

RITMO ESTACIONAL Y ESPACIAL DE PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN LAS SABANAS DE LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL “LAIGUANA”, ESTADO GUÁRICO, VENEZUELA

SEASONAL AND SPATIAL RHYTHM OF SEED PRODUCTION IN SAVANNAS OF
“LAIGUANA” EXPERIMENTAL STATION, GUARICO STATE, VENEZUELA

Elizabeth M. Pérez y Emilia Santiago

*Universidad Simón Rodríguez, Instituto de Estudios Científicos y Tecnológicos (IDECYT),
Apdo. 47.925, Caracas 1041-A, Venezuela.*

E-mail: eliperez@reacciun.ve; eperez@unesr.edu.ve

RESUMEN

Se determinaron las especies en fructificación y el número de semillas que porta la vegetación herbácea en sabanas, en cinco fechas, tres tipos de suelo, y dos niveles del relieve. Se seleccionaron aleatoriamente 90 cuadratas de 1m² por fecha, y en ellas se contaron los frutos por especie. Se contaron las semillas de diez frutos, y con el promedio se calculó el número de semillas m⁻² por especie y fecha. Se evidenció que la densidad de semillas y el número de especies en fructificación son mínimos al final de la sequía y al inicio de lluvias, y alcanzan valores máximos a mediados y final de la estación lluviosa. Las gramíneas producen 49,7% del total de semillas, las leguminosas el 20,6%, y las ciperáceas el 8,9%. La mayoría de las gramíneas y las ciperáceas fructifican en la primera mitad de la estación lluviosa, mientras que las leguminosas y la mayoría de las familias restantes fructifican principalmente al final de las lluvias. Las especies con fructificación tardía tienen semillas más grandes que las de fructificación precoz o temprana. Se detectaron diferencias significativas en la producción de semillas entre tipos de suelos, pero no entre niveles topográficos.

Palabras clave: semillas, fructificación, variabilidad estacional, heterogeneidad espacial, sabana, Venezuela.

ABSTRACT

We determined fruiting species and seed number produced by the herbaceous vegetation in savannas, at five dates, three soil types, and two topographic levels. A total of 90 1m²-quadrats were randomly selected by sampling date, and all fruits were counted by plant species separately. Seeds contained in ten fruits of every fruiting species found in the quadrats were counted, and the mean seed number by fruit was used to calculate the seed number m⁻² by plant species and sampling date. It was found that seed density and fruiting species number drop to the lowest values during drought and onset of rains, and reach maxima in the middle and end of the rainy season. Grasses constitute 49.7% of the total seeds carried by the vegetation, legumes 20.6%, and sedges 8.9%. Most grasses and sedges fruit during the first half of the rainy season, whereas most legumes and many others plant families produced seeds toward the end of the wet season. Late fruiting species have larger seeds than precocious or early fruiting species. Significant differences in seed production were detected between soil types but not between topographic levels.

Key words: seeds, fruit production, seasonal variability, spatial heterogeneity, savannas, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Las comunidades vegetales de las sabanas venezolanas han sido tema frecuente de investigación durante las últimas décadas. Es así que actualmente existe una amplia información sobre tipos de sabanas, composición florística, y patrones fenológicos (Ramía 1967, Monasterio y Sarmiento 1976, Ramía y Deslacio 1982, Sarmiento

1983, San José *et al.* 1998). No obstante, hasta la fecha no se había publicado ningún estudio que evaluara la dinámica estacional y espacial de producción de semillas de la totalidad de la comunidad herbácea en una sabana de la Orinoquia. Sólo Silva y Ataroff (1985) habían abordado el tema de producción de semillas, pero restringiéndose a seis gramíneas comunes en las sabanas venezolanas.

