

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN DE ÁRBOLES DE LA SABANA

REGENERATION ECOLOGY OF SAVANNA TREES

Carlos García-Núñez y Aura Azócar

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes,
Mérida 5101, Venezuela. Fax: 58-274-2441575; E-mail: cgarcia@ula.ve*

RESUMEN

Las sabanas estacionales en cuanto a su fisionomía y estructura se caracterizan por una matriz continua de gramíneas interrumpida por árboles siempreverdes dispersos. Considerando la alta frecuencia de quemadas, se ha sugerido que la reproducción de las especies leñosas, es principalmente vegetativa, debido a los efectos negativos del fuego y la sequía sobre las semillas y plántulas durante la estación seca. El análisis de los diferentes procesos involucrados en la regeneración de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales, pone de manifiesto que estas especies producen una gran cantidad de propágulos viables anualmente (aunque en un amplio rango), con la capacidad de germinar en condiciones de campo, lo cual sugiere, la importancia de la reproducción sexual en el mantenimiento a largo plazo de sus poblaciones. Algunos estudios sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una demostración de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana. Existen un conjunto de estrategias morfo-funcionales que ayudan a explicar el éxito de establecimiento de propágulos en especies leñosas de la sabana, las cuales incluyen: mecanismos de latencia de las semillas que permiten la sincronización de la germinación al comienzo de la estación favorable. El desarrollo acelerado de las plántulas en los primeros estadios, con un modo de crecimiento que determina el temprano engrosamiento de las raíces formando un xilopodio. Baja eficiencia de uso de agua, producto de las pocas restricciones estomáticas a las pérdidas de agua por transpiración durante la época de lluvias en la fase de establecimiento, lo cual permite maximizar la ganancia de carbono en este período crítico. En la época seca, las plántulas presentan un marcado control estomático, y una alta tolerancia al déficit hídrico. Por otra parte, la especie con propagación vegetativa, tienen la ventaja de estar conectadas a la planta madre, lo cual permite el establecimiento de propágulos, de una manera, hasta cierto punto independiente, de las condiciones ambientales que la rodean. La alta resistencia al fuego de los propágulos tanto sexuales como vegetativos, indica, que la disponibilidad de agua (espacio – temporal) en las sabanas debe ser el factor determinante para la dinámica del establecimiento de las leñosas. En este contexto, la dinámica del fuego (espacio – temporal) jugaría un papel preponderante en determinar las tasas de paso entre las diferentes categorías de tamaño en las poblaciones de estas especies. Por otra parte, la alta supervivencia de los propágulos ante el estrés hídrico y el fuego encontrada para algunas especies también plantea que el proceso de establecimiento, en sí mismo, podría no ser un cuello de botella para dinámica de las poblaciones. En general, la información ecofisiológica que disponemos de las leñosas siempreverdes de las sabanas, indica que en su mayoría son especies evasoras al déficit hídrico estacional a través de sistemas radiculares profundos que les permiten el acceso al agua del subsuelo durante todo el año. Esta característica, por lo tanto las hace relativamente susceptibles a cambios climáticos dirigidos hacia condiciones más secas, que impliquen una disminución pronunciada de la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo.

Palabras clave: reproducción, fenología, germinación, crecimiento, supervivencia, estrés hídrico, fuego

ABSTRACT

Physiognomy and structure of seasonal savannas are characterized by a continuous matrix of grass species and a variably sparse woody layer. Considering the high frequency of fires, it has been suggested that reproduction of woody species is mainly vegetative due to the negative effects of fires and water stress upon seeds and seedlings during the dry season. Analysis of the different processes related to regeneration of evergreen woody species of seasonal savannas point out that these species, although in a wide range, produce annually a substantial number of viable propagules and have the capacity to germinate in field conditions. Sexual reproduction is expected, therefore, to play an important role in the long term population maintenance. Some studies related to seedling establishment in tropical savannas show that, during the first growing season, seedlings were able to produce enough biomass which enables them to resprout after dry season fires. This constitutes a demonstration of functionality of sexual reproduction in savanna woody species. There is a group of morphological and functional strategies that help to explain the establishment success of woody species, these include: seed dormancy mechanisms which synchronize germination at the beginning of the rainy period. Fast growth rates during the first stages of seedling development, with biomass allocation patterns characterized by early root swelling forming a xylopodium. Low stomatal restrictions during the rainy period, in the establishment phase, which enable them to maximize carbon gain in this critical time. In the dry season, seedlings show stomatal control and tolerance to water stress. On the other hand, species with vegetative propagation, propagule establishment is more or less independent of environmental conditions as a result of its functional connections with their parent. High fire resistance of sexual and vegetative propagules, indicate, that water availability (spatial – temporal) must be the main determinant for the establishment dynamics of savanna woody species. Nevertheless, fire dynamics (spatial – temporal) will be determinant in stepping up through different size classes within populations of these species. Conversely, high propagules survival in face of water stress and fire found in some species suggest that the establishment processes in itself would not seem to be a bottle neck for the population dynamics. In general, the ecophysiological information of evergreen savanna woody species, point out that most of them avoid seasonal water stress by extensive root systems which enable access to deep water in the soil profile all year round. Therefore, these species would be more susceptible to global changes under drier environmental conditions which imply a pronounced decrease in water storage capacity.

Key words: reproduction, phenology, germination, growth, survival, water stress, fire

INTRODUCCION

En la vegetación terrestre, la influencia de semillas y plántulas se extiende más allá de los procesos poblacionales (persistencia, dispersión, variabilidad genética), pudiendo afectar la distribución, dinámica y diversidad de unidades de vegetación mucho más grandes, tales como comunidades, paisajes y floras locales (Grime y Hillier 2000). La abundancia relativa de especies, sus fluctuaciones anuales en número, los patrones espaciales, las respuestas a la herbivoría y a otras formas de perturbación, son influenciadas por las diferencias en la habilidad de cada una de las especies para reproducirse bajo las condiciones ambientales prevalecientes (Grubb 1977, Fenner y Kitajima 1999).

