 7	22.7 $\pm$ 7
N	6	10	8	20
Mata	139 $\pm$ 38	69.9 $\pm$ 10	39 $\pm$ 5	20.2 $\pm$ 7
N	9	22	19	23
Significancia	NS	NS	NS	NS

Bowdichia virgiloides

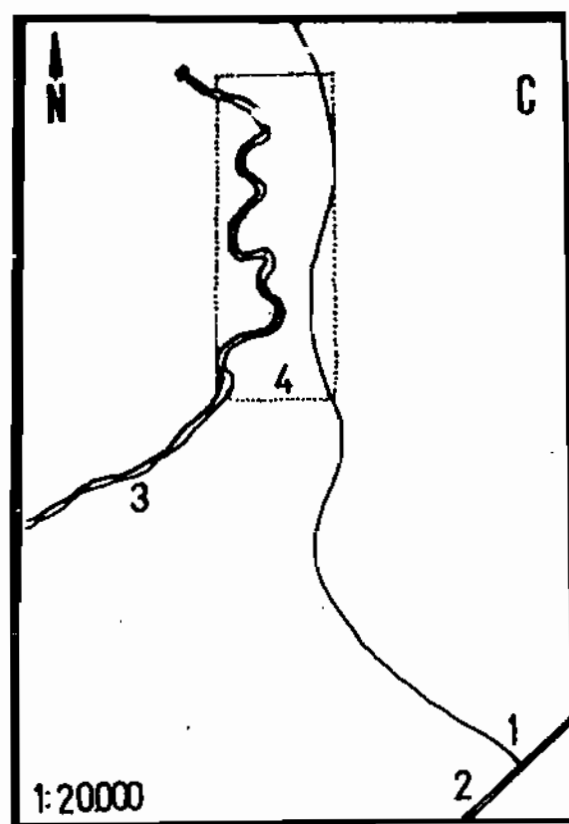
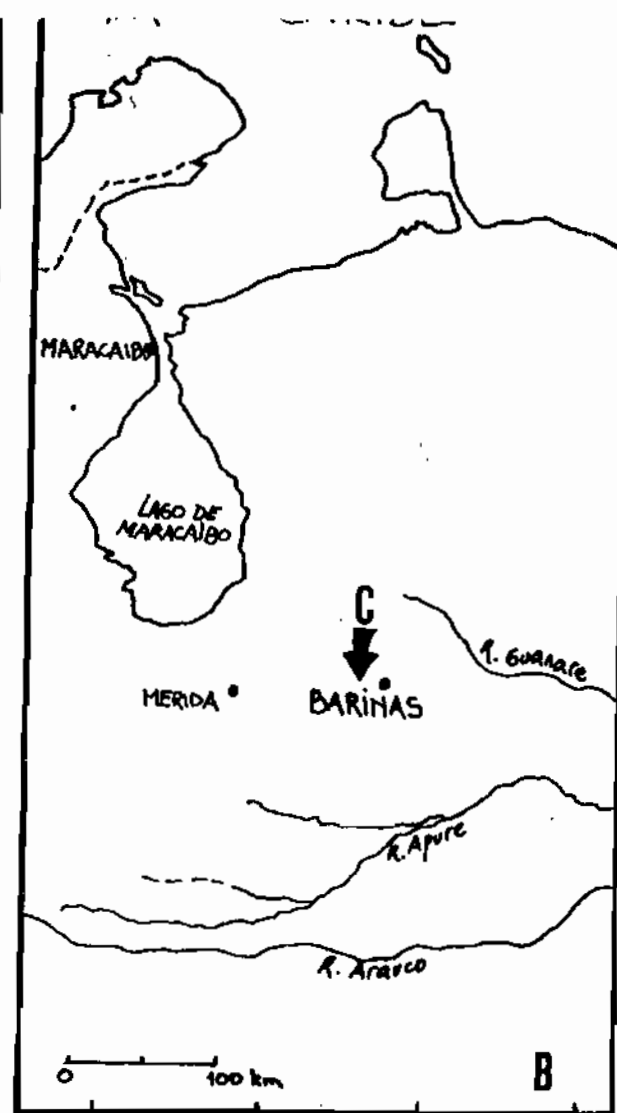
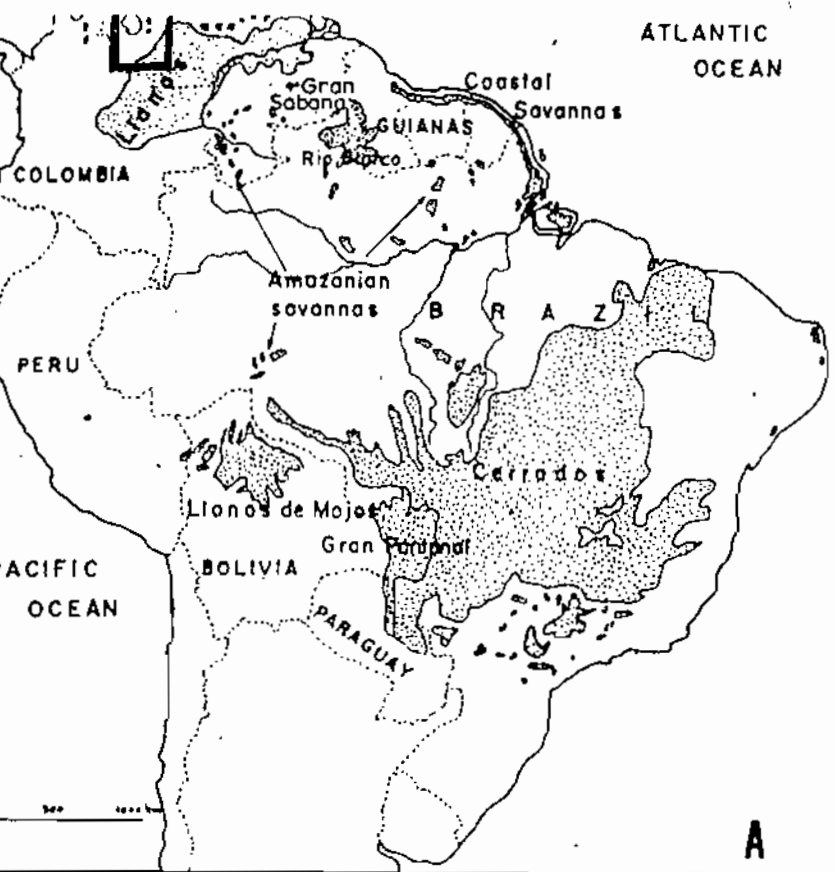
	Clases de DAP (en cm)			
	>100	99-51	50-31	<30
Sabana		70.0 $\pm$ 13	42 $\pm$ 4	23.2 $\pm$ 7
N	0	5	10	23
Mata	111 $\pm$ 11	73.5 $\pm$ 16	38 $\pm$ 6	26.0 $\pm$ 4
N	3	8	8	7
Significancia		NS	*	NS

Palicourea rigida

	Clases de DAP (en cm)			
	>100	99-51	50-31	<30
Sabana		70.0	38 $\pm$ 5	21.6 $\pm$ 6
N	0	1	5	10
Mata		58.5 $\pm$ 9	42 $\pm$ 6	21.6 $\pm$ 6
N	0	2	9	39
Significancia			NS	NS

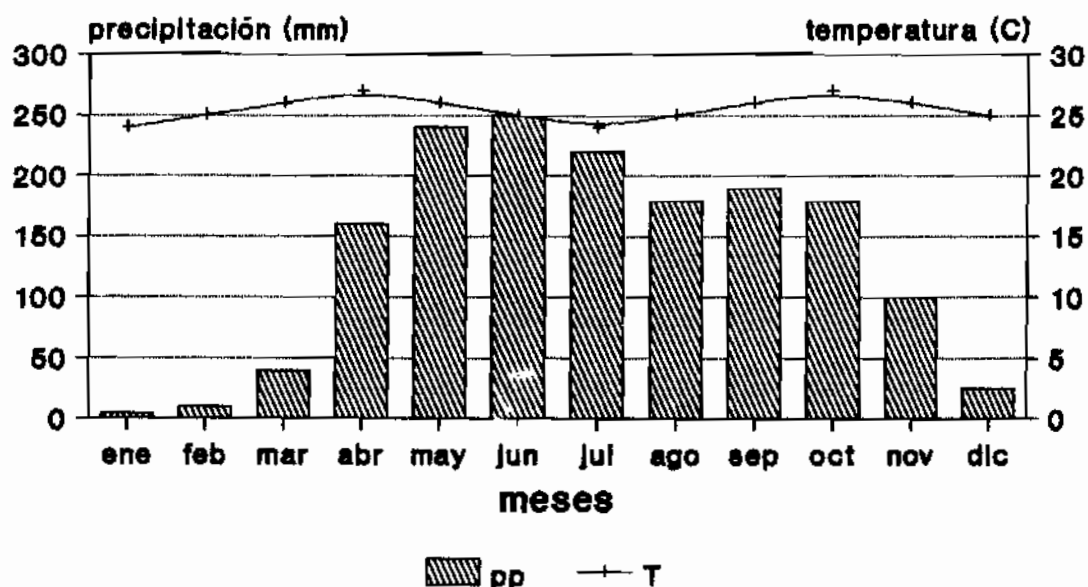


**Figura 1:** *objetivos planteados*



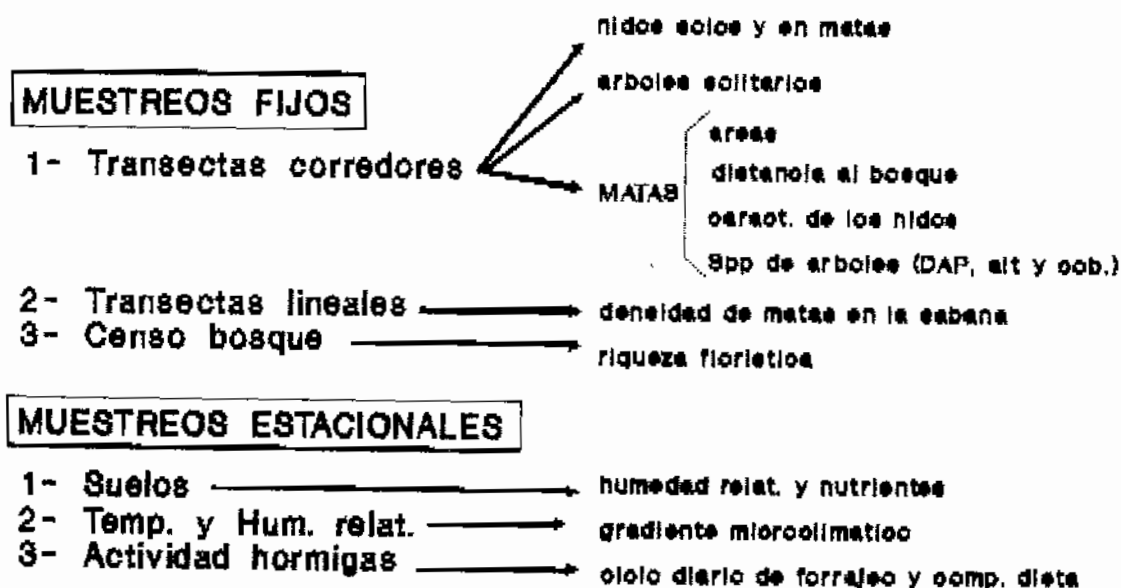
Figuras 2: A-Ubicación de la zona de estudio, al oeste de los Llanos Venezolanos. B- Sabanas de Barinas. C- Detalle del lugar de trabajo: 1- Entrada Hato "Palma Sola", 2- Carretera a Barinas, 3- Bosque en galería, 4- Area de muestreo.

R= 1485 mm    T= 26.4 C



**Figura 3:**

*Precipitación y temperaturas medias mensuales en Barinas.*



**Figura 4:** resumen de las variables analizadas

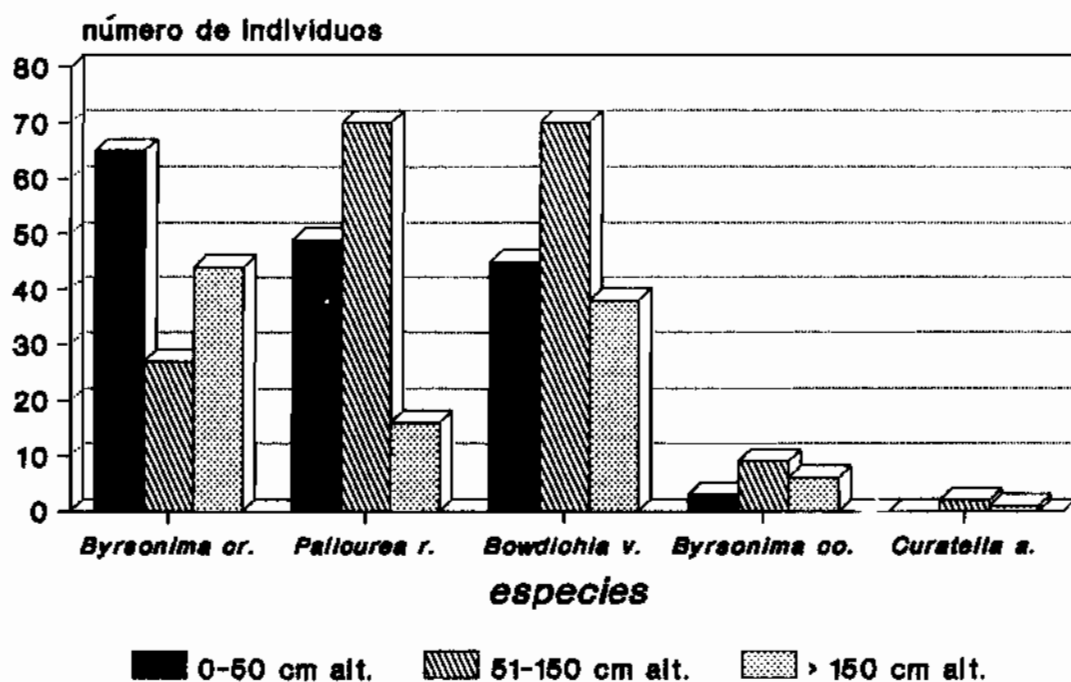


Figura 5: Frec. abs. de árboles solos  
Totales censados en un área de 21.000 m<sup>2</sup>