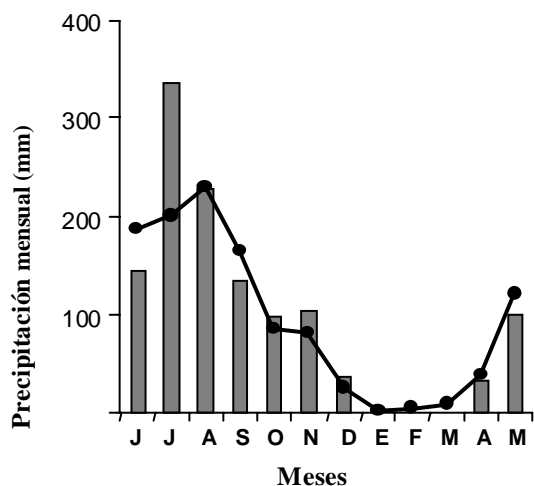


Figura 1. Precipitación promedio mensual (●—) calculada en base a 29 años de registro (1969 - 1997). El histograma muestra la precipitación mensual durante el período del estudio (julio a diciembre 1993, enero a abril 1994, junio 1997). Los datos proceden de la estación meteorológica Altamira, la más próxima al sitio del estudio.

La temática cae en un espacio transdisciplinario entre la ecología vegetal y animal, y esto, en conjunción con lo laborioso que resulta este tipo de investigación, podría explicar por qué se ha relegado el estudio de un proceso que es primordial para el funcionamiento del ecosistema, y sostén en buena medida, de la biodiversidad de las sabanas. Las diferencias en la producción de semillas entre las especies motorizan cambios sucesionales en la vegetación (Henderson *et al.* 1988); a su vez, las semillas en su rol de recursos alimentarios, son uno de los pilares más importantes de la red trófica en la sabana. Los granívoros constituyen el 40% de la avifauna de la sabana (Ponce *et al.* 1996), su diversidad y abundancia está asociada a la abundancia de semillas (Wiens y Johnston 1977), y dado que conforman un alto porcentaje de la biomasa de herbívoros, proveen buena parte del alimento para los niveles tróficos superiores. Los granívoros consumen hasta el 95% de las semillas que se producen anualmente en ambientes de vegetación herbácea (Henderson *et al.* 1988), y el uso diferencial de las diferentes semillas de acuerdo a sus preferencias alimentarias, revierte en un cambio de la vegetación con sus consiguientes consecuencias en la comunidad animal.

Este estudio se efectuó como parte de una investigación más amplia sobre disponibilidad y utilización de recursos alimentarios por la avifauna granívora en la Estación Experimental “La Iguana”. Aquí se analizan: (a) los cambios estacionales en la densidad de semillas que porta la vegetación herbácea y en la producción de semillas por familia; (b) los cambios a lo largo del año en el número total de especies fructificando y por familia; (c) las estrategias de fructificación de los taxa más comunes en la sabana estudiada; (d) el peso promedio de las semillas en relación a la estrategia de fructificación de la planta; y (e) la producción de semillas en función del tipo de suelo y el relieve.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se efectuó en la Estación Experimental “La Iguana” (8° 23' 30" N, 65° 28' 37" O), Estado Guárico, Municipio Santa María de Ipire, Venezuela. La media anual de la temperatura en el área es de 27,9 °C y de la precipitación de 1154,4 mm, calculadas con 29 años de registros (1969–1997). La precipitación es marcadamente estacional, con un período de lluvias entre mayo y noviembre, y un período seco bien definido de enero a abril. La pluviosidad media por mes en los últimos 29 años, y la precipitación durante el período del estudio, se muestran en la Figura 1.

Se eligió un área de unas cinco hectáreas, con un relieve suavemente ondulado, cubiertas en su mayor parte por sabanas inarboladas. El área es un mosaico de suelos, de diversos orígenes y texturas, cubiertos por una vegetación diversa y heterogénea espacialmente, donde dominan las gramíneas de los géneros *Trachypogon* y *Axonopus*. Se realizaron en total cinco muestreos; tres de ellos en diferentes momentos consecutivos de una misma estación lluviosa: agosto, octubre y noviembre de 1993, otro al final de la sequía (abril 1994), y uno realizado tres años después (junio 1997) al inicio del período de lluvias. Este esfuerzo muestral desigual entre estaciones se justifica dado que la fructificación de la mayor parte de las plantas herbáceas de la sabana tiene lugar durante las lluvias (Monasterio y Sarmiento 1976, Sarmiento 1983).