La interacción entre las condiciones físicas y bióticas en diferentes ambientes, determinan la variabilidad de presiones selectivas que han dado lugar a una multiplicidad de mecanismos a través de los cuales las plantas se regeneran (Grime 2001), lo cual, en buena medida, da cuenta de la diversidad

funcional observada en diferentes ecosistemas. En ecosistemas donde las condiciones ambientales se caracterizan por ser estacionales, como las sabanas tropicales, se evidencia una ritmicidad funcional marcada en los diferentes componentes de la vegetación, a través de diferentes estrategias en cuanto a: fenología, ganancia de carbono, asignación de asimilados y nutrientes, y sistemas reproductivos. En éstos ambientes la fase de establecimiento de propágulos tiende a sincronizarse con el comienzo de la época de lluvias a través de diferentes estrategias en los distintos grupos funcionales; de esta forma, se maximiza el primer período de crecimiento antes del comienzo de la época seca (Labouriau *et al.* 1964, Oliveira y Silva 1993). Bajo estas circunstancias, las estrategias de germinación, la tasa de crecimiento de las plántulas y los mecanismos de tolerancia al déficit hídrico y el fuego en los individuos jóvenes, determinan el éxito del establecimiento.

Las sabanas constituyen uno de los tipos de vegetación más característicos, donde ocurre la co-dominancia de formas de vida contrastantes

(Scholes y Archer 1997), lo cual les imprime su fisionomía típica: una matriz de pastizal interrumpida por árboles aislados. La densidad de árboles varía desde muy pocos, en una sabana pastizal, hasta comunidades donde llegan a formar un dosel casi cerrado (Sarmiento 1984). El patrón espacial y la abundancia relativa de gramíneas y árboles en las sabanas están determinados por interacciones complejas y dinámicas entre el clima, la topografía, suelos, geomorfología, herbivoría y fuego (Medina y Silva 1990, Solbrig 1996). Estas interacciones pueden ser sinérgicas ó antagónicas y pueden reflejar variaciones estocásticas ó “*feedbacks*” positivos (Scholes y Archer 1997).

Aunque el mantenimiento de las poblaciones de las leñosas de las sabanas en el corto plazo, está asegurada por su capacidad de rebrote, el entendimiento de los diferentes pasos del proceso reproductivo es necesario para evaluar su dinámica a largo plazo. Por otra parte, el mantenimiento a largo plazo de cada especie requiere de la creación recurrente de oportunidades favorables para la regeneración a intervalos apropiados. En cualquier sitio, estas oportunidades seguramente no permanecen constantes con el tiempo, debido a los disturbios naturales, la influencia humana, e incluso cambios climáticos (Fenner y Kitajima 1999).

El tipo de regeneración, su dinámica, así como, los procesos ecofisiológicos implicados en el establecimiento de plántulas de las leñosas siempreverdes, es un aspecto de la ecología de sabanas aún poco comprendido. En este trabajo se integra información sobre estos diferentes procesos durante la fase regenerativa de los árboles de la sabana, que incluyen desde, la producción de propágulos, germinación y establecimiento de plántulas, resaltando la influencia que tienen sobre su dinámica el déficit hídrico y el fuego. La mayor parte de la información está circunscrita a especies arbóreas y arbustivas de sabanas estacionales neotropicales, aunque también se hace referencia a trabajos realizados en sabanas de África y Australia. Por otra parte, a pesar de que el énfasis está hecho en las leñosas esclerófilas siempreverdes, también se hace mención y se realizan comparaciones en relación a diferentes aspectos ecofisiológicos, con leñosas deciduas de la sabana y del bosque seco.

1. PRODUCCIÓN DE PROPÁGULOS

1.1 Fenología

Uno de los aspectos principales que caracterizan la fenodinámica anual de las leñosas de la sabana, es que la mayor parte de estas especies sincronizan sus fenofases de cambio de hojas y floración, con la estación seca, lo cual da una clara indicación de acceso a recursos hídricos en estas plantas con sistemas radiculares profundos (Monasterio y Sarmiento 1976, Sarmiento y Monasterio 1983, Sarmiento *et al.* 1985, Williams *et al.* 1997, 1999, de Bie *et al.* 1998).

En el caso de las leñosas, existe un amplio intervalo entre las especies en cuanto a la duración y sincronización de las fenofases vegetativas y reproductivas, lo cual indica que la estacionalidad climática no limita estrictamente la fenología (Sarmiento y Monasterio 1983), pudiendo estar los períodos de floración y fructificación distribuidos durante todo el año. Sin embargo, el patrón general indica que las fenofases reproductivas comienzan durante la estación seca concurrentemente con el rebrote para la producción de nuevos tallos (Sarmiento y Monasterio 1983). Después de varias semanas se completa el proceso de floración, pero la fructificación y dispersión de las semillas puede continuar por períodos variables durante la estación lluviosa (Tabla 1). Por ejemplo, especies como *Byrsonima crassifolia* y *Palicourea rigida* aunque florecen en la estación seca, dispersan sus frutos bien entrada la estación lluviosa, a finales del mes de julio (García-Núñez *et al.* 2001a). En varias especies de leñosas del Cerrado (Oliveira 1998), se han identificado picos de varias fenofases, siempre relacionados con el final de la estación seca, y al mismo tiempo, es posible encontrar especies con una fenofase dada en cualquier otra época del año. En la sabanas de Lamto, aunque el comportamiento puede ser similar, algunas especies al parecer tienen una mayor variación en los patrones fenológicos que los encontrados en la flora leñosa de las sabanas neotropicales (Menaut 1971). En el modelo de estrategias fenológicas para las leñosas del Cerrado Oliveira (1998), propone como premisa básica que solamente el período de establecimiento está rígidamente determinado por las condiciones ambientales, las otras fenofases estarían ajustadas secuencialmente a ese período de establecimiento, y no determinadas directamente por los cambios estacionales. Este ajuste secuencial explicaría la diversidad de estrategias fenológicas

y la importancia funcional de éstas diferentes estrategias en la composición de este tipo de vegetación.

1.2 Producción de Frutos y Semillas

Algunas características de la ecología reproductiva de las leñosas siempreverdes dominantes en los Llanos de Venezuela, revelan que a pesar de las altas frecuencias de fuego que caracterizan la sabana, éstas especies producen, anualmente, una cantidad sustancial de propágulos viables (Tabla 2), lo cual sugiere, que la reproducción sexual debe jugar un papel importante en el mantenimiento a largo plazo de sus poblaciones (Ataroff 1975, Ramírez 1993, García-Núñez *et al.* 1996, 2001a). García-Núñez *et al.* (2001a), encontraron que la cosecha de semillas de *B. crassifolia* y *P. rigida* mostró pocas variaciones interanuales y por otra parte, una alta variabilidad en la fecundidad durante una misma estación de crecimiento, en individuos de igual tamaño, lo cual es debido, probablemente, a diferencias genéticas, combinadas con diferencias

de edad y condiciones locales de sitio, todas ellas influenciando el patrón de asignación de carbohidratos. Adicionalmente, el número de flores polinizadas y desarrolladas en semillas, están influenciadas por la abundancia de polinizadores, predadores de flores y semillas, y otros recursos aparte de los carbohidratos. Los resultados sugieren que al menos en *B. crassifolia* no existen limitaciones en la formación de semillas, ya que se fecundan más de la mitad de las flores (65 %), siendo además bajo (10 %), el ataque de las semillas por hongos e insectos sobre la planta. En el caso de *B. virgiliodes*, podría haber una limitación mayor, ya que se fecundan una fracción pequeña de las flores, y la predación de semillas previa a la dispersión es alta.