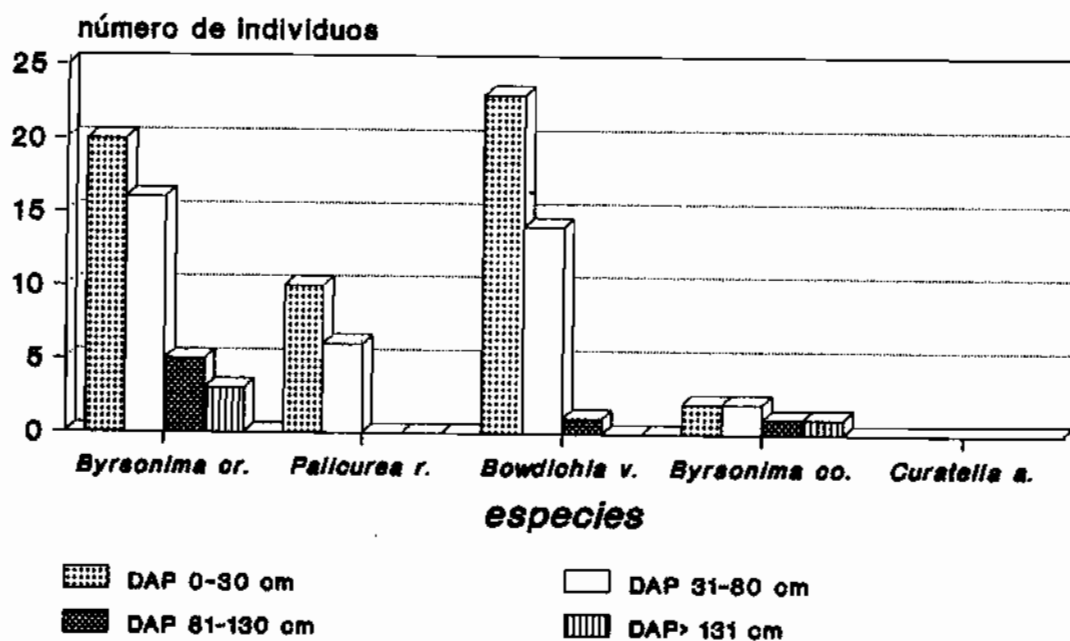
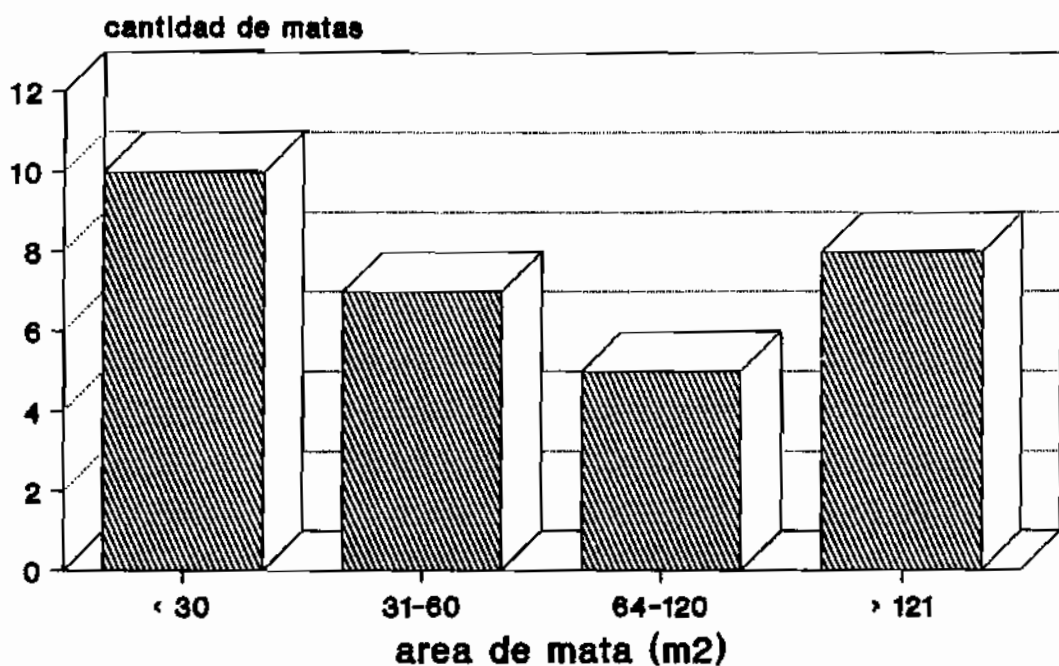
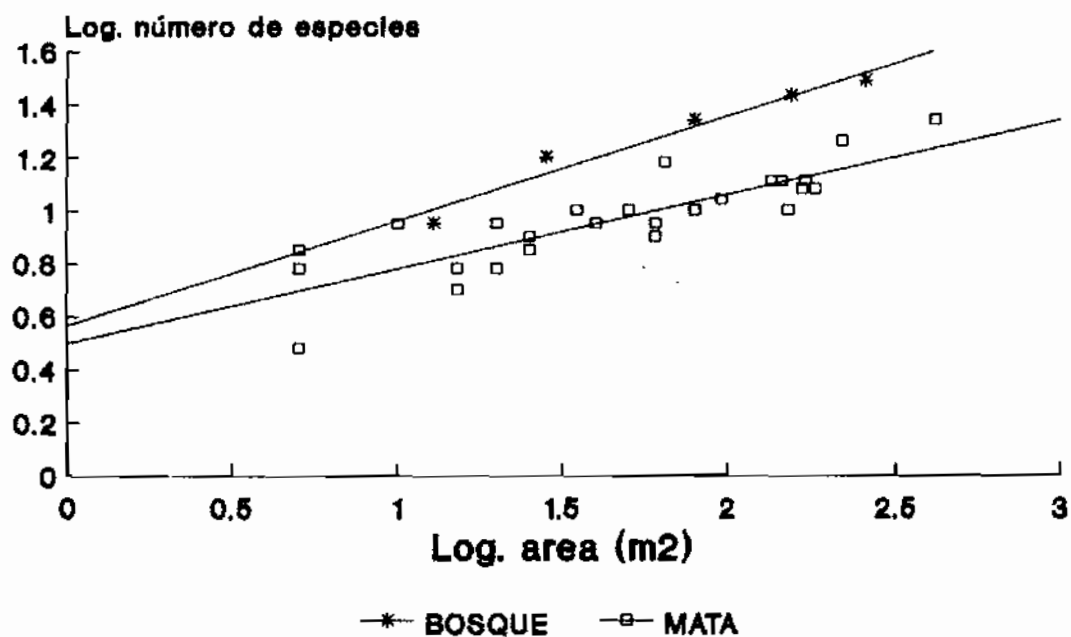


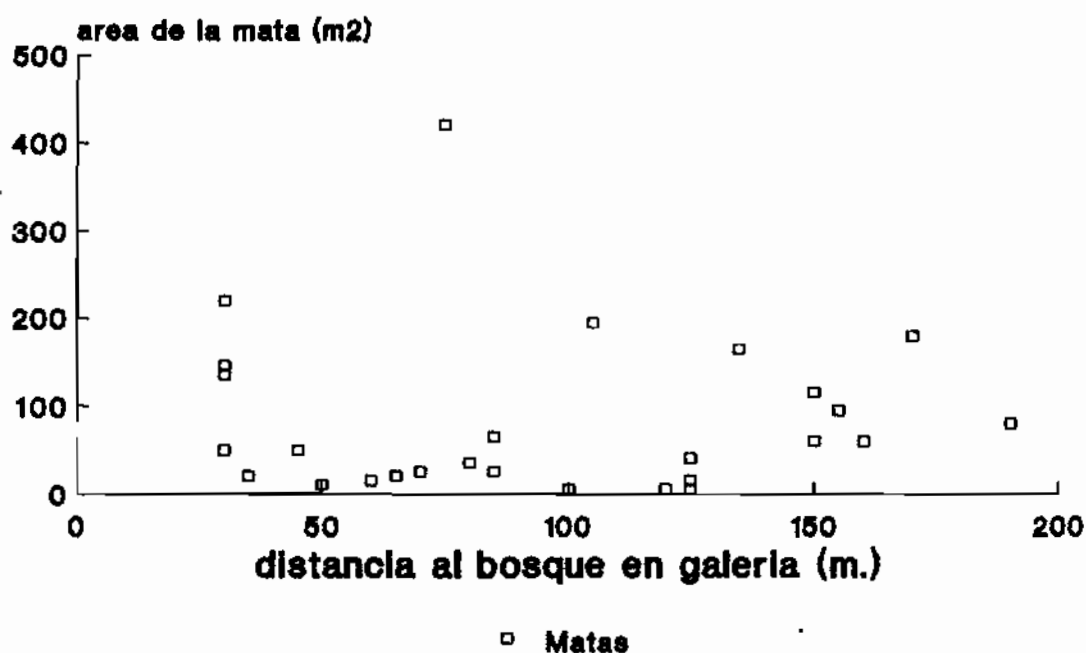
Figura 6: Frec. abs. de árboles solos  
mayores de 150 cm de altura.  
Totales censados en un área de 21.000 m<sup>2</sup>



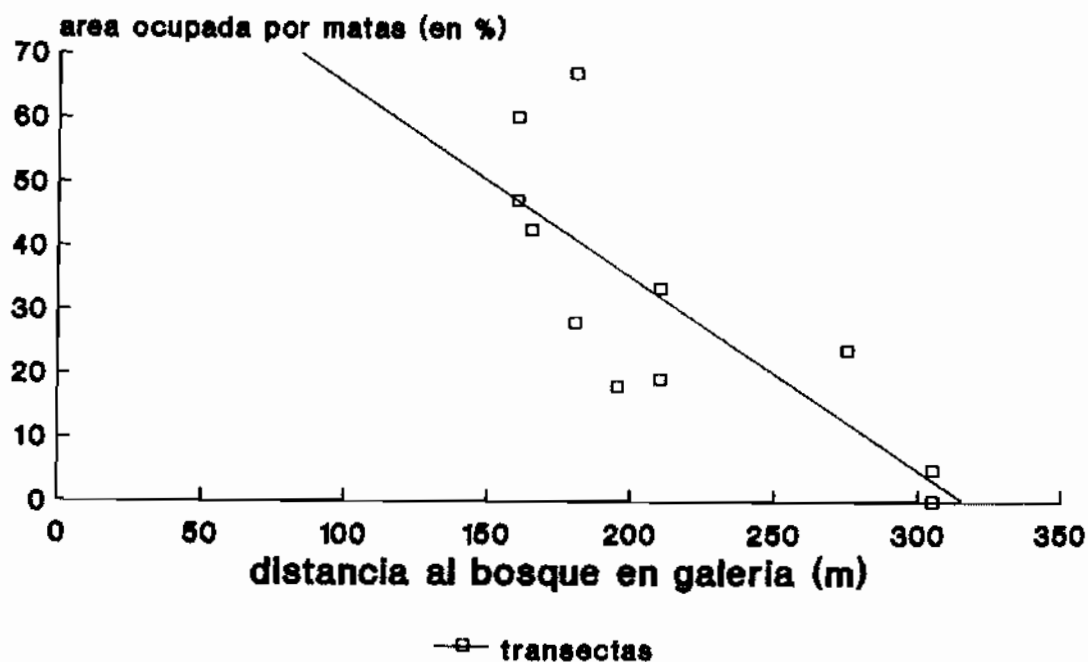
**Figura 7:** Distribución de clases de tamaño de matas (N=30) encontradas en un censo de 21.000 m<sup>2</sup>.



**Figura 8:** Relación especies-área.  
 $r = 0.84$   $P < 0.01$ ,  $z = 0.29$   $c = 3.09$  (Matas)  
 $r = 0.96$   $P < 0.01$ ,  $z = 0.39$   $c = 3.66$  (Bosque)

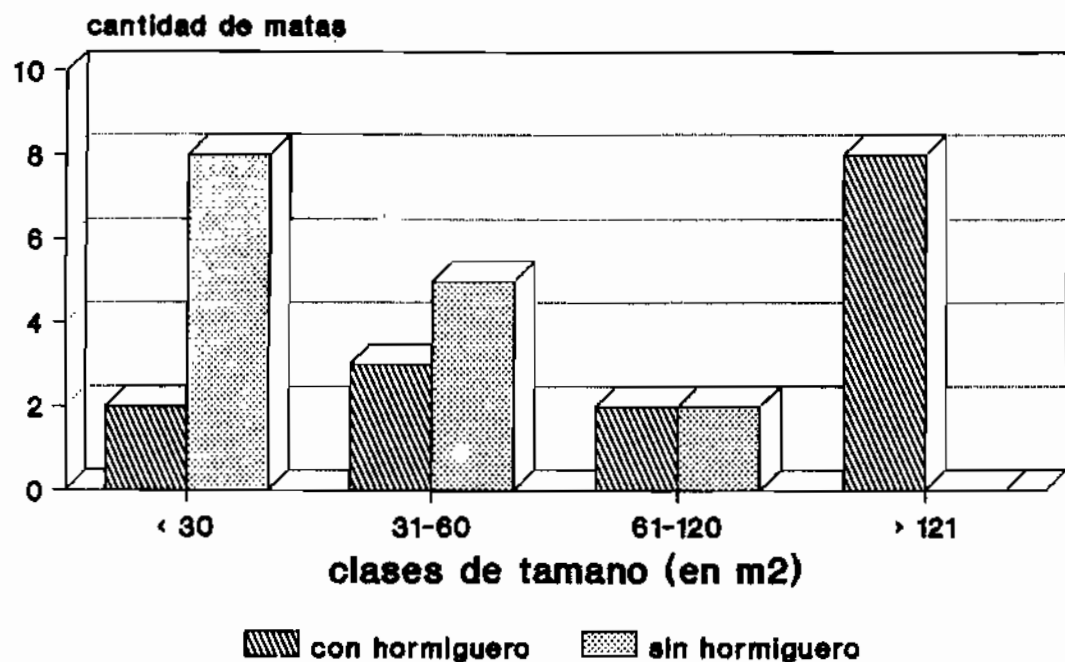


**Figura 9:** Área de las matas en relación a sus distancias al bosque. Total 28 matas en 21.000 m².  $r = -0.03$  (no sig.)

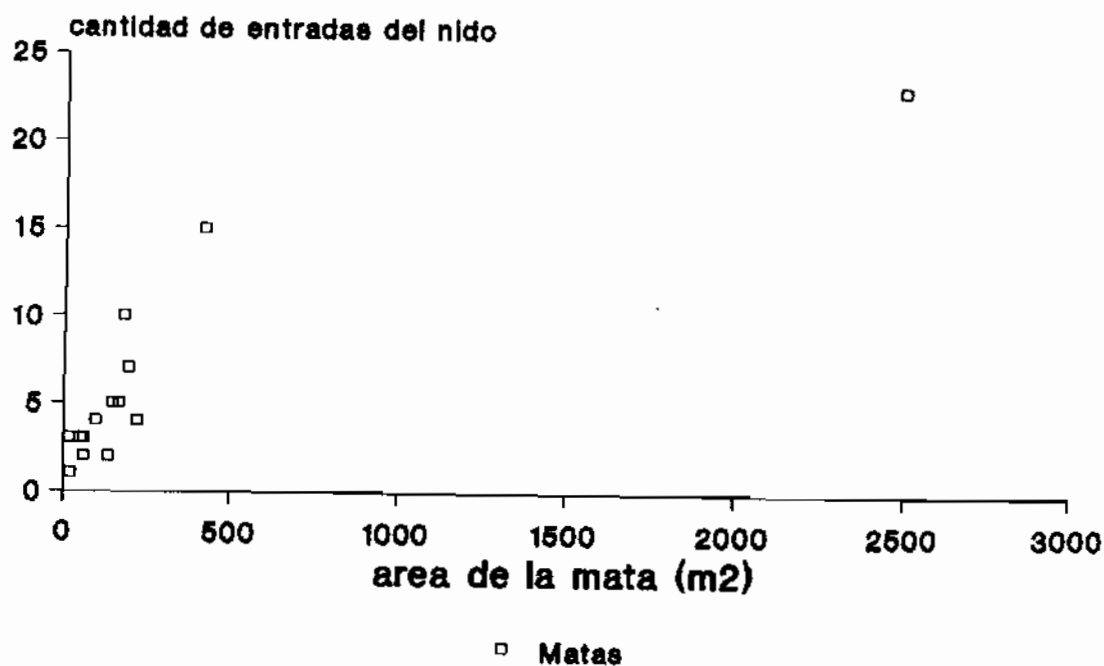


**Figura 10:** % de área ocupada por matas en relación a la distancia al bosque.  $N = 11$  transectas,  $r = -0.80$   $P < 0.01$ ,  $b = -0.3$





**Figura 11:** Distribución de clases de mata con y sin hormiguero.  $D_{max}=8$   $P<0.05$   
 $n_1=n_2=16$ , prueba de Kolmogorov-Smirnov



**Figura 12:** Relación entre área de mata y cantidad de entradas del hormiguero.  $r=0.82$   $P<0.01$  ( $n=15$  matas)

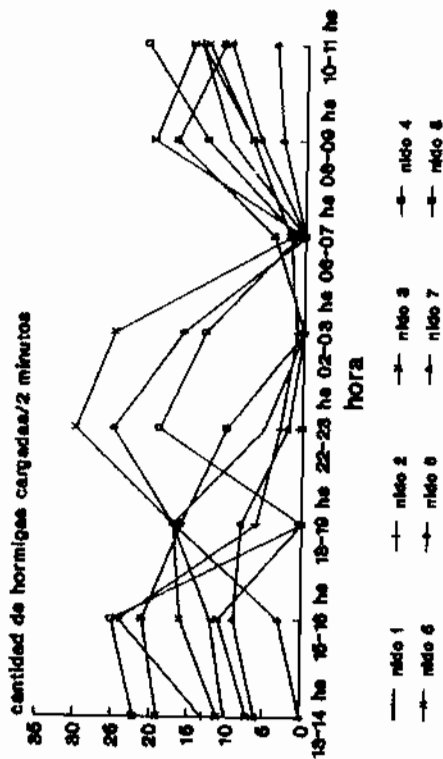


Figura 18: Actividad forrajera de *Atta lasiophthalma*. Ciclo diario medido en el mes de noviembre de 1990.