Se utilizó un muestreo estratificado al azar luego de dividir la zona en 6 sectores de acuerdo a su posición topográfica y tipo de suelo. En cada uno de ellos se seleccionaron aleatoriamente 15 cuadratas de 1m x 1m, donde se identificaron las especies portando semillas maduras y se contaron

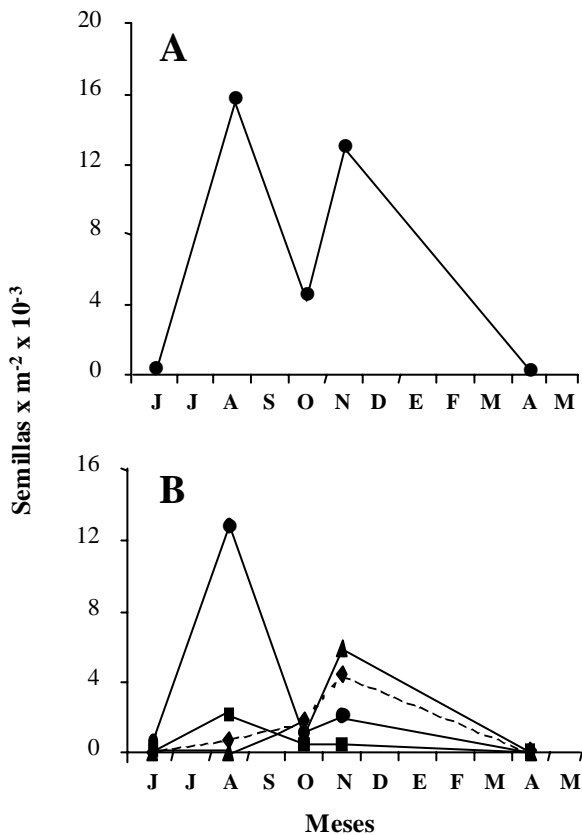


Figura 2. (A) Número promedio de semillas por m² que portaba la vegetación herbácea en la E. E. “La Iguana” en las cinco fechas de muestreo. (B) Número promedio de semillas por m² producidas por especies de la familia Gramineae (●), Cyperaceae (■), Leguminosae (▲), y las restantes 18 familias presentes en el área (◆) durante este estudio.

los frutos o infrutescencias por especie. En el caso de los frutos o infrutescencias que ya habían diseminado parte de sus semillas, se estimó la fracción de semillas que aún quedaba contenida en ellos. Se recogieron diez frutos o infrutescencias de cada especie hallada con semillas dentro de las cuadratas, y se colectaron ejemplares de la planta para su identificación taxonómica posterior. En el laboratorio se contó el número de semillas por fruto o infrutescencia, y el promedio de los diez, se usó para calcular el número de semillas de esa planta dentro de cada cuadrata. Se determinó el peso promedio de las semillas de cada especie con una

balanza de 10⁻⁵ g de precisión, mediante el pesaje de tres grupos de 10 a 1000 semillas, dependiendo del peso unitario y la disponibilidad de semillas. Todas las plantas en fructificación fueron identificadas a nivel de especie utilizando la colección del Herbario Nacional de Venezuela, Caracas. Se clasificaron las especies en cinco categorías de estrategias de fructificación (precoz, temprana, intermedia, tardía, y en sequía), inspirándonos en la tipología de estrategias de floración de gramíneas usada por Sarmiento (1983). Fructificación precoz indica que la mayor producción de semillas de esa especie tiene lugar en junio o julio, temprana en agosto, intermedia de septiembre a octubre, tardía en noviembre, o en sequía después de noviembre. Se usó la prueba t de student para comparar estadísticamente las medias en el número de semillas m⁻² que portaba la vegetación en las diferentes fechas de muestreo. Se efectuaron dos análisis de varianza de dos vías; uno para determinar si el número de semillas m⁻² en la vegetación varía de acuerdo al tipo de suelo (arenoso, franco, ripio), fecha de muestreo, o si hay un efecto de interacción entre ambas variables. El segundo fue en todo similar, pero evalúa el efecto del relieve (tope y bajo).

RESULTADOS

Densidad de semillas.