El reciclado interno de nutrientes y su almacenamiento en tejidos de reserva, es utilizado por la leñosas siempreverdes durante la estación seca para la producción de hojas nuevas, inflorescencias y frutos (Sarmiento *et al.* 1985). Tomando en consideración el marcado oligotrofismo del ecosistema, y el hecho de que las hojas jóvenes, completamente expandidas, son las

Tabla 1. Grupos fenológicos en especies leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales de Venezuela de acuerdo a la periodicidad en el crecimiento, cambio de hojas y reproducción. Los términos temprana e intermedia se refieren al comienzo de la época de sequía.

| | | Fenología | FloreCIMIENTO | Especie | Dispersión | |
|---|------------------------|-------------------------------------|---------------|---|--|---------------------------------|
| Asimilan carbono todo el año Leñosas siempreverdes | Crecimiento continuo | FloreCen antes del cambio de hoja | Temprana | <i>Copaifera officinalis</i> | zoóCora | |
| | | | Intermedia | <i>Cassia moschata</i> <i>Vochysia venezuelana</i> <i>Lycania pyrifolia</i> | zoóCora | |
| | | FloreCen a la vez que forman hojas | | <i>Pterocarpus podocarpus</i> <i>Lonchocarpus ernestii</i> | anemóCora anemóCora | |
| | Crecimiento estacional | | | | <i>Curatella americana</i> <i>Casearia silvestris</i> <i>Bowdichia virgiliodes</i> <i>Byrsonima crassifolia</i> | zoóCora anemóCora zoóCora |
| | | FloreCen después del cambio de hoja | Intermedia | <i>XylopiA aromatica</i> <i>Roupala complicata</i> | anemóCora | |

(Tomado de: Medina (1982), Sarmiento y Monasterio (1983), Ramírez *et al.* en preparación).

Tabla 2. Valores promedio \pm ES de flores, frutos y producción de semillas para cuatro especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales de Venezuela (n se muestra en paréntesis).

| Parámetros | <i>B. crassifolia</i> | <i>P. rigida</i> | <i>B. virgilioides</i> | * <i>C. americana</i> (población 1) | * <i>C. americana</i> (población 2) |
|-----------------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|--|--|
| Flores/inflorescencia | 33,97 \pm 3,82 (15) | 249,41 \pm 22,32 (15) | 90,27 \pm 9,52 (10) | 17,7 | 23,0 |
| Frutos/infructescencia | 22,17 \pm 1,54 (15) | 80,46 \pm 20,0 (20) | 8,67 \pm 1,07 (10) | – | – |
| % Aborto flor / fruto | 34,74 | 63,83 | 90,39 | 74,2 | 56,6 |
| Frutos/individuo | 27946 \pm 6223 (15) | 1197 \pm 392 (15) | 2336 \pm 391 (10) | 15915 | 100193 |
| Semillas/fruto | 2,87 \pm 0,03 (110) | 2,00 \pm 0,00 (100) | 2,63 \pm 0,16 (76) | 3,2 | 2,4 |
| Semillas/individuo | 85497 | 3647 | 3799 | 51247 | 237457 |
| % Semillas predadas | 10,09 \pm 2,16 | 18,05 \pm 4,24 | 61,36 \pm 4,45 | – | – |
| % Semillas viables | 56,71 \pm 4,93 | 81,23 \pm 2,73 | 48,89 \pm 11,47 | 99,0 | 98,0 |
| Semillas viables/ind, | 43593 | 2428 | 718 | 50735 | 232708 |
| Semillas viables ha ⁻¹ | 1,96 x 10 ⁶ | 2,79 x 10 ⁵ | – | – | – |

(Tomado de: García-Núñez *et al.* (2001), * Ataroff (1975) (Datos correspondientes a dos poblaciones simpátricas)).

que presentan mayores tasas fotosintéticas, podría existir una competencia intensa por carbohidratos y nutrientes entre la actividad vegetativa y reproductiva. La falta de recursos, más que el número de flores femeninas, falta de polinización y predación, podría explicar, el alto porcentaje de abortos de flores-frutos en algunas de éstas especies (Stephenson 1981). En especies como *B. virgilioides* y *Casearia silvestris*, más del 90 % de la flores son abortadas (Ramírez 1993, García-Núñez *et al.* 2001a), encontrándose que en esta última la reproducción asexual juega un papel importante para el mantenimiento de sus poblaciones (García-Núñez 2003).

Considerando que la mayor parte de las especies florecen en la estación seca, el fuego puede afectar negativamente la producción de propágulos por la destrucción de las estructuras sexuales y las semillas (Hoffmann 1998). Estas pérdidas pueden ser importantes sobretudo en los individuos pequeños y en especies de porte bajo como *P. rigida*, la cual aunque usualmente florece después del fuego, a finales de la época seca,

pueden tener lugar quemadas durante la época de lluvias, donde se destruyen buena parte de los frutos (García-Núñez *et al.* 2001a). Estimaciones sobre la altura crítica para el comienzo de la floración en poblaciones de árboles siempreverdes de los Llanos de Venezuela, indican que para especies como *C. americana*, *B. crassifolia* y *P. rigida*, corresponde aproximadamente a 1,0 m de altura (equivalente a 5 cm diámetro basal), lo cual es coherente con la altura del fuego en sabanas regularmente quemadas; por ejemplo: los árboles adultos de *B. crassifolia*, que alcanzan una altura umbral de 3 m, producen una gran cantidad de propágulos a pesar de las quemadas (Ataroff 1975, García-Núñez *et al.* 2001a). Esto coincide con lo estimado por Menaut *et al.* (1990) para las leñosas de las sabanas de Lamto. Por otra parte, la recuperación de la capacidad para reproducirse sexualmente en individuos adultos afectados por el fuego es muy variable. Para varias de las especies estudiadas por Hoffmann (1998) en el Cerrado, se estima un intervalo mínimo de 2 a 5 años sin quemadas para que ocurra la reproducción sexual.