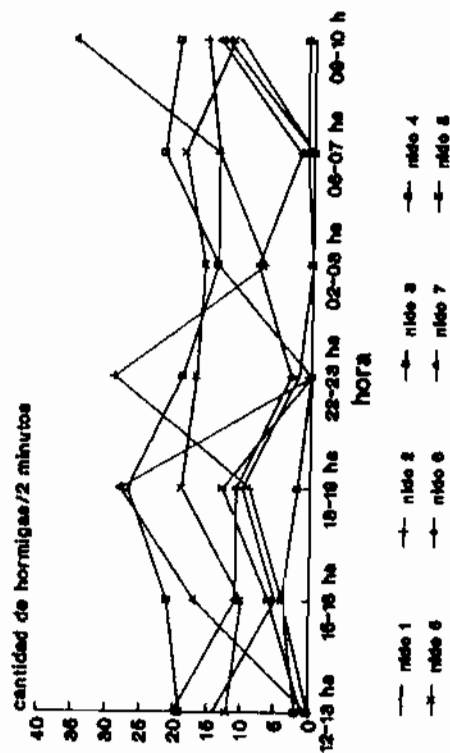


Figura 19: Actividad forrajera de *Atta lasiophthalma*. Ciclo diario medido en el mes de marzo de 1991.

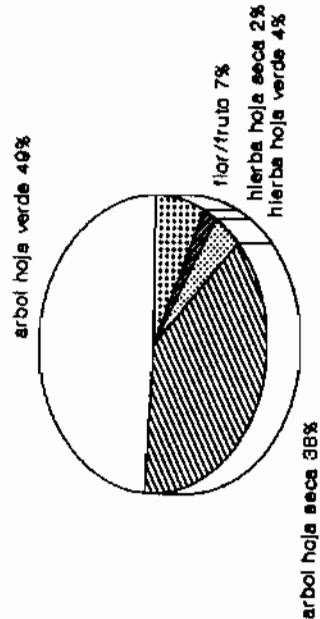


Figura 14: Composición de la dieta de *Atta lasiophthalma* en noviembre de 1990. Los % son promedios de 8 replicas.

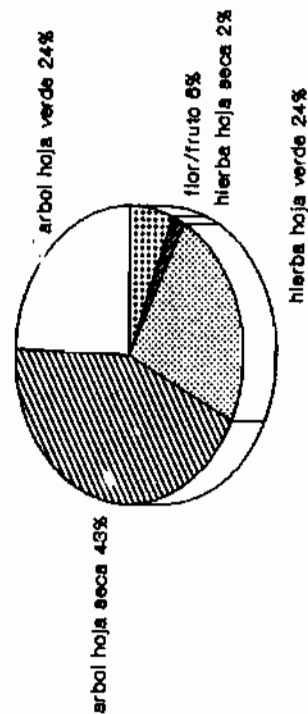


Figura 15: Composición de la dieta de *Atta lasiophthalma* en marzo de 1991. Los % son promedios de 8 replicas.

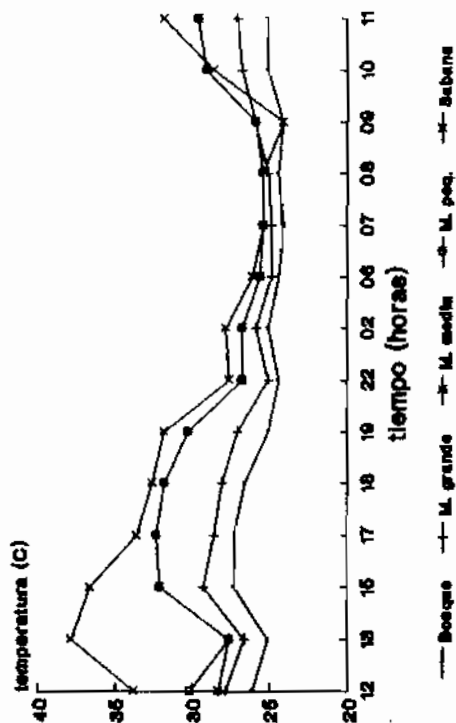


Figura 17c: Ciclo diario de temperatura comparadas (sabana-matas-bosque) a 50 m. Medición de noviembre 1990.

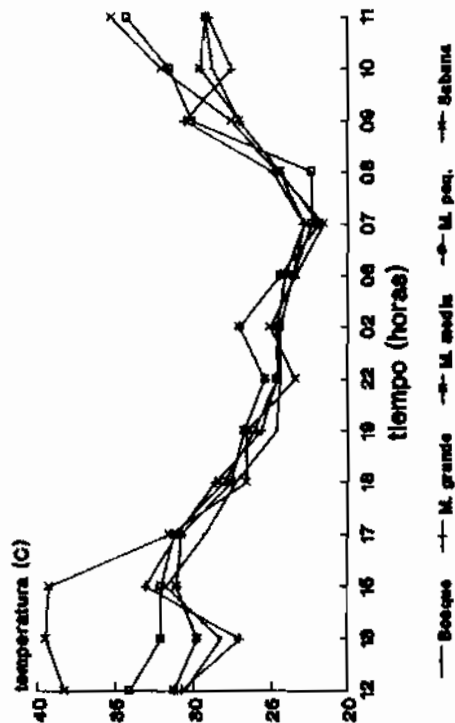


Figura 17d: Ciclo diario de temperaturas comparadas (sabana-matas-bosque) a 1600 m. Medición de noviembre 1990.

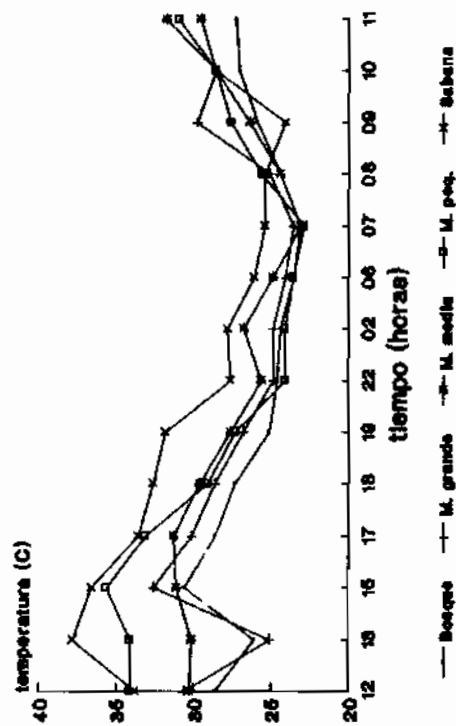


Figura 17b: Ciclo diario de temperatura comparadas (sabana-matas-bosque) a 0 m. Medición de noviembre 1990.

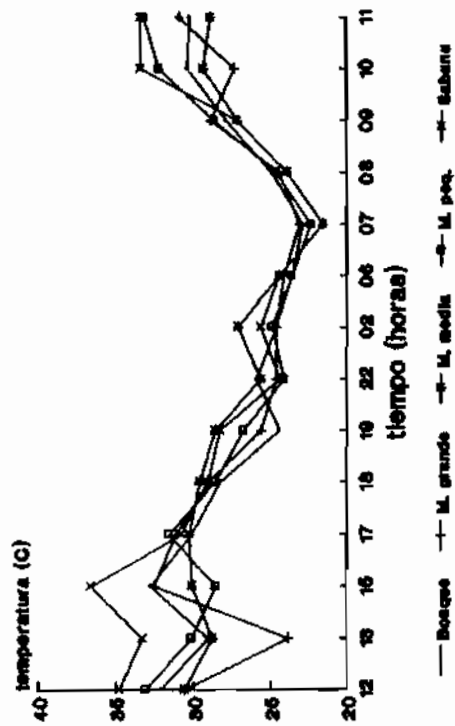


Figura 17e: Ciclo diario de temperatura comparadas (sabana-matas-bosque) a 1600m. Medición de noviembre 1990.

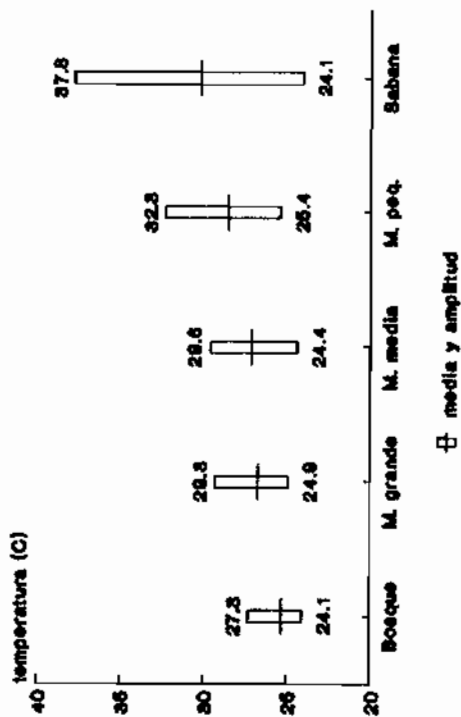


Figura 19a: Amplitud de temperaturas diarias a 0 cm. Comparación sabana-matse-bosque durante noviembre 1990.

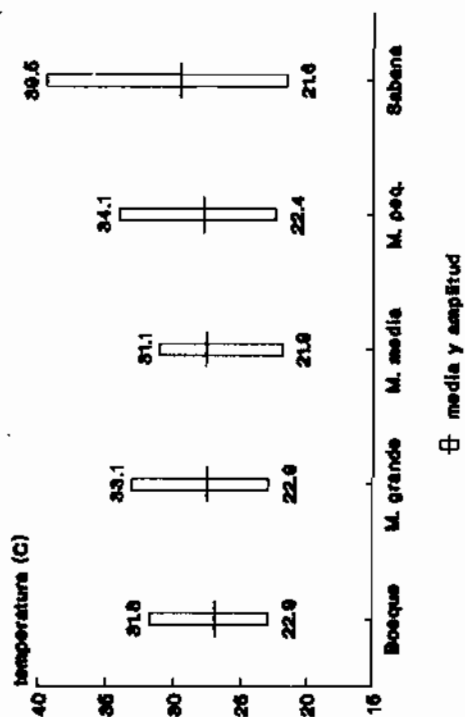


Figura 19c: Amplitud de temperaturas diarias a 10 cm. Comparación sabana-matse-bosque durante noviembre 1990.

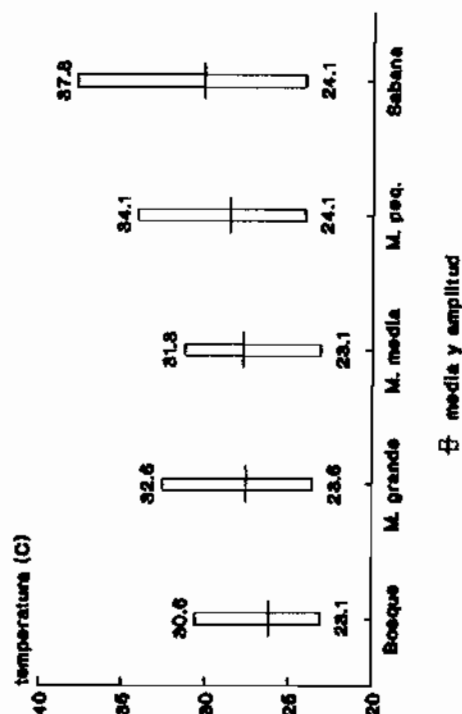


Figura 18b: Amplitud de temperaturas diarias a 0 cm. Comparación sabana-matse-bosque durante noviembre 1990.

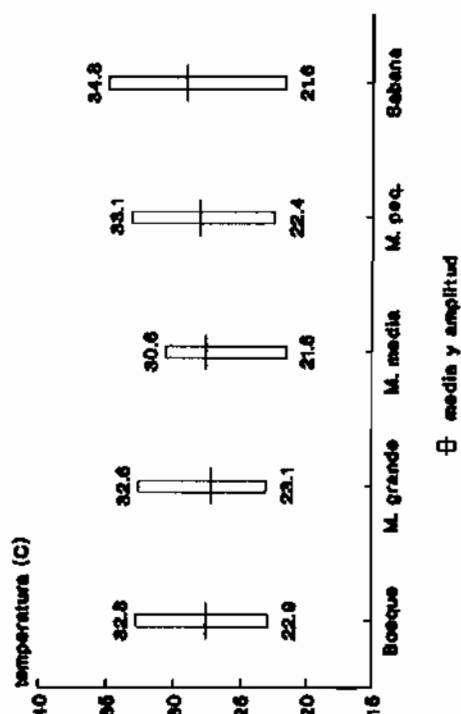


Figura 18d: Amplitud de temperaturas diarias a 150 cm. Comparación sabana-matse-bosque durante noviembre 1990.

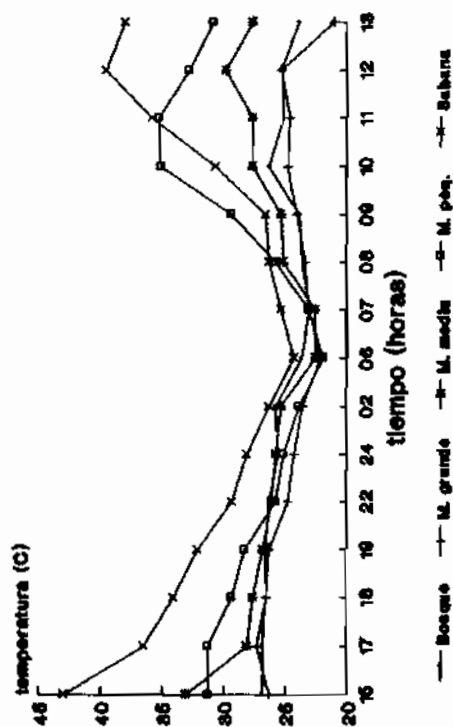


Figura 18a: Ciclo diario de temperaturas comparadas (sabana-matás-bosque) a 5 cm. Medición de marzo 1991.

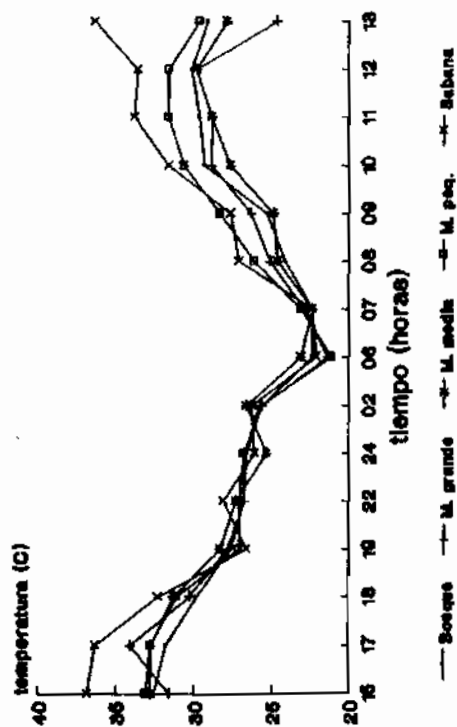


Figura 18b: Ciclo diario de temperaturas comparadas (sabana-matás-bosque) a 15 cm. Medición de marzo 1991.

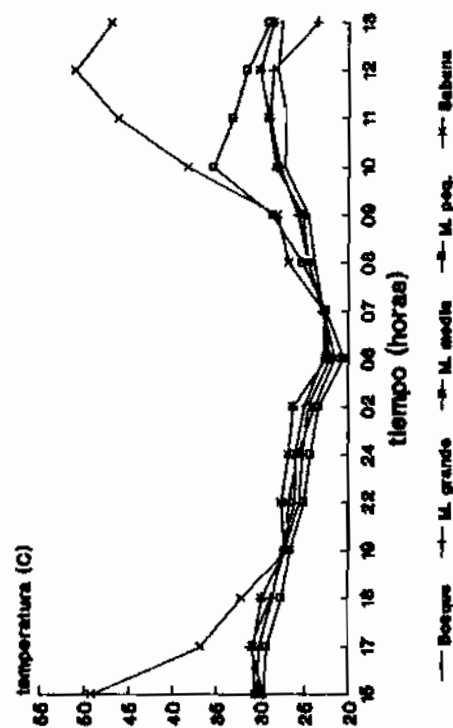


Figura 18b: Ciclo diario de temperaturas comparadas (sabana-matás-bosque) a 0 cm. Medición de marzo 1991.