Casi toda la producción de semillas en las sabanas de la E. E. “La Iguana” tiene lugar en la estación lluviosa, cuando se observaron dos picos de producción y un período entre ambos de relativamente baja fructificación (Figura 2A). El número de semillas en plantas por m² fue mínimo al final de la sequía, y fue también escaso en el muestreo a inicios de lluvias que se realizó tres años después (Figura 2A). Las densidades de semillas en los dos momentos de máxima producción no difieren estadísticamente ($t = 0,91$, $P = 0,3$), pero si son significativamente mayores que en cualquier otra fecha de muestreo ($P < 0,05$). La familia de las gramíneas produce el 49,7% del total de semillas estimadas en el área durante las fechas del estudio y tienen un pico de fructificación muy notorio a mediados de la estación lluviosa (Figura 2B). El número de semillas en plantas de ciperáceas también es máxima en la mitad de la estación lluviosa (Figura 2B), pero la familia sólo contribuye con un 8,9% del total de semillas. En contraste, la fructificación de las leguminosas y la suma de los

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN SABANAS DE VENEZUELA

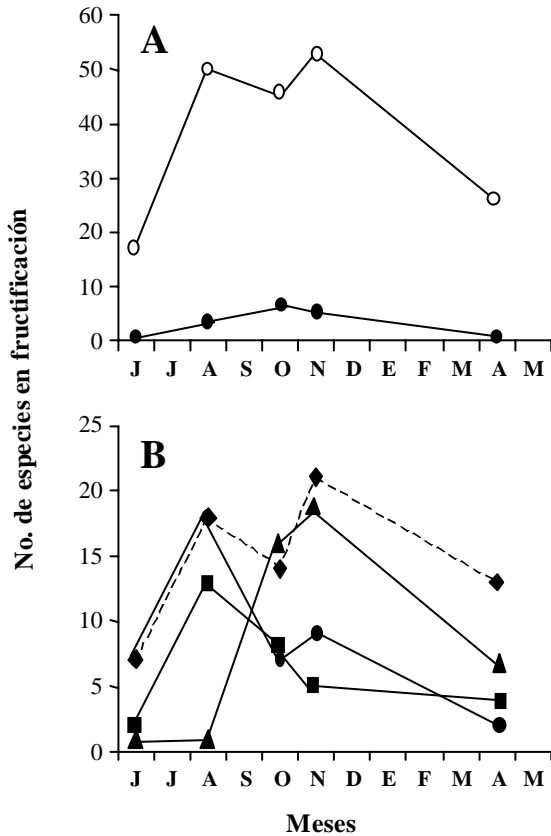


Figura 3. (A) Número total de especies fructificando por fecha de muestreo (-○-), y número promedio de especies con semillas por m² (-●-). (B) Número de especies de las familias Gramineae (-●-), Cyperaceae (-■-), Leguminosae (-▲-) y de las 18 familias restantes (-◆-), que fueron halladas con semillas en cada muestreo.

otros taxa, está desplazada hacia el final de la temporada de lluvias (Figura 2B). El gran aporte de semillas de leguminosas en noviembre se debe principalmente al inusitado número de semillas que produce la especie invasora *Indigofera hirsuta* (87,7 % del total de semillas de leguminosas en esa fecha), una planta introducida en la E. E. La Iguana como recurso forrajero para el ganado, que se ha diseminado rápidamente en la sabana natural. En noviembre, el 34,4% de las semillas que se encontraron en la vegetación eran portados por plantas de alguna de las otras 18 familias con representación en el sitio del estudio (Figura 2B);

este elevado porcentaje se debió principalmente a la alta producción de semillas de muy pequeño tamaño por la escrofulariácea *Anisantherina hispidula* y la gentianácea *Schultesia* sp., las que en conjunto contribuyeron con el 21,2% de las semillas halladas en ese muestreo.

Número de especies en fructificación.