2. GERMINACIÓN

La regeneración de comunidades de plantas a través de semillas, depende de que las mismas se encuentren en el estado fisiológico correcto para germinar, en el lugar indicado y en el momento preciso. En algunas especies, estos requerimientos se satisfacen por una estrategia de regeneración en la cual las semillas germinan tan pronto como son dispersadas. En otras, las semillas deben sobrevivir por largos períodos en el banco de semillas del suelo, con germinación intermitente de una parte de la población (Murdoch y Ellis 2000).

El clima de las sabanas tropicales se caracteriza por la presencia de una estación seca marcada, pudiendo durar de 2 a 6 meses consecutivos (Sarmiento 1990). Bajo estas condiciones las plántulas provenientes de semillas serían muy vulnerables a la sequía y el fuego, por lo que reiteradamente se ha planteado que esos factores limitarían la reproducción sexual y favorecerían la reproducción vegetativa (Ferri 1961, Rizzini y Heringer 1962, Bradstock y Myercough 1988, Hoffmann 1996, 1998). Sin embargo, algunos estudios realizados en el Cerrado Brasileño y en los Llanos de Venezuela (Labouriau *et al.* 1964, Oliveira y Silva 1993, Franco 1996a,b, Nardoto *et al.* 1998, Kanegae 2000, García-Núñez 2002), evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una demostración de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana.

El proceso de regeneración de los árboles de la sabana, es un punto polémico, que ha sido considerado por los naturalistas, particularmente en Brasil, desde comienzos del siglo XX. Los estudios pioneros sobre la vegetación del Cerrado realizados por Warming (1892, 1909) citado en Rizzini (1965), señalaban que a pesar de la vulnerabilidad de las semillas, frutos y plantas jóvenes al fuego y el calor excesivo, la mayor parte de los árboles provenían de semillas. Posteriormente, a principios de 1960, hay un renovado interés por el estudio de la vegetación del Cerrado. Ferri (1961), reporta que después de años de estudio en el Cerrado, no le fue posible encontrar plántulas de las que se tenga certeza que provengan de semillas, por lo que postula que la reproducción vegetativa de varios tipos, es la

responsable del mantenimiento de esta vegetación. Por su parte, Rizzini y Heringer (1962) plantean, que es a través de un rebrotamiento extensivo desde los órganos subterráneos, que la vegetación del Cerrado puede sobrevivir los diferentes disturbios, é incluso propagarse hacia otras áreas abiertas, jugando las semillas un papel insignificante en este proceso. Sin embargo, Labouriau *et al.* (1964), aportaron datos que confirman la viabilidad de la reproducción sexual en las especies leñosas, a través de observaciones realizadas en el campo. Estos resultados sugerían, que la germinación no sería un filtro significativo durante el ciclo de vida de los árboles de la sabana, y que probablemente el destino de las jóvenes plántulas sería más importante. Estudios experimentales, como el realizado por Rizzini (1965), en 34 especies de leñosas del Cerrado, mostraron que la germinación procedía desde lapsos cortos (desde 3 días a 1 semana), hasta períodos de 7 a 10 meses, con porcentajes de germinación relativamente altos (entre 40 y 100 %) para más de mitad de las especies ensayadas. Las plántulas de la mayoría de las especies desarrollaron tempranamente una raíz pivote engrosada, ya sea compuesta por el hipocótilo ó más frecuentemente por la raíz primaria, con longitudes que no excedieron 1 m de profundidad en dos años de crecimiento.

El crecimiento radicular acelerado, que permite alcanzar las capas permanentemente húmedas del suelo, y el desarrollo de órganos de reserva pueden ser mecanismos para garantizar la supervivencia (Labouriau *et al.* 1963, 1964, Oliveira y Silva 1993). Sin embargo, la eficacia de estos mecanismos estaría asociada a la sincronización de la germinación con el inicio de la época de lluvias, a través de diferentes estrategias, que incluyen la latencia ó quiescencia de las semillas por periodos variables de tiempo. Esa sincronización, que maximizaría el período disponible para el establecimiento, ha sido observada en plántulas de especies leñosas y en gramíneas de las sabana (Labouriau *et al.* 1964, Silva y Ataroff 1985, Oliveira 1998, García-Núñez *et al.* 2001a).

2.1 Latencia y Germinación

La latencia se considera como una característica de las semillas, y sus variaciones definen las condiciones ambientales que deben ser alcanzadas para permitir que las semillas germinen (Vleeshouwers *et al.* 1995). La latencia previene que la germinación ocurra en condiciones que, por

lo general, son favorables para éste proceso, pero donde la supervivencia de las plántulas es incierta y el chance subsiguiente de producción de semillas es bajo (Bell 1999, Eira y Caldas 2000). Las semillas que son dispersadas como embriones subdesarrollados, requieren de un período de “post-maduración” antes de que la germinación sea posible, este período de desarrollo fuera de la influencia de la planta madre, es afectado por las condiciones ambientales.

Algunos trabajos (Joly y Felipe 1979, Melo *et al.* 1979, Felipe y Silva 1984, Melo *et al.* 1998) sobre la germinación y el desarrollo temprano de varias especies nativas del Cerrado, logran identificar ciertos tipos y grados de latencia, y los métodos para superarla. En algunas especies la germinación es impedida por la dureza de la testa (*Hymenaea stilbocarpa*, *H. courbaril*, *H. parviflora*, *Trema micrantha*, *Mauritia vinifera*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Rapanea guianensis*, *Eugenia dysenterica*, *Zornia reticulata*, *Distictela mansoana*) pero esta latencia es revertida con la utilización de diferentes tipos de escarificación mecánica y química para hacerlas germinar. En otras especies la germinación puede ser bloqueada por inhibidores químicos (*Andira humilis*), ó se requiere de la exposición a bajas temperaturas por períodos variables (dos ó más meses a temperaturas entre 2 a 4 °C), como en *Annona crassiflora* y otras como *Dipteryx alata* y *Qualea grandiflora* que requieren un período de post-maduración. La utilización de hormonas como, etileno, citocinina y ácido giberélico también probó ser útil para la ruptura de la latencia en algunas especies.