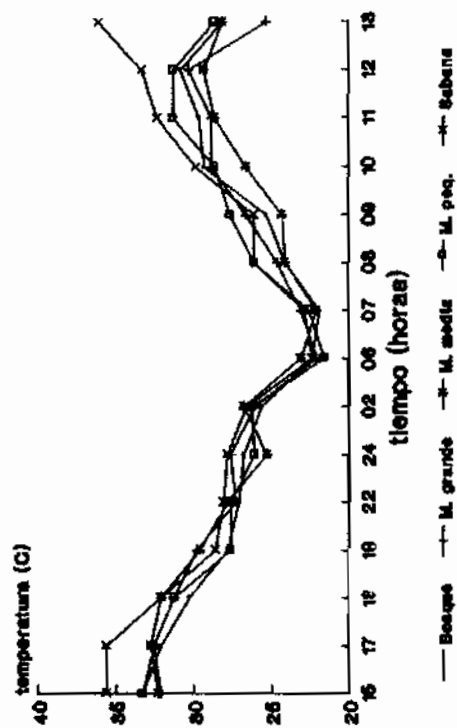


Figura 18c: Ciclo diario de temperaturas comparadas (sabana-matás-bosque) a 100 cm. Medición de marzo 1991.

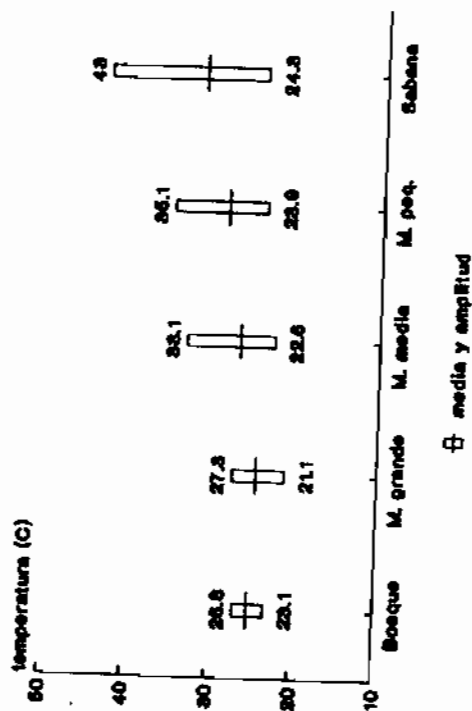


Figura 20a: Amplitud de temperaturas diarias a -6 cm. Comparación sabana-matosa-bosque durante marzo 1991.

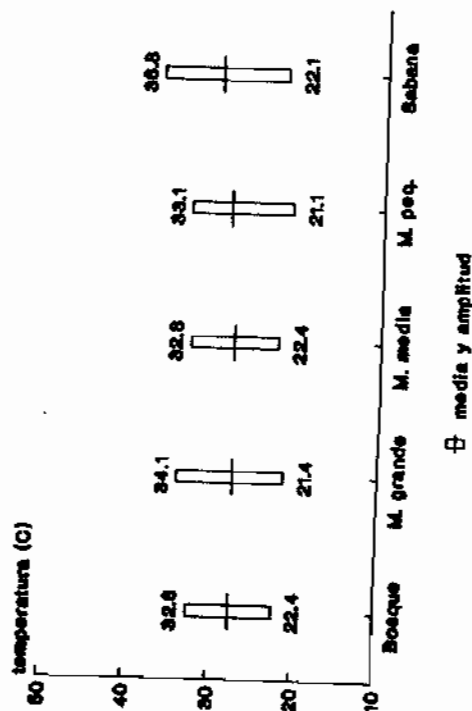


Figura 20b: Amplitud de temperaturas diarias a 16 cm. Comparación sabana-matosa-bosque durante marzo 1991.

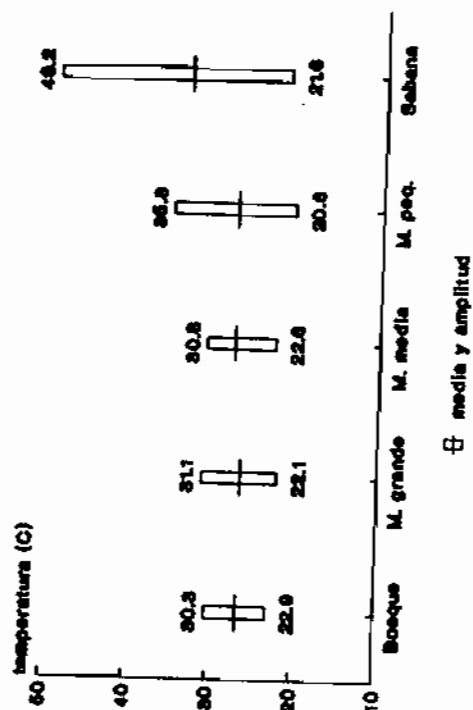


Figura 20c: Amplitud de temperaturas diarias a 0 cm. Comparación sabana-matosa-bosque durante marzo 1991.

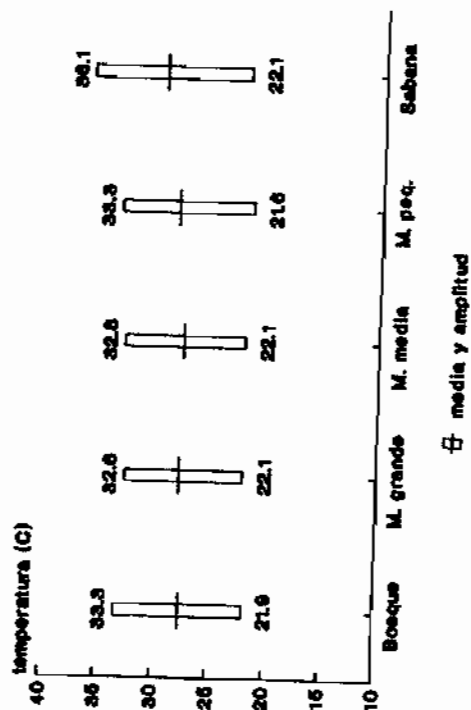


Figura 20d: Amplitud de temperaturas diarias a 150 cm. Comparación sabana-matosa-bosque durante marzo 1991.

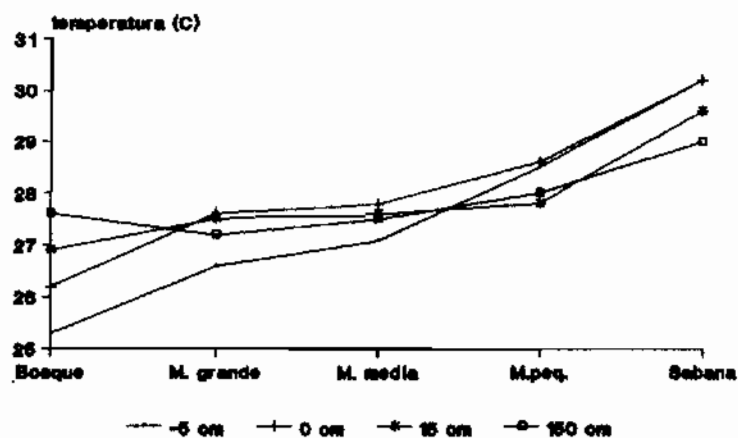


Figura 21: Las temperaturas medias aumentan desde bosque → matas → sabana abierta. Datos de nov. 1990

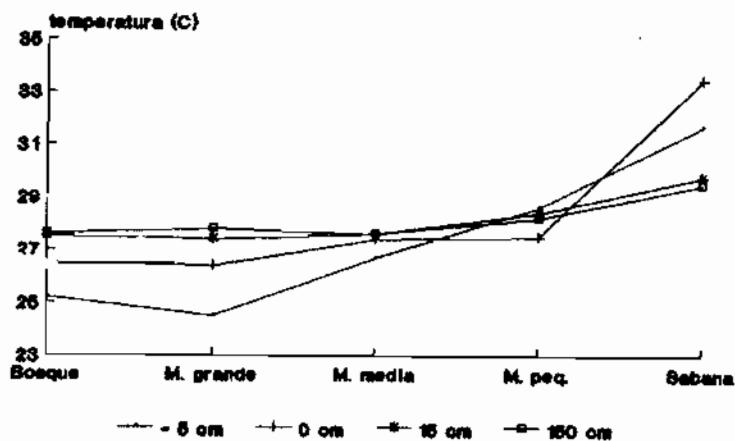


Figura 22: Las temperaturas medias aumentan desde bosque → matas → sabana abierta. Datos de marzo 1991.

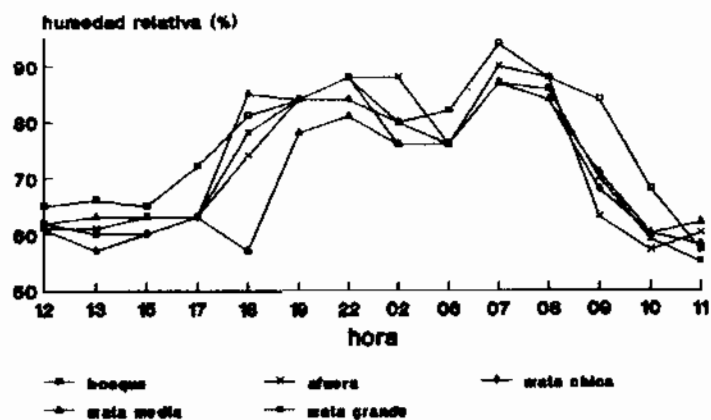
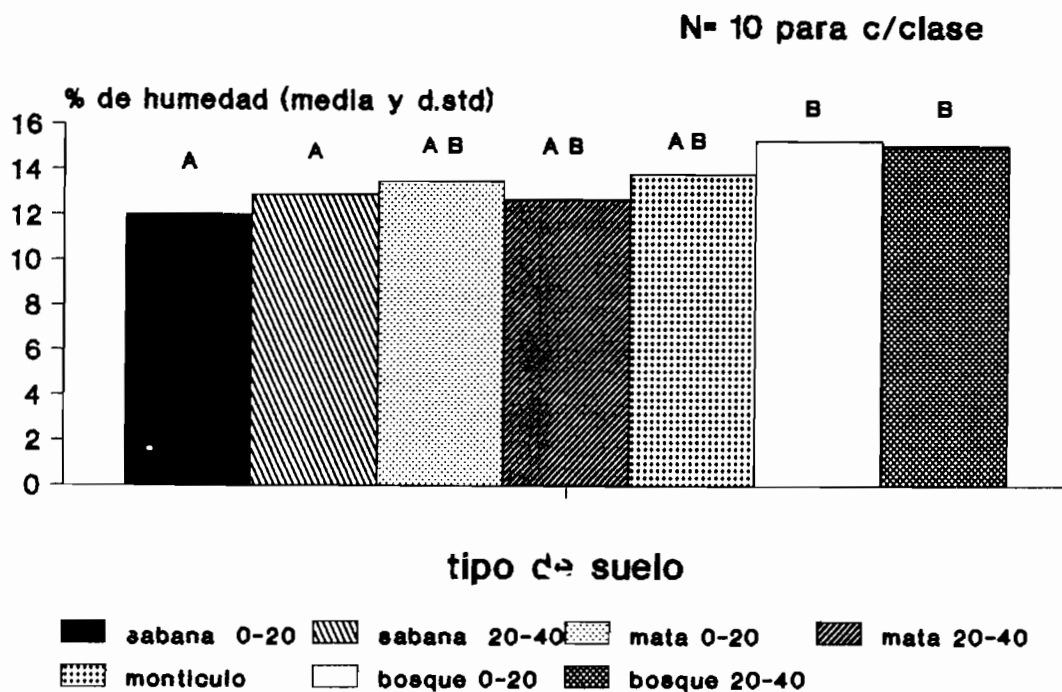
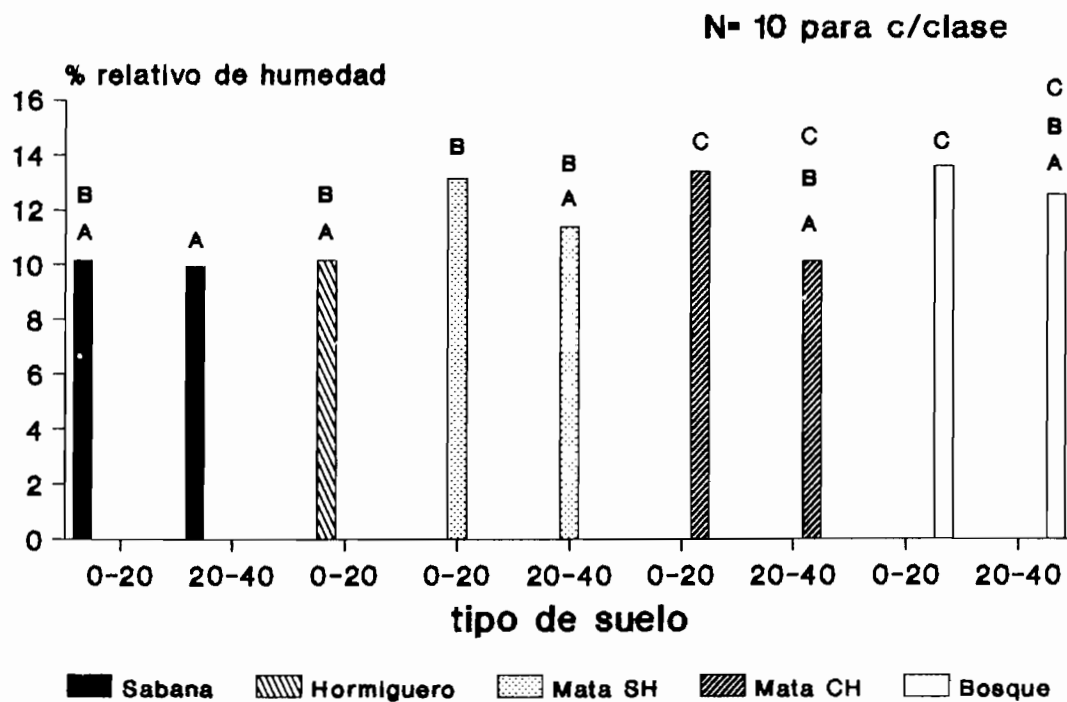


Figura 23: Ciclo diario de humedad rel. comparadas (sabana-matas-bosque) a 150cm. Medición de noviembre 1990.

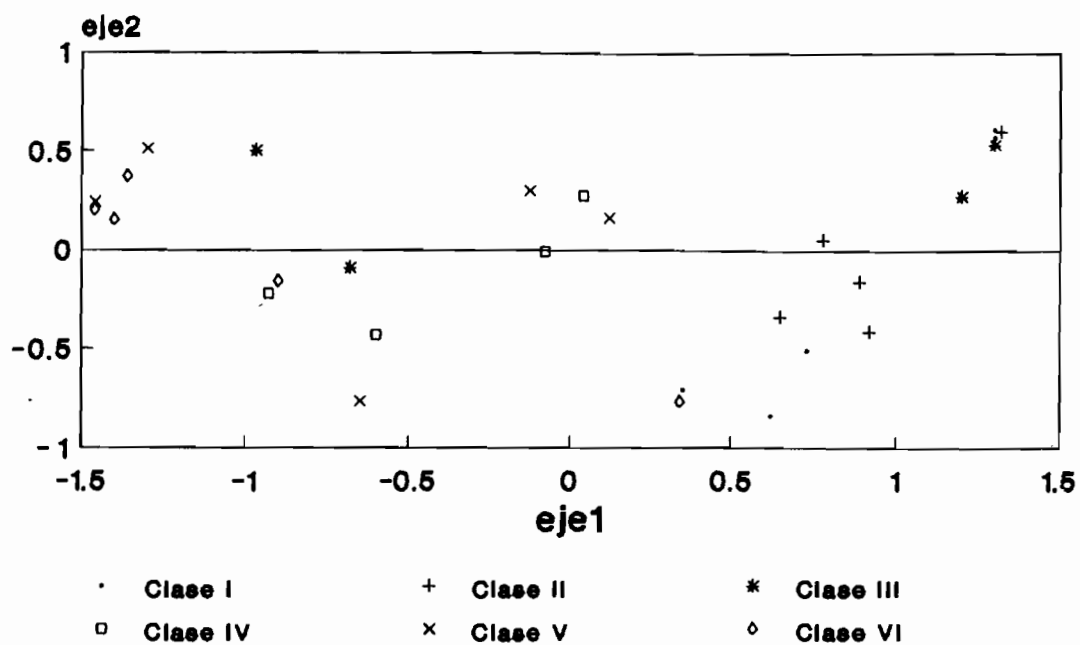


**Figura 24:** Humedad relativa (%) promedio de cada tipo de suelo. (noviembre 1990).  $F=4.2$   $P=0.0013$  A y B grupos homogéneos.