Durante las cinco fechas de muestreo se encontraron en fructificación 120 especies pertenecientes a 20 familias de plantas; la mayor parte de ellas pertenecían a la Familia Gramineae (28 especies), seguida por las Familias Leguminosae (24 especies), Cyperaceae (22 especies), Euphorbiaceae (7 especies), Malvaceae (4 especies), Rubiaceae (4 especies) y Asteraceae (4 especies). Los valores más altos en número total de especies en fructificación, y por metro cuadrado, se hallaron en la estación lluviosa (Figura 3A), y 99 de las 120 especies halladas fructificando en este estudio, se encontraron portando semillas al menos en uno de los muestreos efectuados en la estación lluviosa. Al final de la sequía sólo se hallaron 26 especies de plantas con semillas, y la mayor parte de ellas ya había diseminado parte de las semillas producidas. El mínimo de especies en fructificación se obtuvo en el muestreo de junio (Figura 3A); de las 17 especies conseguidas con semillas, solo 10 habían fructificado con la nueva llegada de las lluvias, mientras que las restantes eran especies que aún cargaban semillas producidas en la sequía.

Diez y ocho de las 28 gramíneas y 13 de las 22 especies de ciperáceas que se hallaron con semillas en el estudio estaban fructificando en agosto (Figura 3B). Por el contrario, sólo la papilionácea *Zornia curvata* se encontró en fructificación en la primera mitad de la estación lluviosa, mientras que en octubre y noviembre se hallaron fructificando 19 especies de leguminosas (Figura 3B). La suma de las especies en fructificación de las 18 familias restantes produce una curva bimodal con máximos en agosto y noviembre, y mínimo en el muestreo de junio (Figura 3B).

Clasificación de las especies de acuerdo a su período de fructificación.

En la Tabla 1 se clasifican las especies más frecuentemente conseguidas en este estudio, de acuerdo a las cinco estrategias de fructificación previamente mencionadas. Las gramíneas fructificaron durante la estación lluviosa, y la mayoría de ellas son precoces o tempranas

Tabla 1. Especies de plantas encontradas más frecuentemente en este estudio, clasificadas por estrategia de fructificación (ver métodos). En “otras familias” se abrevia en paréntesis la familia a la que pertenece la especie (AS: Asteraceae; CM: Commelinaceae; CO: Convolvulaceae; EU: Euphorbiaceae; GE: Gentianaceae; LA: Lamiaceae; LY: Lythraceae; MA: Malvaceae; ON: Onagraceae; PG: Polygalaceae; PO: Portulacaceae; RU: Rubiaceae; SC: Scrophulariaceae; ST: Sterculiaceae; TU: Turneraceae; VE: Verbenaceae; XY: Xyridaceae)