En diferentes especies de leñosas del Cerrado la dispersión por el viento (anemocoria) coincide con el final de la época seca, mientras que la dispersión por animales (zoocoria) depende de la actividad de los dispersores, la cual parece ser mayor durante la estación lluviosa (Oliveira 1998). Las especies cuyas semillas son dispersadas por el viento, no presentan latencia y la germinación ocurre inmediatamente, tan pronto comienzan las lluvias. Por otra parte, aquellas dispersadas por animales, tienen mecanismos de latencia que retardan la germinación hasta que aparecen condiciones favorables. Esta asociación, que parece contradictoria, entre latencia y dispersión durante las lluvias, sería una forma de ajustar la germinación con la estación lluviosa siguiente, maximizando el período de establecimiento. Este comportamiento

se ha encontrado en especies de gramíneas de la sabana, con floración tardía, como *Trachypogon plumosus* y *Axonopus canescens* (Silva y Ataroff 1985) y también en tres especies de árboles siempreverdes de la sabana, ampliamente distribuidos en América del Sur (García-Núñez *et al.* 2001a), en las cuales se obtuvieron diferentes síndromes de germinación correlacionados con el tipo de dispersión y la presencia ó no de latencia. Por ejemplo, *Bowdichia virgiliodes* es dispersada por el viento a finales de la estación seca, mostrando una rápida germinación, tan pronto se humedece el suelo, mientras que las semillas de *Palicourea rigida* y *Byrsonima crassifolia* son dispersadas principalmente por pájaros (Wütherich *et al.* 2001), presentando diferentes grados de latencia. Las semillas de *P. rigida*, son dispersadas tardíamente en la estación lluviosa y presentan una latencia innata que retarda la germinación hasta el comienzo de la siguiente época favorable; las semillas de *B. crassifolia* muestran un mecanismo de quiescencia impuesto por la dureza del endocarpo del fruto, el cual es una drupa con un exocarpo carnoso, de color amarillo, atractivo para las aves (D. Wütherich, comunicación personal).

2.2 Efecto de Factores Ambientales sobre la Germinación

La mayor parte de la información disponible sobre el proceso de germinación de especies leñosas de las sabanas neotropicales proviene de estudios realizados en el Cerrado, muchos de los cuales se encuentran reportados en resúmenes de congresos, simposios y revistas de circulación restringida al Brasil. Felipe y Silva (1984) y Melo *et al.* (1998), destacaron algunos aspectos relacionados con la influencia de factores externos sobre la germinación.

Efectos de la Luz

La respuesta de las semillas a la luz, puede ser considerada como una señal del control de este factor sobre la latencia, en vez de un control directo sobre la germinación. En cuanto al significado ecológico de la respuesta a la luz, las evidencias indican que este tipo de control juega un papel importante en la detección de claros de vegetación siempreverde, como los bosques húmedos tropicales.

La mayoría de las especies estudiadas en el Cerrado (Felipe y Silva 1984, Melo *et al.* 1998), tienen semillas indiferentes a la luz. Sin embargo, se encuentran respuestas diferenciales en relación

a la luz y la temperatura. Algunas especies presentan semillas fotoblásticas positivas entre 15 y 35 °C. En el caso de *Porophyllum lanceolatum*, se encontró que choques de temperatura alta (34 a 42 °C) promovían la germinación de semillas mantenidas en la oscuridad. Por otra parte, Oliveira y Silva (1993), encuentran fotoblastismo positivo en *Kielmeyera speciosa*, mientras que en *Kielmeyera coriacea* no encuentran diferencias entre los tratamientos de luz y oscuridad (a 25 °C, al cabo de 20 días). En una planta anual, como *Hyptis suaveolens*, González (1967) reporta que los porcentajes de germinación en la oscuridad son muy bajos, en comparación con semillas expuestas a luz blanca.

Efectos de la Temperatura

La respuesta de las semillas a la temperatura, es uno de los mecanismos más importantes para sincronizar el proceso de germinación con las circunstancias favorables para el establecimiento de plántulas (Angevine y Chabot 1979). Las semillas pueden germinar dentro de un rango de temperaturas relativamente amplio, mientras que, la temperatura óptima para la germinación puede variar entre individuos y entre poblaciones; por lo tanto, no existe una temperatura óptima y uniforme que se aplique a todas las especies (Mayer y Poljakoff-Mayber 1978). Por otra parte, las semillas presentan máximas y mínimas que son las temperaturas límite por debajo ó por encima de la cual no ocurre germinación (Heydecker 1973). Un rango de temperaturas entre 20 y 30 °C es adecuado para un gran número de especies subtropicales y tropicales (Melo *et al.* 1998).

Para algunas especies del Cerrado, fue estudiado el efecto de la temperatura sobre la germinación, encontrándose, en general, que las temperaturas mínimas y máximas donde ocurre la germinación estuvieron entre 10 y 45 °C (Felipe y Silva 1984). A temperatura constante de 25 °C, en condiciones naturales de luz, los porcentajes de germinación de varias especies (*Astronium flaxinifolium*, *A. urundeuva*, *Bombax martianum*, *B. tomentosum*, *Piptademia falcata*, *Pterodon pubescens* y *Qualea grandiflora*), después de 14 de días fueron entre 36 y 92 % (Melo *et al.* 1979, Felipe y Silva 1984). A temperatura de 35 °C, especies como *Eugenia dysenterica* y *Andira vermifuga*, alcanzan 100 % de germinación después de 32 a 64 días (Felipe y Silva 1984). Oliveira y Silva (1993), encuentran porcentajes de

germinación (en condiciones de campo, al cabo de 20 días) entre 40 % para *Kielmeyera coriacea* y 9 % para *K. speciosa*. En varias especies de sabana abierta y del bosque decíduo, en Venezuela, González (1967), reporta, porcentajes de germinación (al cabo de 30 días, a temperatura ambiente) altos (60 – 100 %) en especies como, *Bauhinia benthamiana*, *Coppaifera officinalis*, *Canavalia brasiliensis*, *Gliciridia sepium*, *Securidaca diversifolia*, *Mardenia macrophylla*; hasta medios, muy bajos ó nulo (49 – 0 %), en *Cassia tora*, *Cassia moschata*, *Hymenea courbaril*, *Bowdichia virgiliodes*, *Abrus precatorius*, *Eugenia biflora* e *Hyptis suaveolens*. A temperatura ambiente (aprox. 25 °C), García-Núñez *et al.* (2001a) reportan porcentajes de germinación del 50 % (toda la fracción viable), al cabo de 1 semana, en semillas intactas de *Bowdichia virgiliodes*, y alrededor de 40 % en frutos de *Byrsonima crassifolia* escarificados mecánicamente, durante los primeros 3 días después del tratamiento. El rango óptimo de temperatura para la germinación de varias especies del Cerrado (*Dipteryx alata*, *Kielmeyera coriacea*, *Andira humilis*, *Magonia pubescens*, *Rapanea guianensis* y *Zeyhera digitalis*) se sitúa entre 20 y 36 °C; por encima de 40 °C, por lo general, ya no ocurre germinación en estas especies (Joly y Felipe 1979, Felipe y Silva 1984).