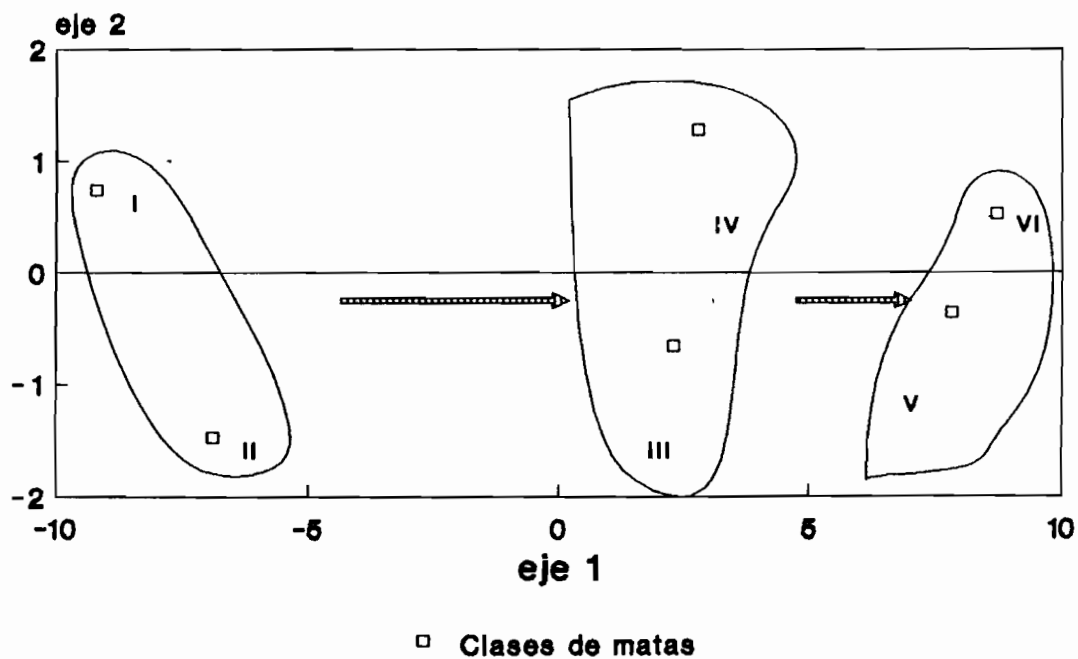


**Figura 25:** Humedad relativa (%) promedio de cada tipo de suelo (marzo 1991).  $F=4.42$   $P<0.001$ . A, B y C grupos homogéneos.

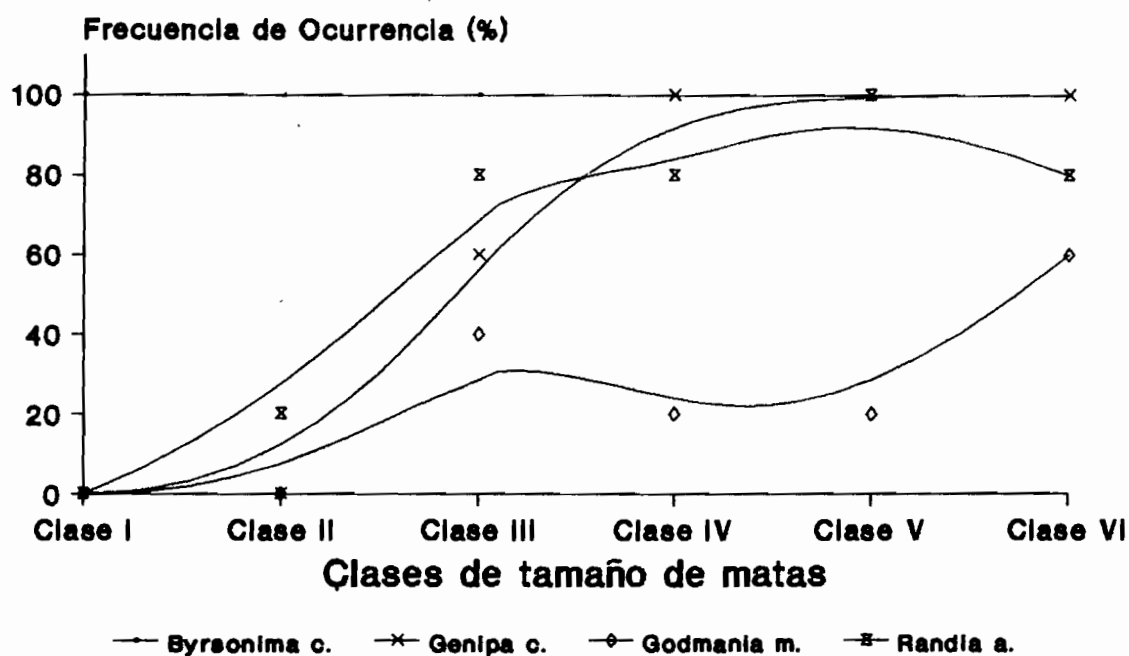




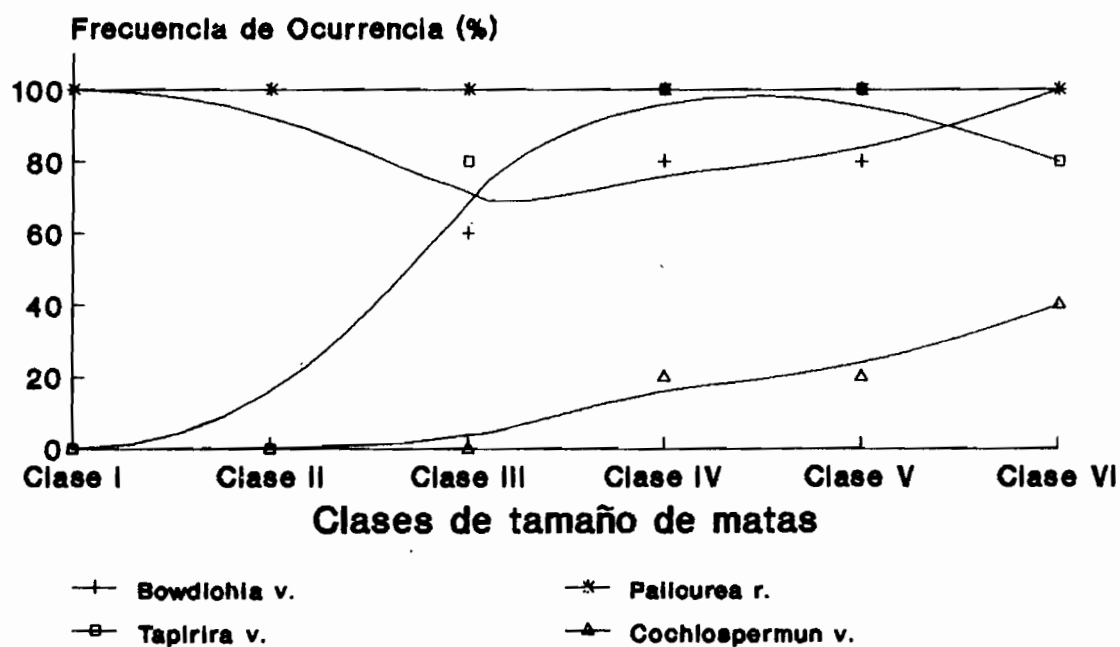
**Figura 28:** Distribución de las matas en los dos primeros ejes del PCA. Se uso matriz de cobertura (N= 28 matas).



**Figura 29:** Distribución de clases de tamaño de matas en los dos primeros ejes del PCA. Se uso matriz de cobertura media



**Figura 30:** Frecuencia de ocurrencia en las diferentes clases de mata (N=5 c/c)  
Las curvas están ajustadas a mano.



**Figura 31:** Frecuencia de ocurrencia en las diferentes clases de mata (N=5 c/c)  
Las curvas están ajustadas a mano.

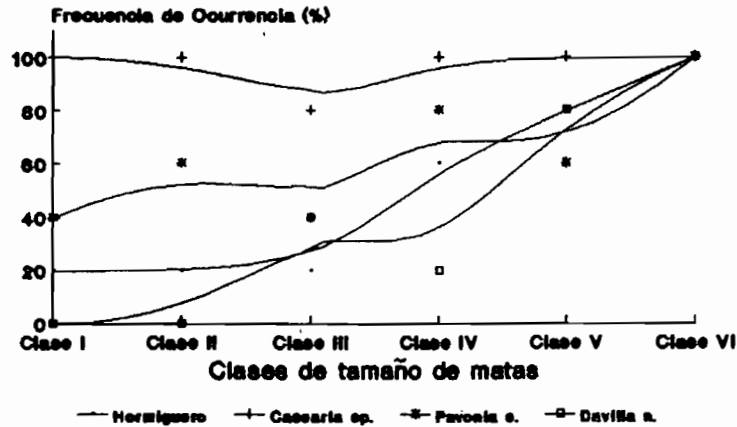


Figura 32: Ocurrencia proporcional en las diferentes clases de matas (N=5 a/a). Las curvas están ajustadas a mano.

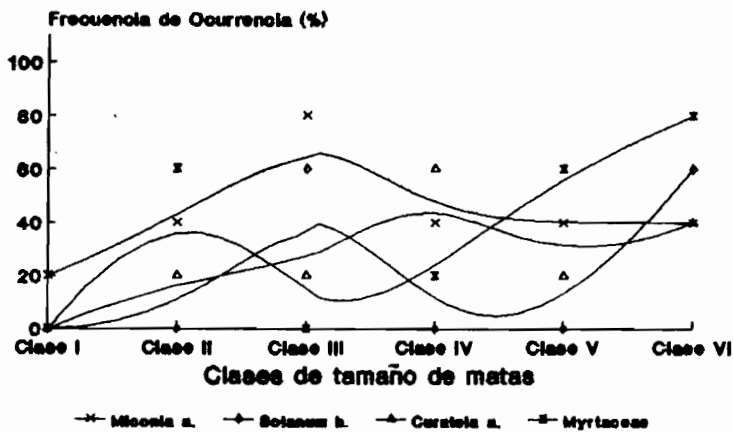


Figura 33: Frecuencia de ocurrencia en las diferentes clases de matas (N=5 a/a). Las curvas están ajustadas a mano.

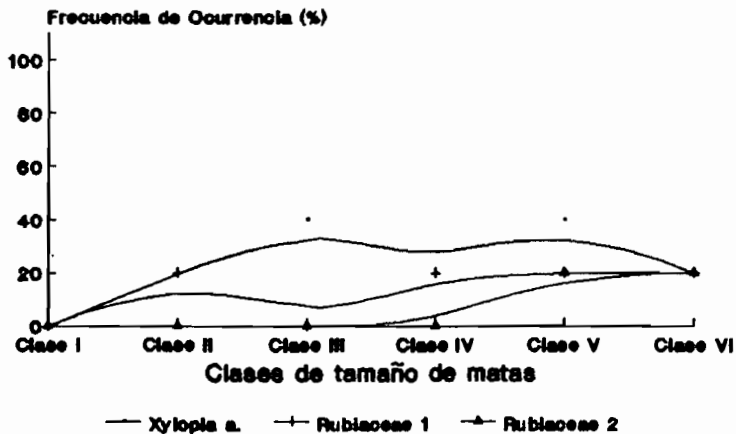


Figura 34: Frecuencia de ocurrencia en las diferentes clases de matas (N=5 a/a). Las curvas están ajustadas a mano.

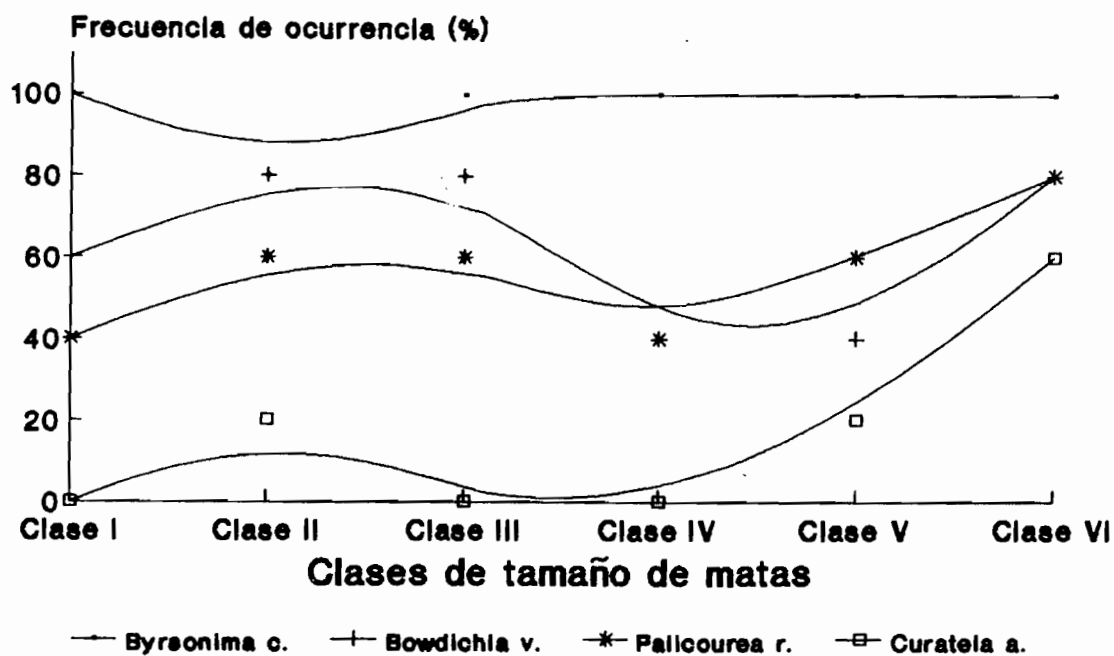


Figura 35: Frecuencia de ocurrencia de los ind. >150 cm de altura en las diferentes clases de mata.