ESTRATEGIA DE FRUCTIFICACIÓN				
Precoz	Temprana	Intermedia	Tardía	Sequía
Familia Gramineae				
<i>Andropogon angustatus</i> <i>Andropogon bicornis</i> <i>Axonopus anceps</i> <i>Digitaria sanguinalis</i> <i>Eragrostis maypurensis</i> <i>Otachyrium versicolor</i> <i>Sporobolus indicus</i>	<i>Axonopus capillaris</i> <i>Axonopus canescens</i> <i>Digitaria ciliaris</i> <i>Paspalum plicatulum</i> <i>Setaria geniculata</i>	<i>Hackelochloa granularis</i> <i>Panicum dichotomiflorum</i> <i>Trachypogon plumosus</i>	<i>Antephora hermafrodita</i> <i>Brachiaria distachya</i> <i>Echinolaena inflexa</i> <i>Lasiacis anomala</i> <i>Sacciolepis myruos</i>	
Familia Cyperaceae				
<i>Bulbostylis junciformis</i> <i>Cyperus flavus</i> <i>Rhynchospora holoschoenoides</i> <i>Fimbristylis dichotoma</i>	<i>Bulbostylis capillaris</i> <i>Cyperus compressus</i> <i>Fimbristylis miliacea</i> <i>Kyllinga odorata</i> <i>Rhynchospora nervosa</i>	<i>Cyperus albomarginatus</i> <i>Rhynchospora eximia</i> <i>Rhynchospora podosperma</i>	<i>Scleria reticularis</i> <i>Scleria interrupta</i>	<i>Calyptrocarya luzuliformis</i> <i>Eleocharis interstincta</i> <i>Fuirena umbellata</i> <i>Rhynchospora hirsuta</i> <i>Rhynchospora tenuis</i>
Familia Leguminosae				
	<i>Zornia curvata</i>	<i>Chamaecrista calycioides</i> <i>Chamaecrista patellaria</i> <i>Mimosa camporum</i> <i>Mimosa orthocarpa</i> <i>Schranckia leptocarpa</i> <i>Stylosanthes humilis</i>	<i>Aeschynomene elegans</i> <i>Aeschynomene brasiliana</i> <i>Chamaecrista diphylla</i> <i>Calopogonium mucunoides</i> <i>Centrosema venosum</i> <i>Clitoria guianensis</i> <i>Crotalaria stipularia</i> <i>Mimosa pudica</i> <i>Indigofera hirsuta</i> <i>Indigofera lespedezioides</i>	<i>Aeschynomene pratensis</i> <i>Chamaecrista bauhiniifolia</i>
Otras Familias				
<i>Turnera ulmifolia</i> (TU) <i>Xyris savanensis</i> (XY)	<i>Cuphea elliptica</i> (LY) <i>Euphorbia dioica</i> (EU) <i>Euphorbia hirta</i> (EU) <i>Murdannia nudiflora</i> (CM) <i>Piriqueta cistoides</i> (TU) <i>Phyllanthus hyssopifolioides</i> (EU) <i>Polygala glochidiata</i> (PG) <i>Polygala longicaulis</i> (PG) <i>Portulaca pilosa</i> (PU) <i>Turnera pumilea</i> (TU)	<i>Croton hirtus</i> (EU) <i>Diodia teres</i> (RU) <i>Schultesia sp.</i> (GE) <i>Sida angustissima</i> (MA) <i>Sida linifolia</i> (MA)	<i>Anisantherina hispidula</i> (SC) <i>Borreria verticillata</i> (RU) <i>Caperonia palustris</i> (EU) <i>Ludwigia decurrens</i> (ON) <i>Ludwigia octovalvis</i> (ON) <i>Melochia villosa</i> (ST) <i>Pectis carthusianorum</i> (AS) <i>Pectis elongata</i> (AS) <i>Sida spinosa</i> (MA) <i>Stachytarpheta angustifolia</i> (VE)	<i>Convolvulus nodiflorus</i> (CO) <i>Evolvulus sericeus</i> (CO) <i>Elephantopus mollis</i> (AS) <i>Hyptis brachiata</i> (LA) <i>Hyptis suaveolens</i> (LA) <i>Peltaea trinervis</i> (MA) <i>Synedrella nodiflora</i> (AS) <i>Waltheria americana</i> (ST)

(Tabla 1). En cambio, la fructificación de las ciperáceas está mejor distribuida a lo largo del año. Las leguminosas fructifican mayoritariamente al final de las lluvias. De las especies de las familias restantes, sólo las plantas perennes *Xyris savanensis*

y *Turnera ulmifolia* se catalogaron como precoces; en contraste, las de fructificación temprana son predominantemente plantas anuales. Las asteráceas, labiáceas y convolvuláceas tienden a fructificar principalmente al final de lluvias o en sequía.

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN SABANAS DE VENEZUELA

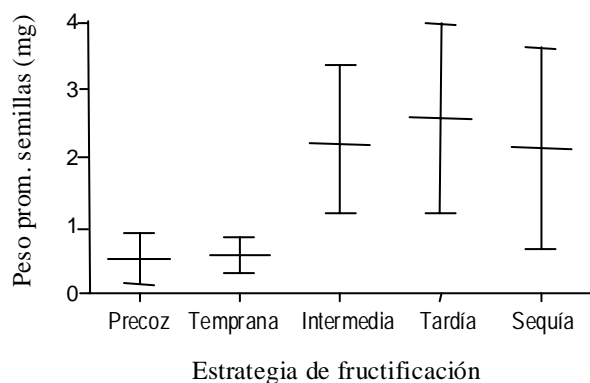


Figura 4. Peso promedio de las semillas de acuerdo a la estrategia de fructificación de la planta (ver métodos). Las líneas verticales indican el intervalo de confianza de la media para un 95% de confianza.

Peso promedio de las semillas.