El fuego puede tener efectos directos e indirectos que afectan las semillas, y por ende su capacidad germinativa. Durante las quemadas, a parte del choque de calor, las semillas pueden entrar en contacto con el humo y con material vegetal carbonizado, lo cual puede inducir la germinación, tal como ha sido indicado para especies de chaparrales de clima mediterráneo (Keeley y Fotheringham 1997, Keeley 1987). Algunos costos asociados con el reclutamiento en sitios quemados, se relacionan con el retardo en la reproducción de muchas especies que acumulan bancos de semillas latentes entre las quemadas; condiciones de pH y osmóticas en el suelo desfavorables para la germinación de algunas especies y reducida disponibilidad de humedad en las capas superficiales del suelo, donde ocurre la germinación (Keeley y Fotheringham 2000).

En las sabanas, los fuegos pueden afectar la supervivencia de las semillas que se encuentran en la superficie ó aquellas enterradas a poca profundidad, dependiendo de la intensidad y la velocidad. En la superficie del suelo, Vareschi

(1962) midió 90 °C por 5 min, en Calabozo (Venezuela), y Coutinho (1982) encuentra un máximo de 74 °C en Brasil; a 5 mm de profundidad, Silva *et al.* (1990), obtienen temperaturas sobre los 100 °C en Barinas (Venezuela). El estudio de González (1967), sobre los efectos del fuego en la reproducción de algunas plantas de los Llanos de Venezuela, indica que el porcentaje de germinación de las semillas sometidas a quemas es muy reducido en comparación con el control, deduciendo que el fuego daña considerablemente las semillas de las especies investigadas. La exposición de semillas en el laboratorio a un rango de temperaturas altas (70 – 150 °C) durante períodos variables (1, 5, 60 min), (a excepción de *Bowdichia virgiliodes* y *Abrus precatorius*), determinó que el porcentaje de germinación disminuyera a medida que se aumenta la temperatura, disminuyendo el porcentaje a cero, cuando se exponen a 150 °C durante 5 min. Por ejemplo, en *B. virgiliodes* las semillas sobrevivieron temperaturas de 90 °C por 5 min, pero no 150 °C por 5 minutos (González 1967). García-Núñez *et al.* (2001a) encuentran, en condiciones de laboratorio, que las semillas de *Byrsonima crassifolia* y *P. rigida*, no son capaces de sobrevivir 92 °C de calor húmedo ó 100 °C de calor seco por períodos mayores de 1 minuto. Rizzini (1976), encontró para 22 especies del Cerrado, entre ellas *Bowdichia virgiliodes* y *Curatella americana*, que un choque de 100 °C durante 10 min reduce marcadamente ó inhibe por completo la germinación de la mayoría de las especies ensayadas. En contraste, la germinación de algunas especies (*Bombax tomentosum*, *Bowdichia major*, *Brosimum gaudichaudii*, *Eugenia dysenterica*, *Hymenaea stignocarpa*, *Magonia pubescens* y *Qualea grandiflora*) no pareció ser afectada por el choque de temperatura, habiendo algunas como *M. pubescens* y *B. major* que más bien fueron beneficiadas con el tratamiento térmico. Para semillas de *K. coriacea*, sometidas a choques térmicos desde 50 hasta 100 °C, durante 5, 10 y 15 min, Dionello (1978), constató que la germinación no ocurre después de la exposición a 100 °C, en cuanto que las otras temperaturas, no modificaron significativamente la respuesta en relación a la ocurrida a 27 °C de temperatura constante. Estudios sobre la germinación de especies arbóreas de la sabana en Sur África, muestran que un choque rápido de temperatura alta no afecta la germinación, pero temperaturas altas, por un período prolongado,

causa efectos deletéreos para las semillas. Por otra parte, los efectos del fuego sobre las semillas enterradas son inconsistentes, pudiendo incrementar la germinación en algunas especies, mientras que otras no son afectadas ó experimentan una disminución, lo cual puede ser simplemente un reflejo de diferencias intrínsecas entre las especies en su tolerancia al calor (Miller 1994, Mucunguzi y Oryem-Origa 1996, Shackleton 2002). Asimismo, la proporción de semillas carbonizadas durante las quemas puede tener un impacto significativo en el tamaño del banco de semillas y consecuentemente en el reclutamiento después del fuego. Shackleton (2002) también señala que la proporción de semillas destruidas por el fuego esta posiblemente relacionada con el tamaño de las estructuras del fruto que rodean la semilla, ya que puede concentrar material combustible alrededor de la misma y también puede evitar que se entierren.

Banco de Semillas

En general, el papel del banco de semillas en la dinámica de la vegetación esta íntimamente ligado al régimen de perturbaciones que caracterizan un ecosistema particular (Thompson 1987). Una característica común de aquellas comunidades que acumulan grandes bancos permanentes de semillas en el suelo, es un régimen de perturbaciones severas e impredecibles, ya sea, por la realización de prácticas de cultivo, fuego, ó amplias fluctuaciones en el nivel de las aguas. Asimismo, ecosistemas estacionales, caracterizados por perturbaciones intensas que ocurren de manera predecible, no acumulan grandes bancos permanentes de semillas en el suelo (Thompson 2002).