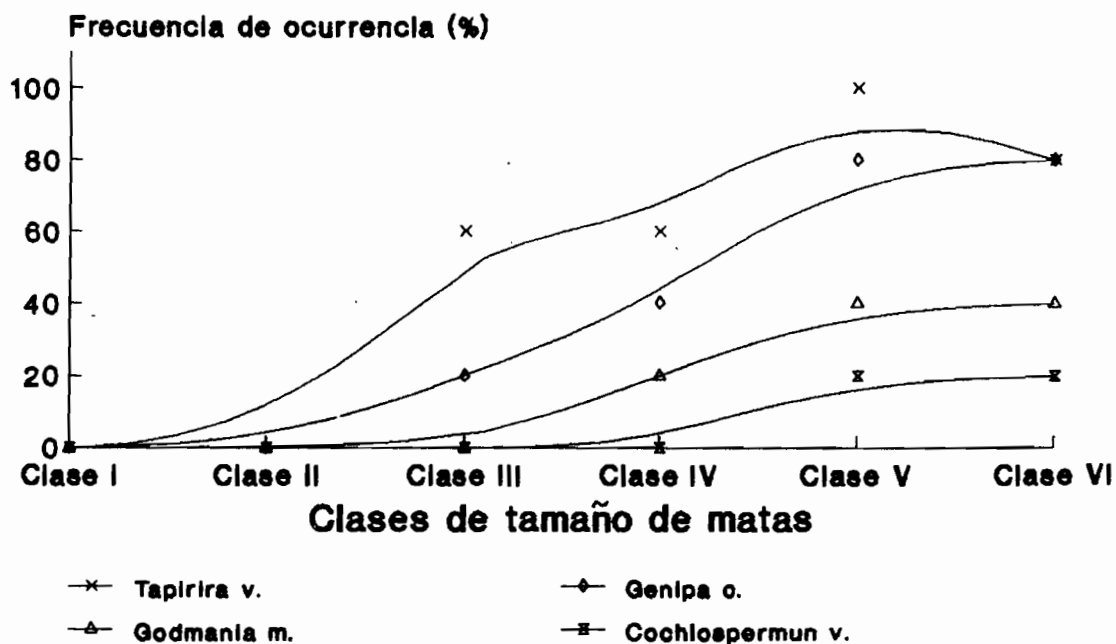
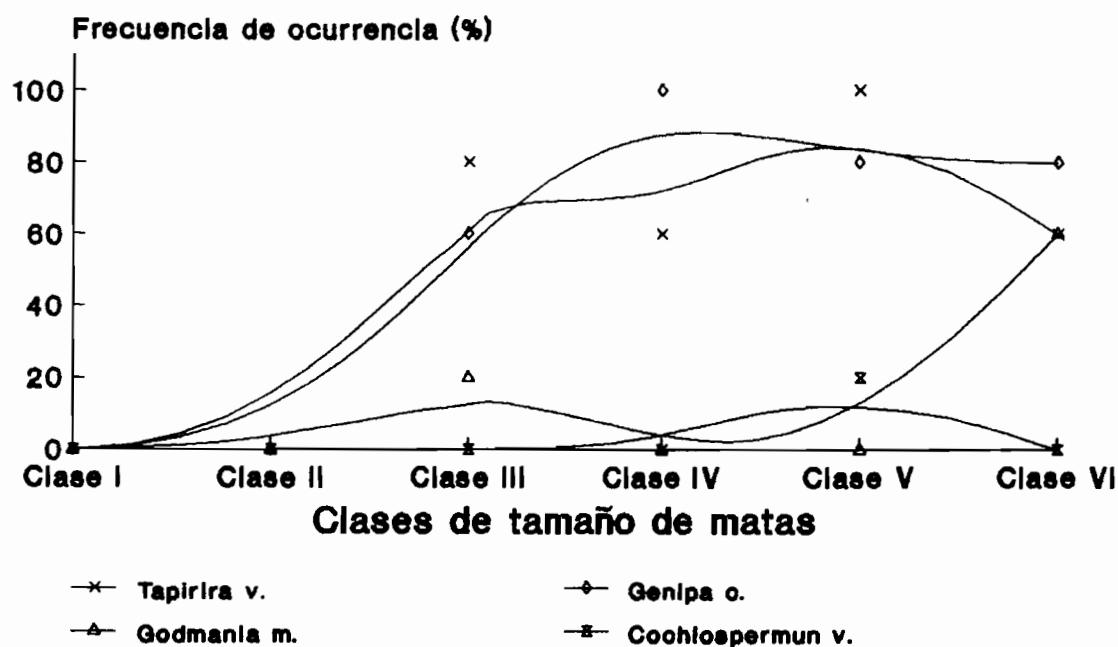
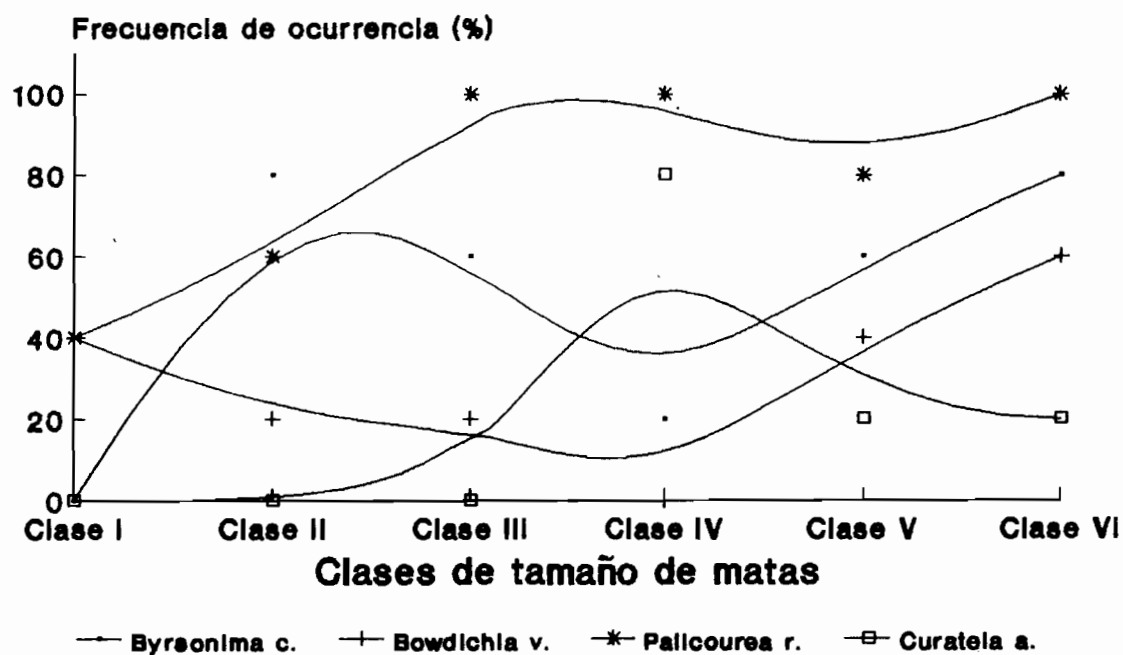


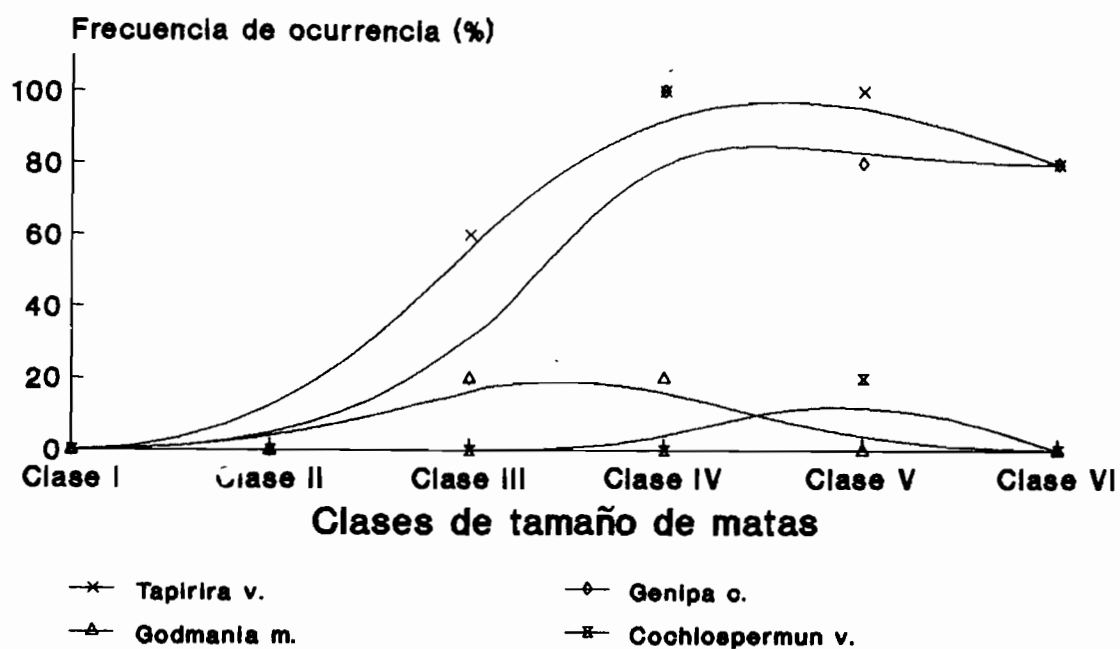
Figura 36: Frecuencia de ocurrencia de los ind. >150 cm de altura en las diferentes clases de mata.



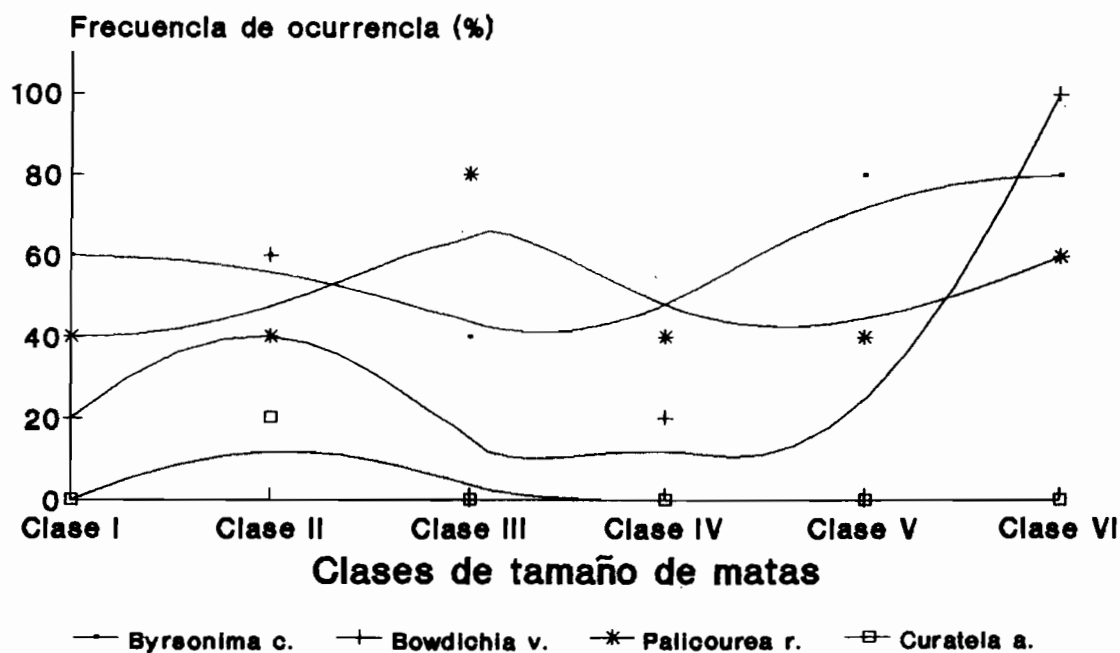
**Figura 37:** Frecuencia de ocurrencia de los ind. entre 150-50 cm de altura en las diferentes clases de matas.



**Figura 38:** Frecuencia de ocurrencia de los ind. entre 150-50 cm de altura en las diferentes clases de matas.



**Figura 39:** Frecuencia de ocurrencia de los Ind. < 50 cm de altura en las diferentes clases de matas.



**Figura 40:** Frecuencia de ocurrencia de los Ind. < 50 cm de altura en las diferentes clases de matas.

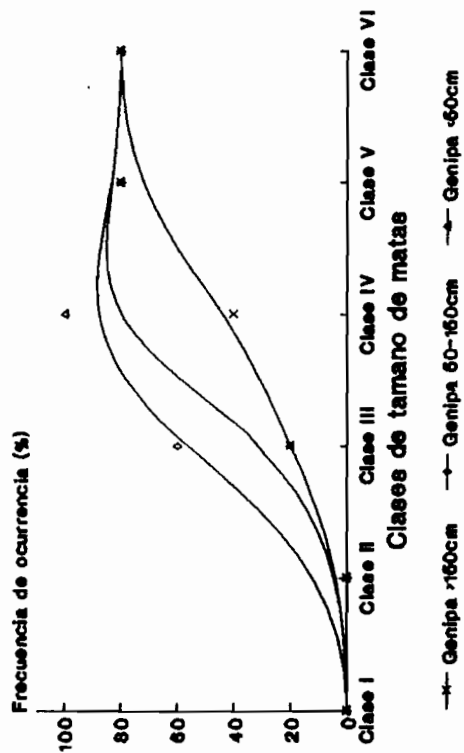


Figura 4a. Frecuencia de ocurrencia de *Genipa ocrea* en las diferentes clases de mata.

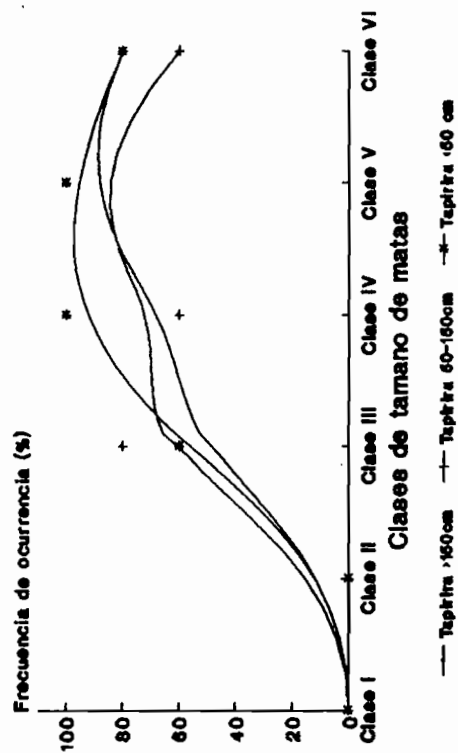


Figura 4b. Frecuencia de ocurrencia de *Tapirira velutifolia* en las diferentes clases de matas.

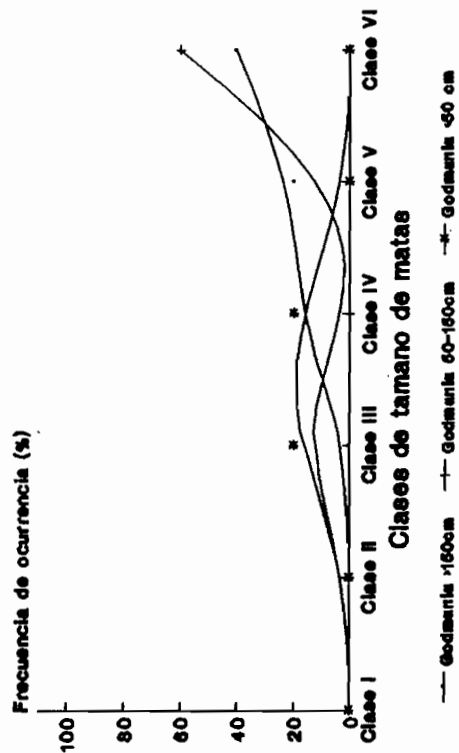


Figura 4c. Frecuencia de ocurrencia de *Godmanila macrocarpa* en las diferentes clases de matas.

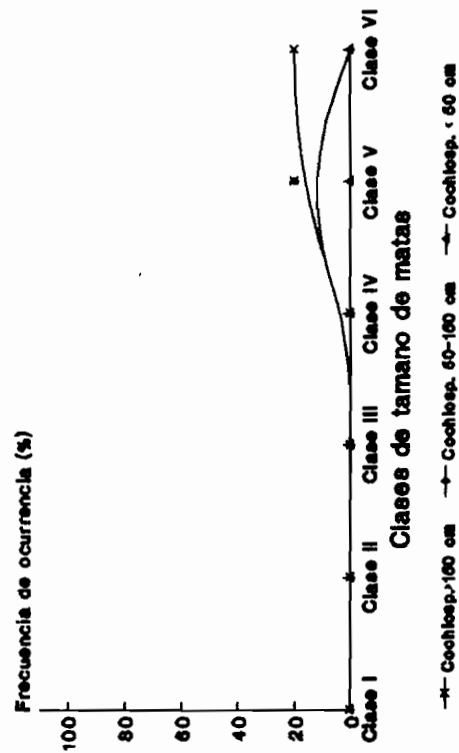


Figura 4d. Frecuencia de ocurrencia de *Cochlospermum vitellifolium* en las diferentes clases de matas.