Las plantas de fructificación precoz y temprana tienen semillas de pesos muy similares, de alrededor de 0,5 mg (Figura 4). Las plantas con estrategias de fructificación intermedia y tardía muestran una mayor variabilidad de pesos de semillas, tienen semillas significativamente más pesadas que las de fructificación temprana, pero no difieren entre sí en el peso promedio de las semillas que es muy próximo a los 2 mg (Figura 4). Las plantas que fructifican en sequía exhiben aún una mayor variabilidad en el peso de sus semillas (Figura 4), abarcando plantas con semillas desde 0,11mg hasta 9,5 mg, y el promedio de esos pesos no es estadísticamente diferente del de las otras estrategias de fructificación.

Efecto del tipo de suelo y del relieve.

La densidad de semillas en las plantas difiere significativamente entre tipos de suelo (ANOVA, $F = 13,57$, $P = 0,00$), fechas de muestreo ($F = 27,52$, $P = 0,00$), y hay una fuerte interacción entre ambas variables ($F = 6,40$, $P = 0,00$). La prueba de comparación de medias a posteriori indicó que la producción de semillas es significativamente mayor en los suelos arenosos. Aunque el promedio en el número de semillas por m^2 para las cinco fechas es superior en los suelos francos que en el ripio (2763 semillas versus 1643 semillas) las diferencias no son estadísticamente significativas. Cabe la posibilidad que aún habiendo diferencias reales en la densidad de semillas que carga la vegetación

en ambos suelos, el efecto quede enmascarado por la alta varianza entre muestras dentro de cada uno de ellos. Un segundo anova efectuado para comparar la densidad de semillas en plantas a lo largo del año en dos niveles del relieve permitió concluir que no hay diferencias sustanciales en la producción total de semillas entre las zonas bajas y los niveles más altos del terreno ($F = 1,15$, $P = 0,29$).

DISCUSIÓN

La división del año en sólo dos estaciones no refleja la verdadera dinámica del ecosistema sabana (Sarmiento 1983). Mientras la estación seca engloba un período de relativamente escasas y lentas variaciones, la estación lluviosa comprende una secuencia de cambios rápidos y significativos que se inician en la vegetación pero repercuten profundamente en la comunidad animal. El crecimiento vegetativo y la reproducción de la rica diversidad de especies herbáceas que cohabitan en las sabanas venezolanas está fuertemente restringido al período de lluvias (Monasterio y Sarmiento 1976), y eso se traduce en un ritmo anual de producción de semillas que es percibido por los granívoros como momentos contrastantes en la disponibilidad y composición de su recurso alimentario.

Analizado globalmente, la producción de semillas en las sabanas de la E. E. La Iguana durante el período del estudio abarcó unos ocho meses del año, siguiendo una forma bimodal con dos máximos en abundancia y diversidad de semillas en ese período; uno a mediados y el otro al final de la estación lluviosa. La precipitación mensual durante el período del estudio no divergió notoriamente de los promedios de lluvia mensual en el sitio del estudio entre 1969 y 1997, lo que hace suponer que este patrón anual de producción de semillas podría repetirse en años con distribución mensual de lluvias más o menos típica. El primer pico de abundancia y diversidad de semillas lo causa la fructificación masiva y simultánea de 31 especies de gramíneas o ciperáceas. Estas dos familias, las más ricas en especies en el área, tienden a fructificar predominantemente en la primera mitad del período de lluvias. Los taxa de plantas que lo siguen en riqueza de especies en el área también parecen tener una estrategia de fructificación predominante; las leguminosas hacia el final de lluvias; las euforbiáceas y malváceas a mediados de la estación; las lamiáceas y asteráceas en la transición

hacia o en plena sequía.

Además de esa estrategia de fructificación predominante por familia, nuestros resultados sugieren que podría haber una estrategia predominante por género. No obstante, aún de existir esa tendencia filogenética conservativa, las divergencias con respecto a ese patrón son numerosas, y algunas de ellas podrían estar relacionadas con las diferencias en las estrategias de vida de las especies. Muchas hierbas anuales, y en particular las efímeras, fructifican primero ya que su reproducción se dispara con las primeras lluvias (Monasterio y Sarmiento 1976); en cambio, las hierbas perennes necesitan un período considerablemente largo de condiciones favorables de agua para alcanzar la madurez (Seghieri *et al.* 1995). Las plantas perennes producen en promedio menos semillas y más grandes que las plantas anuales (Ramirez 1993), y además existen evidencias que las semillas grandes confieren ventajas competitivas a las plantas que fructifican al final de las lluvias debido a las mayores probabilidades de sobrevivencia de sus plántulas en ese período de humedad imprevisiblemente cambiante (Westoby *et al.* 1996). En conjunto, esto pudiera explicar por qué las semillas que se producen en los primeros meses de lluvia son significativamente más pequeñas que hacia el final de la temporada.