Para las sabanas neotropicales, se conoce poco sobre la capacidad que tienen las diferentes formas de vida de almacenar bancos de semillas en el suelo, y cómo es su dinámica. En el caso de las gramíneas, Silva y Ataroff (1985) encuentran, para especies dominantes de las sabanas estacionales en Venezuela, que aquellas con floración precoz y temprana con respecto al comienzo de la época húmeda (*Elyonurus adustus*, *Sporobolus cubensis* y *Leptocoryphium lanatum*) tienen cosechas pequeñas, las semillas son de tamaño pequeño y germinan inmediatamente después de dispersadas, mientras que las especies de floración tardía (*Trachypogon plumosus*, *Andropogon semiberbis* y *Axonopus canescens*), tienen cosechas grandes de semillas (a excepción de *T. plumosus*) de mayor tamaño,

presentan altas tasas de predación, y tienen mecanismos de latencia que sincronizan su germinación con el comienzo de la próxima estación lluviosa. Para los Llanos Centro-Orientales de Venezuela, Pérez y Santiago (2001) encontraron una densidad promedio de 1702 semillas/m², la cual varió desde 235 semillas/m² al comienzo del período lluvioso, hasta alcanzar un máximo en la sequía (4623 semillas/m²), correspondiente a 124 especies pertenecientes a 20 familias de plantas. Las familias Gramineae, Leguminosae y Cyperaceae, fueron las mejor representadas en el banco de semillas de esta sabana, con 26, 23 y 22 especies respectivamente, siguiendo en importancia Malvaceae (7 especies) y Euphorbiaceae (5 especies), mientras que las 15 familias restantes representaron solo el 32,5 % de la riqueza total de especies. Los autores señalan, que la densidad total de semillas detectada se ubica en el extremo inferior del extenso rango de valores (204 – 31344 semillas/m²) que ha sido encontrado en pastizales alrededor del mundo, atribuyéndole esta baja densidad a la pobreza de nutrientes y escasa capacidad de retención de agua de los suelos de estas sabanas, lo que limita el desarrollo de la vegetación y la diversidad florística. En gramíneas de sabanas Africanas sometidas a un gradiente en la intensidad de pastoreo, se encontró que las semillas de todas las especies ensayadas poseen latencia innata menor a un año (O'Connor y Pickett 1992). Las gramíneas perennes constituyeron entre 85 – 95 % del banco de semillas, con densidades entre 0 - 1339 semillas/m², donde más del 90 % estaban ubicadas en los primeros 2 cm del suelo. Un modelo simple de la dinámica del banco de semillas de las gramíneas perennes de estas sabanas, que toma en cuenta que la germinación es inmediata y que las semillas tienen una limitada supervivencia cuando entran en estado de latencia secundaria, mostró que el tamaño del banco está determinado, principalmente, por la abundancia de las especies presentes en la vegetación. Así, por ejemplo, los bancos de semillas de *Themeda* y *Heteropogon*, las cuales producen cosechas de semillas pequeñas, pueden ser eliminados por un pastoreo sostenido.

En las sabanas estacionales de Barinas, García-Núñez *et al.* (2001a), verificaron la existencia de un banco de semillas permanente solo en uno de los árboles siempreverde estudiados (*B. crassifolia*), no mostrando diferencias significativas en un período de dos años (densidad total entre 2,5 – 3,3 semillas viables/m² para 1994

y 1995 respectivamente). Este banco de semillas resulta muy pequeño, cuando se compara con aquellos reportados para varias especies de arbustos siempreverdes en otras comunidades abiertas, con fuegos recurrentes (Keeley 1977, Pierce y Cowling 1991, Zammit y Zedler 1992), los cuales son de uno a tres órdenes de magnitud mayores. Además, en esta especie, el tamaño del banco es solamente 1,2 % del tamaño de su cosecha anual de semillas viables, lo cual revela una importante remoción de semillas de los alrededores de los árboles. La erosión laminar puede ser un agente importante de remoción, especialmente en las laderas (García-Núñez *et al.* 2001a). Por otra parte, ha sido documentado (Farji y Silva 1995), que las hormigas cortadoras (*Atta laevigata*) remueven grandes cantidades de frutos de las bases de los árboles de *B. crassifolia*, que luego son transportados a través de distancias relativamente grandes (alrededor de 100 m), hasta sus nidos. Después de períodos variables (varias semanas hasta meses), los frutos son sacados de los hormigueros, formando pilas de desperdicios alrededor de los mismos. De esta forma, se previene la destrucción de semillas por el fuego, y al mismo tiempo se provee de mejores condiciones para la germinación. Asimismo, Gross *et al.* (1991), reportan que hormigas de los géneros *Chelaner*, *Meranoplus* y *Pheidole*, son cosechadoras de semillas, sobre todo de gramíneas, en las sabanas arboladas del norte de Australia. Sin embargo, estos autores señalan, que la viabilidad de las semillas colectadas es muy baja para las tres especies de hormigas, lo cual sugiere que las semillas almacenadas fueron predadas, en vez de dispersadas.

3. ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS

El período entre la germinación de las semillas y el establecimiento de una planta juvenil independiente, constituye la fase más lábil del ciclo de vida de las plantas. La razón principal de la vulnerabilidad de los procesos involucrados en la regeneración como son: la producción de semillas, germinación y establecimiento, es que estos procesos involucran una serie extraordinariamente compleja de transiciones estructurales y metabólicas, las cuales tienen lugar en los momentos cuando las condiciones ambientales externas están también experimentando un rápido cambio (Osmond *et al.* 1980). Las plántulas que recién emergen, ya

no poseen la habilidad para soportar las condiciones adversas toleradas por las semillas que aún no germinan, y todavía no tienen la robustez física que adquirirán con la edad. La mortalidad en éstos estadios tempranos, puede ser debida a un amplio rango de factores bióticos y abióticos, los cuales varían de lugar en lugar y de un año al siguiente (Kitajima y Fenner 2000).

En la sabana, el establecimiento exitoso dependerá entonces de adaptaciones especiales que les permita a las plántulas y juveniles de las leñosas superar las condiciones de estrés hídrico estacional y el fuego.

En esta sección se analizan diferentes aspectos ecofisiológicos relacionados con el crecimiento, la asignación de los asimilados, las relaciones hídricas y en síntesis, cómo todos estos mecanismos convergen en estrategias que determinan eventualmente el éxito de las plántulas que se establecen en términos de la dinámica de su supervivencia.

3.1 Tasas de Crecimiento y Asignación de Asimilados.

En los ecosistemas estacionales, como las sabanas tropicales, la fase de establecimiento de propágulos tiende a sincronizarse con el comienzo de la época húmeda a través de diferentes estrategias en los distintos grupos funcionales. Si las semillas son dispersadas tardíamente durante la estación lluviosa, la posposición de la germinación hasta la próxima época favorable sería ventajoso (Silva y Ataroff 1985), ya que se maximiza el primer período de crecimiento, antes del comienzo de la época seca (Labouriau *et al.* 1964, Oliveira y Silva 1993). En estas circunstancias, la forma de crecimiento de las plántulas, la tasa relativa de crecimiento y la asignación de biomasa pueden afectar el establecimiento exitoso.