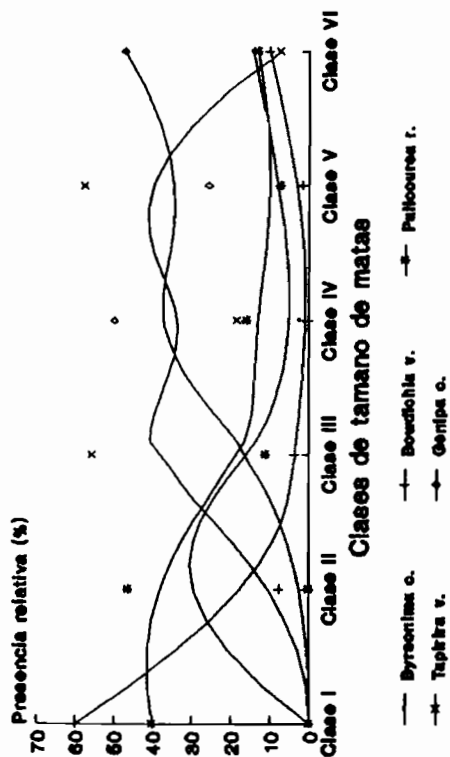


Figura 46a. Presencia relativa de las spp. <80cm de altura (100%-total de c/clase) en las diferentes clases de matas.

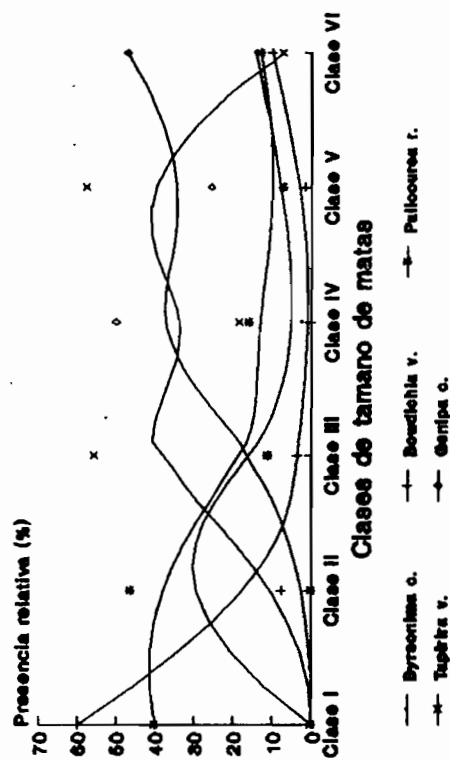


Figura 46b. Presencia relativa de las spp. de 60-150cm alt (100%-total de c/clase) en las diferentes clases de matas.

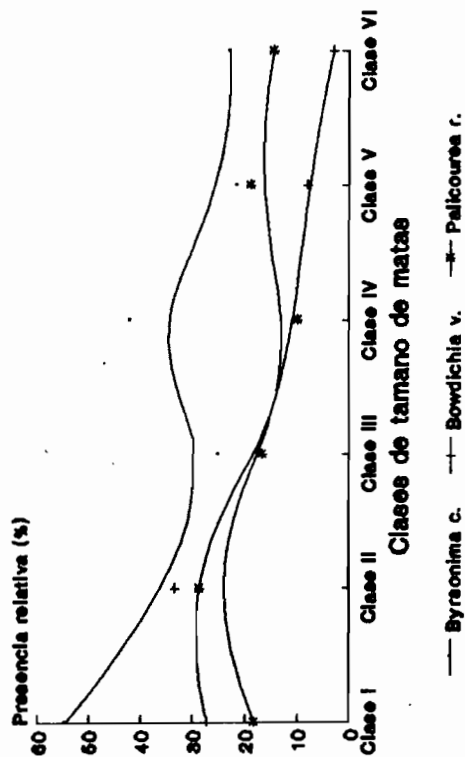


Figura 47. Presencia relativa de las spp. >150 cm (100%-total de c/clase) en las diferentes clases de tamaño de matas.

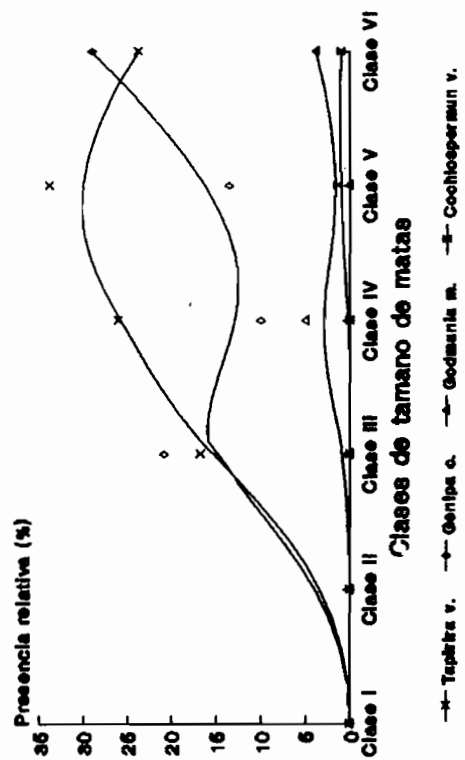
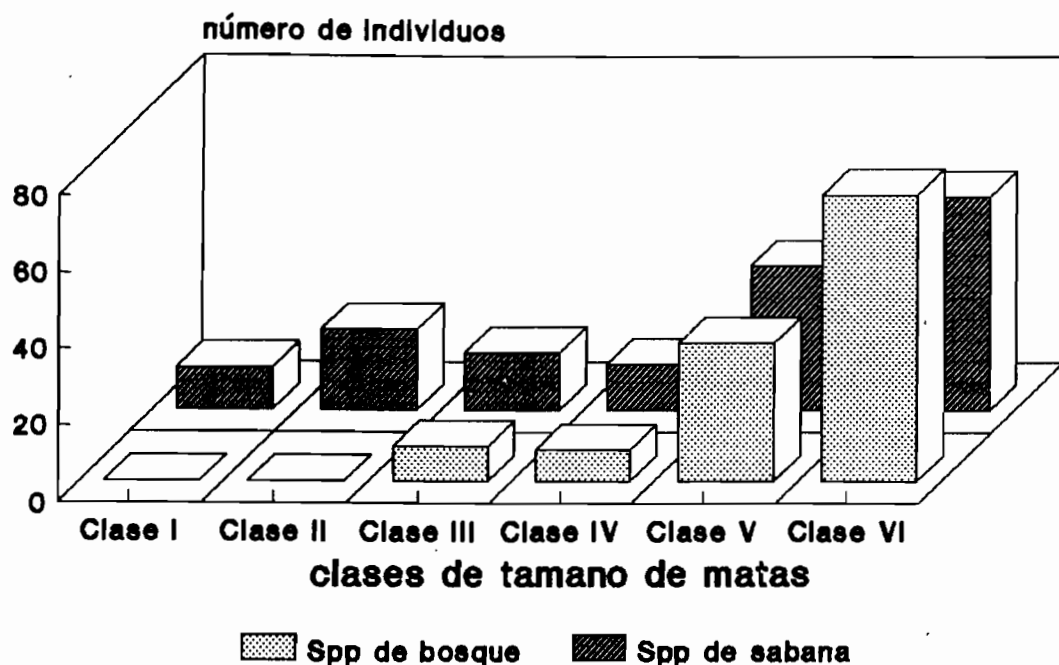
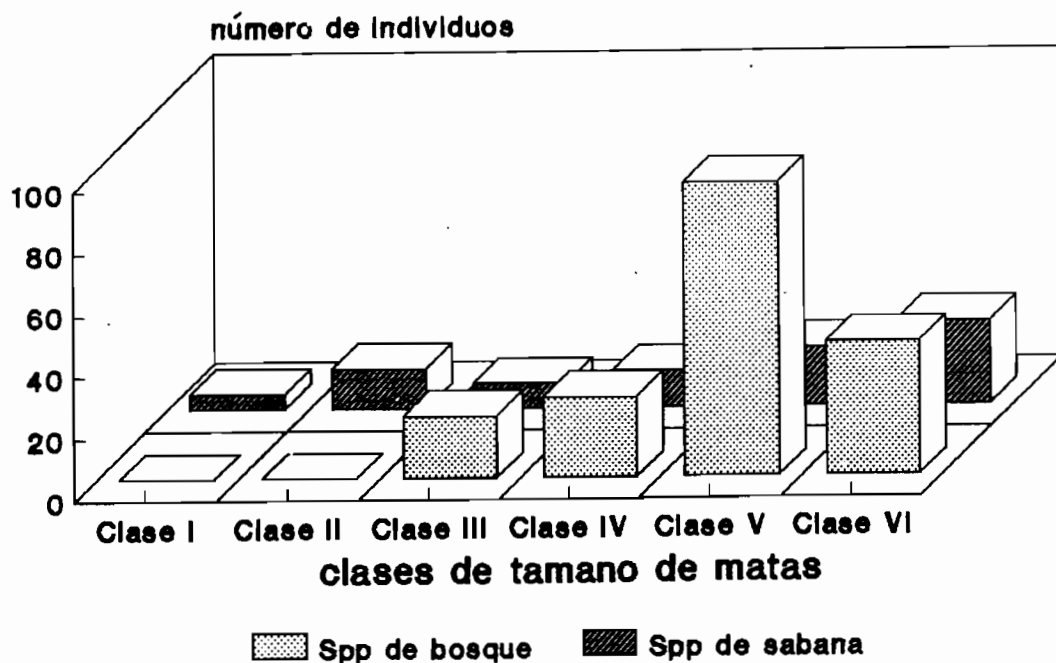


Figura 48. Presencia relativa de las spp. >160 cm (100%-total de c/clase) en las diferentes clases de tamaño de matas.





**Figura 49:** Cantidad de Ind. de bosque y sabana >150 cm de altura en las clases de tamaño de matas.  $X^2= 32.1$   $P<.001$



**Figura 50:** Cantidad de Ind. de bosque y sabana de 150-50 cm de alt. en las clases de tamaño de mata.  $X^2=52.9$   $P<.001$

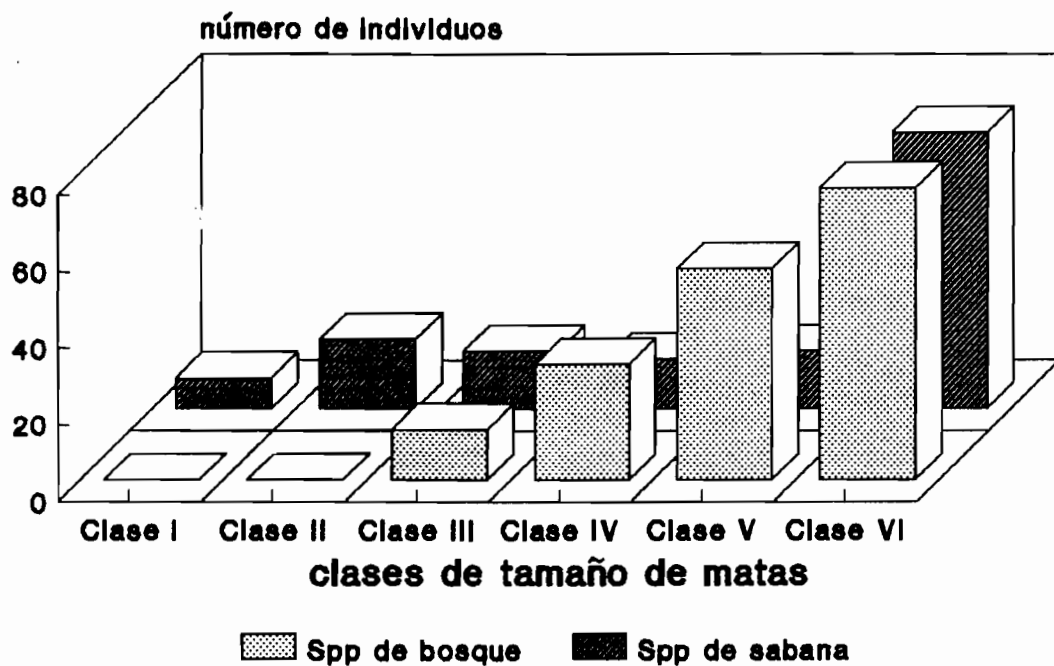


Figura 51: Cantidad de Ind. de bosque y sabana < 50 cm de altura en las clases de tamaño de mata.  $\chi^2 = 52.6$   $P < .001$

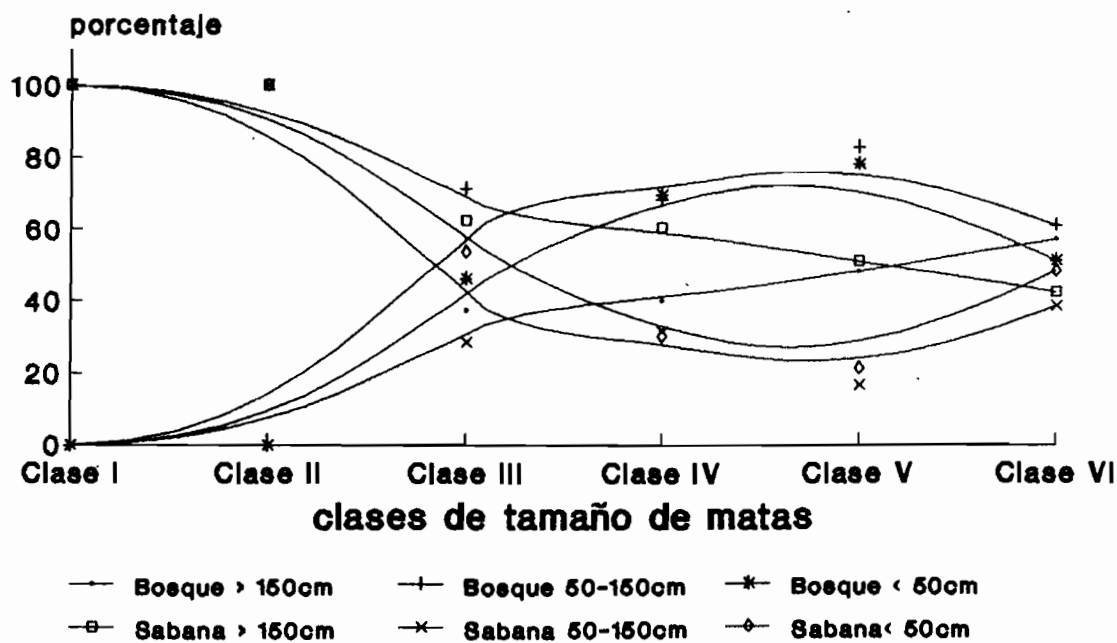


Figura 52: Proporción de árboles de bosque y sabana de diferentes alturas en las clases de tamaño de mata.

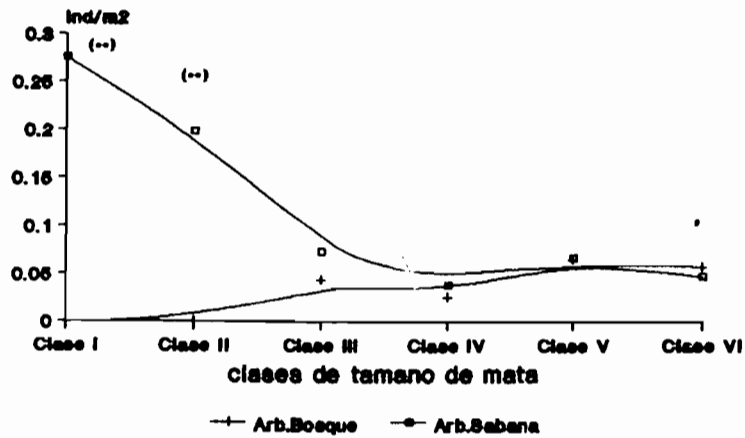


Figura 63: Densidad promedio de spp de bosque/sabana > 160 cm altura para cada clase de mator. (\*\*)- $P < 0.02$ , (\*)- $P < 0.10$ .