Aunque no tan marcado como el ritmo temporal, los resultados sugieren una variabilidad espacial en la producción de semillas de acuerdo a las características de los suelos. La E. E. La Iguana -y en general toda la región de los llanos orientales venezolanos- es un mosaico de suelos de diferentes génesis, edades, y niveles de fertilidad (Hernández 1993). En particular, los llamados suelos de ripio son particularmente pobres en nutrientes, con escaso volumen de suelo disponible para la expansión radical, y muy baja capacidad de almacenamiento de agua (Hernández 1993); no es de extrañar entonces que la producción de semillas sobre esos suelos sea menor que en otros suelos con mejores condiciones para el crecimiento de la vegetación. Existen evidencias de que los suelos ubicados en las zonas más bajas del gradiente topográfico en las sabanas de la E.E. La Iguana poseen los mejores valores de fertilidad y comparativamente sufren un desecamiento más lento en la estación seca (Hernández 1993). Ambos factores podrían

conjugarse para favorecer una mayor densidad de la vegetación en los niveles más bajos del terreno, y la prolongación o el desplazamiento de su fase reproductiva hacia la temporada seca (Hernández 1993). Sin embargo, en este trabajo no se constataron diferencias significativas en la producción de semillas en función de la topografía, aunque en todos los muestreos la densidad promedio de semillas fue mayor en el bajo que en los niveles más altos del terreno.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación pudo realizarse gracias al financiamiento otorgado por el CDCHT de la Universidad Simón Rodríguez (Proyecto S1-93-003) y el apoyo logístico que se nos brindó dentro de la Estación Experimental "La Iguana", propiedad de la misma universidad.

LITERATURA CITADA

- HENDERSON, C. B., K. E. PETERSEN y R. A. REDAK. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* 76:717-728.
- HERNÁNDEZ, J. I. 1993. Relaciones funcionales de las comunidades herbáceas de la región de "El Salao", sur oriente del Estado Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- MONASTERIO, M. y G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semideciduous forest of the Venezuelan llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356
- PONCE, M. A., J. BRANDÍN y M. E. PONCE. 1996. Composición, distribución espacial y variación estacional de la avifauna de los llanos surorientales del Estado Guárico, Venezuela. *Ecotropicos* 9:21-32.
- RAMIA, M. 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 112:264-288.
- RAMIA, M. y F. DELASCIO. 1982. Ecología de las sabanas del estado Cojedes: reconocimiento florístico y fenología. *Memorias Sociedad Ciencias Naturales La Salle* 42:61-134.
- RAMIREZ, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25:46-60.
- SARMIENTO, G. 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *Journal of Biogeography* 10:373-391.
- SEGHIERI, J., C. FLORET y R. PONTANIER. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11:237-254.
- SAN JOSÉ, J. J., R. MONTES, y M. MAZORRA. 1998.

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN SABANAS DE VENEZUELA

- The nature of savanna heterogeneity in the Orinoco Basin. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:441-455.
- SILVA, J. F. y M. ATAROFF. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 6:41-51.
- WESTOBY, M., M. LEISHMAN y J. LORD. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 351:1309-1318.
- WIENS, J. A. y R. F. JOHNSTON. 1977. Adaptive correlates of granivory in birds. Pp. 301-340, in J. Pinowski y S. C. Kendeigh (eds.): *Granivorous birds in ecosystems: Their evolution, populations, energetics, adaptations, impact and control*. Cambridge University Press, Cambridge.
-

Recibido: 3 de noviembre de 1999; revisado: 22 de junio del 2000; aceptado: 20 de noviembre del 2000.