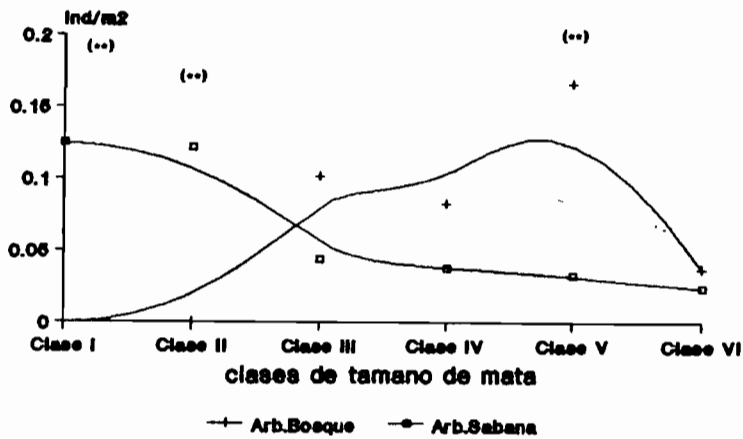


Figura 64: Densidad promedio de spp de bosque/sabana de 160-50 cm alt. para cada clase de mator. (\*\*)- $P < 0.02$ , (\*)- $P < 0.10$ .

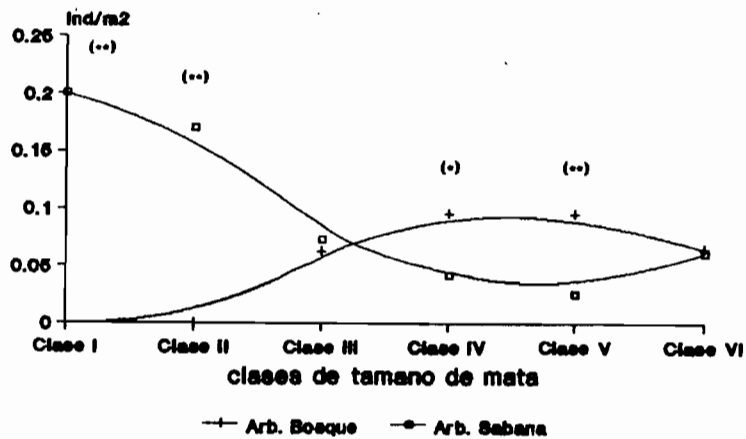
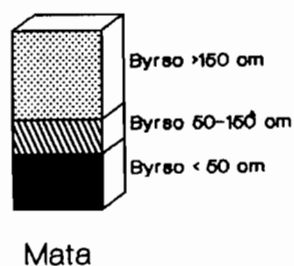
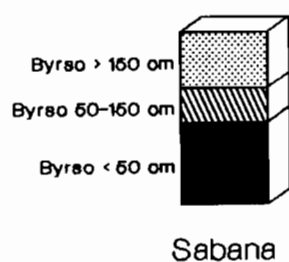
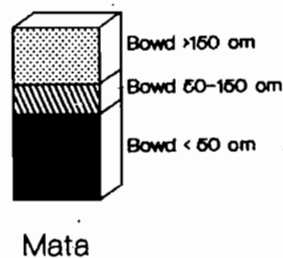
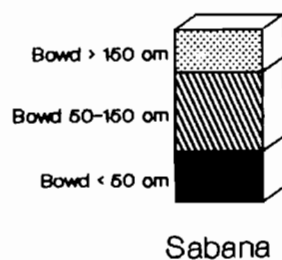


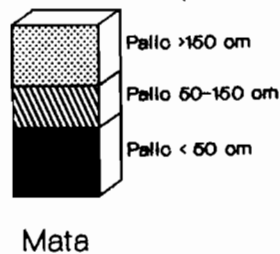
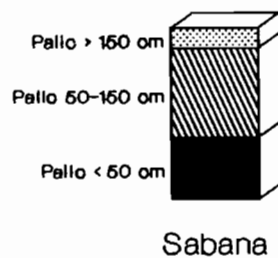
Figura 65: Densidad promedio de spp de bosque/sabana < 60 cm altura para cada clase de mator. (\*\*)- $P < 0.02$ , (\*)- $P < 0.10$ .



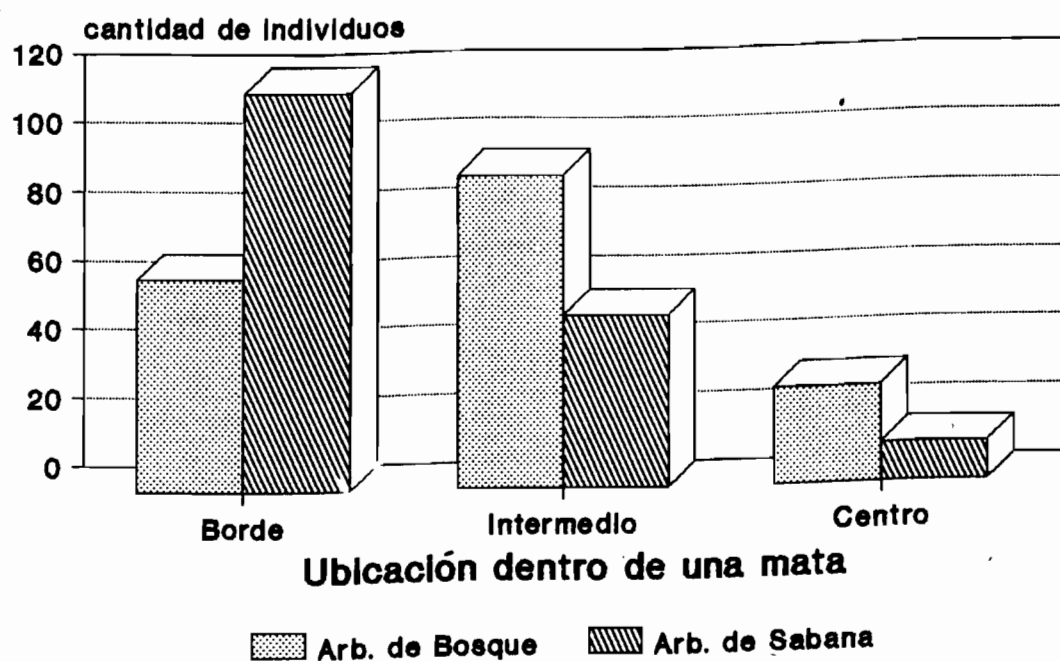
**Figura 66:** Proporción de *Byrsonima c.* de cada clase de altura en sabana y mata.  $\chi^2= 12.4$   $P<0.1$



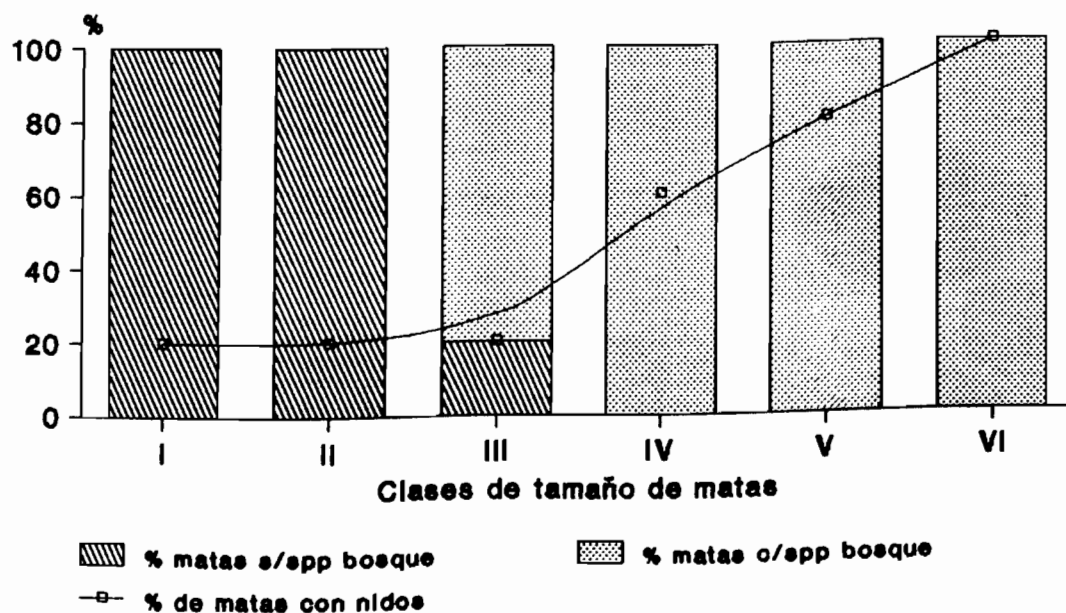
**Figura 67:** Proporción de *Bowdichia v.* de cada clase de altura en sabana y mata.  $\chi^2= 18.8$   $P<0.1$



**Figura 68:** Proporción de *Palicourea r.* de cada clase de altura en sabana y mata.  $\chi^2= 30.8$   $P<0.1$

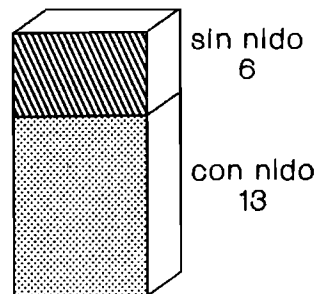
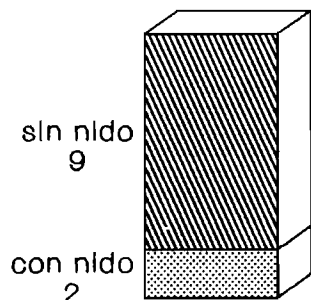


**Figura 59:** Ubicación de árboles de sabana y bosque dentro de una mata.  
 $\chi^2 = 35.7$   $P < 0.012$  Matas censadas = 6



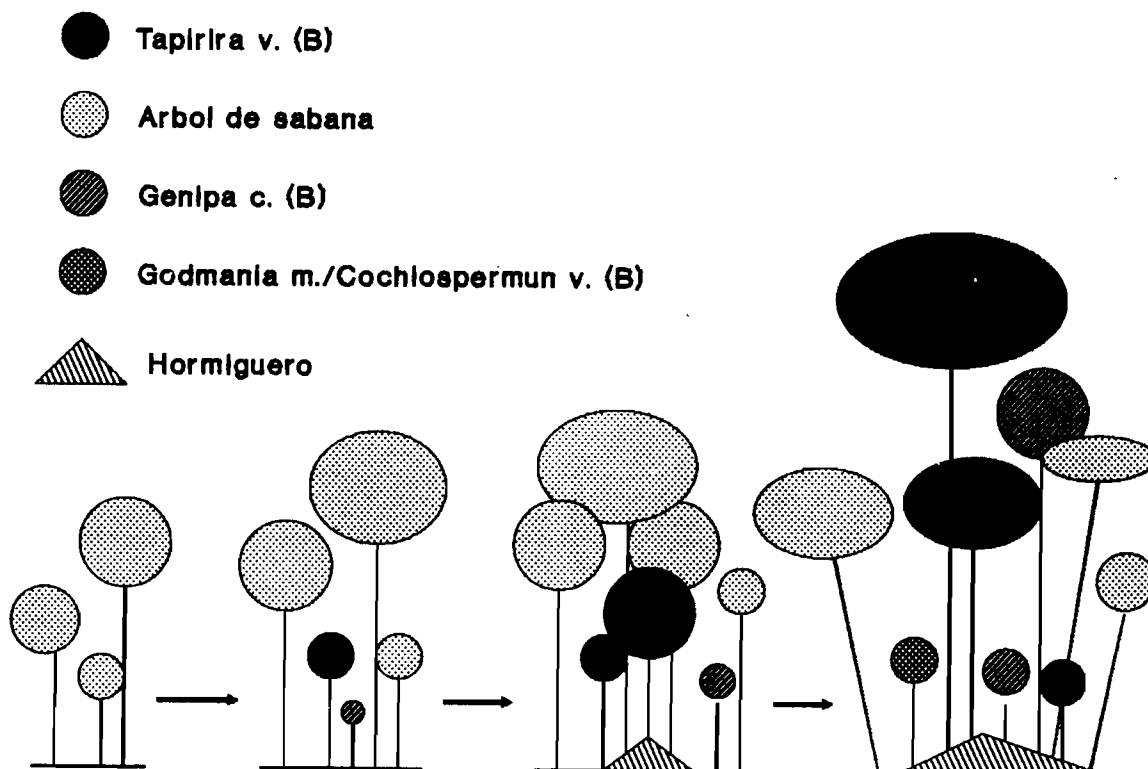
**Figura 60:** Proporción de matas con spp de bosque/sabana y hormiguero en las clases tamaño de matas.

Matas sin arb. bosque



Matas con arb. bosque

**Figura 61:** Proporción de matas con nidos en relación a la presencia de árboles de bosque.  $\chi^2 = 6.54$   $P < 0.02$



**Figura 62:** Esquema de formación de una mata.

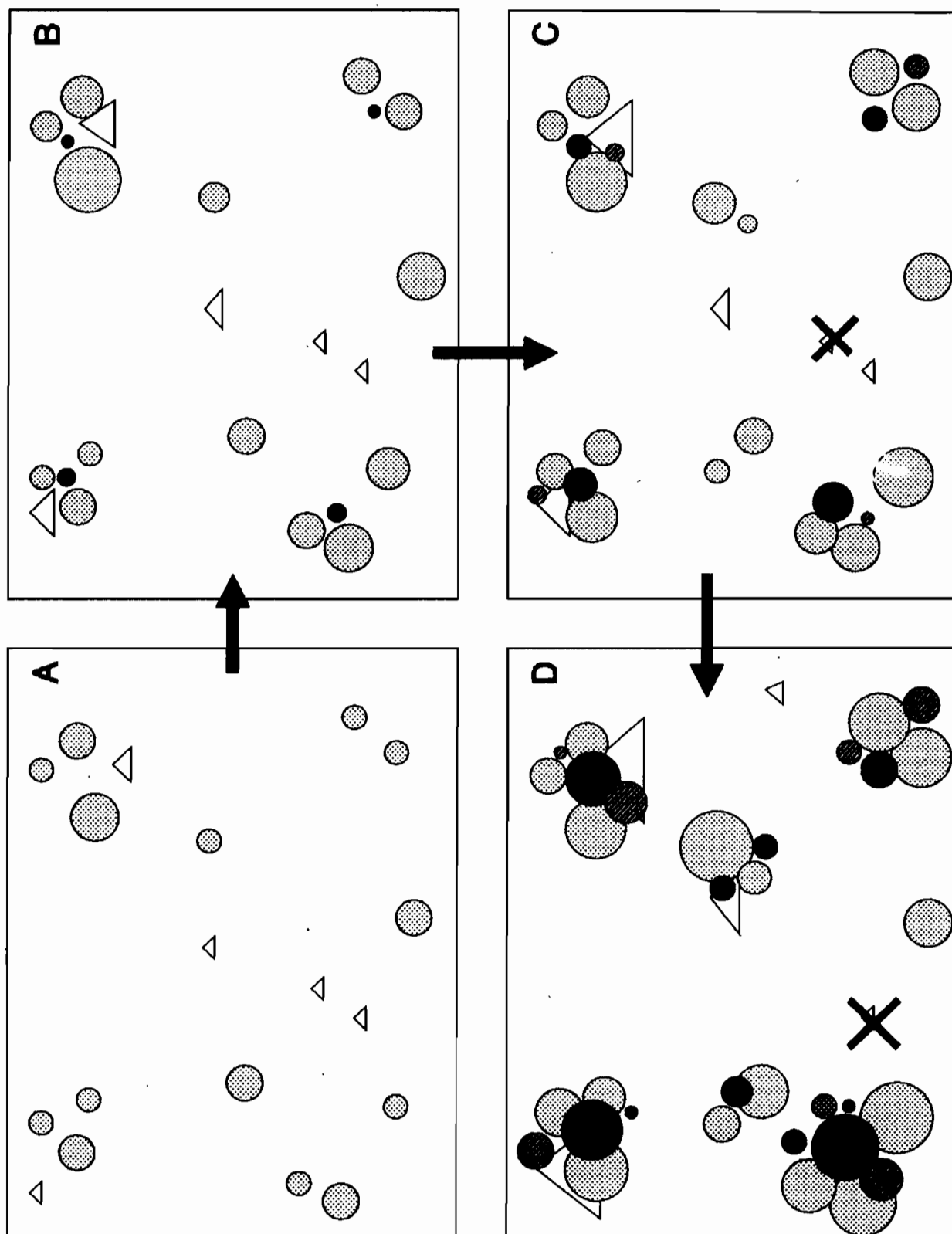


Figura 63: Esquema de formación de una mata. Vista "aérea".