Durante la fase del establecimiento, el patrón del intercambio de gases en especies arbóreas de sabanas estacionales, se distingue por tasas fotosintéticas relativamente bajas (aunque con una alta eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno), típica de especies propias de ecosistemas oligotróficos, y en parte determinadas, por las condiciones sombreadas del microambiente donde se desarrollan (Kanegae 2000, García-Núñez 2001b). Asimismo, se distinguen por presentar, una baja eficiencia de uso de agua, producto de las pocas restricciones estomáticas a las pérdidas de agua por transpiración. Esta estrategia, que tiende

a maximizar la ganancia de carbono, con un alto costo en agua, cuando éste recurso no es un factor limitante, son características que favorecen la regeneración exitosa de las leñosas siempreverdes a través de semillas, en un ambiente estacional como la sabana. En la época seca, las plántulas presentan un marcado control estomático, y una alta tolerancia al déficit hídrico (alta eficiencia de carboxilación en condiciones de sequía; paredes celulares elásticas que permiten el mantenimiento de la turgencia), logrando mantener tasas de asimilación positivas a bajos potenciales hídricos (García-Núñez 2001b, Sato y De Moraes 1992, Sasaki *et al.* 1997). Por otra parte, las especies con propagación vegetativa, tienen la ventaja de estar conectadas a la planta madre, lo cual permite el establecimiento de propágulos de una manera hasta cierto punto independiente de las condiciones ambientales que la rodean (Raw y Hay 1985, Peterson y Jones 1997, Hoffmann 1998, Cirne y Scarano 2001, García-Núñez 2001b, 2002).

Las leñosas de la sabana, aunque pueden alcanzar altas tasas de crecimiento durante los estadios tempranos del desarrollo de las plántulas, entre 25 y 35 mg g⁻¹ d⁻¹, (Moreira y Klink 2000), en general, sus tasas son bajas en comparación con otras formaciones leñosas tropicales, (entre 59 y 192 mg g⁻¹ d⁻¹) (Felippe y Dale 1990, Moreira y Klink 2000).

Las tasas de crecimiento reportadas por Moreira y Klink (2000) en una fase posterior (diferencia de peso entre 15 y 150 días), disminuyen marcadamente, lo cual correspondería a la fase en donde el crecimiento de las plántulas es independiente de las reservas de la semilla, produciéndose una caída abrupta probablemente determinada por el cambio en el patrón de asignación de biomasa (aumento de la relación raíz/vástago), lo cual implica mayores costos respiratorios (menor tasa de asimilación neta (NAR)), y también, por la deficiencia en nutrientes característica de los suelos de estos ambientes (Kitajima 1996, Sarmiento 1984). Estos resultados concuerdan con los obtenidos por otros estudios que indican tasas bajas de crecimiento en las especies de leñosas de la sabana en comparación con las registradas en especies arbóreas heliófilas de bosques tropicales (Melhem 1975, Felipe y Dale 1990, Godoy y Felipe 1992, Sasaki y Felippe 1992).

Las condiciones de sombra que presentan las plántulas bajo el estrato de gramíneas pueden determinar limitaciones en la capacidad de

asimilación fotosintética. Para *Kielmeyera coriacea*, las tasas de asimilación de CO₂, de juveniles de 5 cm de altura con hojas horizontales, se encuentran entre 26 y 40 % de su capacidad fotosintética (Nardoto *et al.* 1998), mientras que plantas de 50 cm alcanzarían 80 %, dado que los individuos de este tamaño no estarían sombreados por las gramíneas. Igualmente, para plántulas de *Bowdichia virgiliodes* creciendo bajo el dosel de gramíneas en sabanas arboladas (“*campo sujo*”) y en bosquetes abiertos (“*cerradão*”), se encuentra que el sombreado producido por el dosel de árboles en el *cerradão*, tiene un impacto mucho mayor sobre la intercepción de radiación que en las condiciones del *campo sujo*. Una hoja horizontal localizada a 5 cm por encima de la superficie del suelo en el *cerradão* tendría potencialmente una tasa de asimilación entre 30 y 60 % menor, que una hoja bajo el dosel de las gramíneas en el *campo sujo*, y entre 60 a 80 % menor que una hoja totalmente expuesta (Kanegae *et al.* 2000). En éstos últimos dos trabajos los autores concluyen que el sombreado producido por el dosel establecido es uno de los mayores limitantes para el crecimiento de las plántulas.

El proceso de crecimiento en las plantas depende de la coordinación de la actividad de las raíces y las hojas de tal modo que exista un equilibrio funcional entre las partes aéreas y subterráneas. Este equilibrio determina la partición de biomasa a las raíces y al vástago dependiendo de las condiciones de crecimiento, particularmente de la intensidad de luz y disponibilidad de nutrientes (Brouwer 1962). Las especies de crecimiento lento tienden a asignar una mayor proporción de la biomasa nueva a las raíces, dando como resultado una mayor superficie radical en comparación con la superficie foliar a lo largo del tiempo. Esta tendencia es generalizada en los ecosistemas con limitaciones nutricionales (Grime 1979, Chapin 1980, Wright y Westoby 2000), siendo particularmente acentuada en las sabanas, donde el marcado oligotrofismo de los suelos y el fuego son factores ecológicos que determinan en las diferentes formas de vida una mayor asignación de biomasa a los órganos subterráneos. Esta arquitectura de la planta induce tasas bajas de crecimiento, producto de las tasas bajas de asimilación neta (NAR), como consecuencia de los costos en carbono que significa mantener una alta proporción de biomasa no fotosintética (Sarmiento y Monasterio 1983). Es de hacer notar,

sin embargo, que la mayor parte de los estudios sobre la relación entre el estatus nutricional y los patrones de asignación de biomasa se han basado en trabajos de corta duración, realizados en condiciones controladas, en cámaras de crecimiento, no pudiendo ser extrapolados directamente, estos resultados, a las condiciones naturales en el campo, especialmente cuando se comparan especies con diferente biomasa y formas de vida diferentes (Aerts y Chapin 2000). Estudios recientes indican que la cantidad de biomasa asignada a las raíces probablemente es menos importante que la morfología (por ejemplo: la longitud radicular específica (SRL) - longitud de raíces por unidad de masa de raíces) y arquitectura de las raíces, así como las asociaciones simbióticas con micorrizas, para explicar las adaptaciones a hábitats con diferentes niveles de disponibilidad de nutrientes (Aerts *et al.* 1991).

En términos de la dinámica de la regeneración, se ha señalado ampliamente, el beneficio que representa para las plántulas de las leñosas de la sabana una mayor asignación de biomasa a las raíces, y de su elongación durante su primera estación de crecimiento, lo cual les permite el almacenamiento de reservas subterráneas que podrán ser utilizadas en la estación desfavorable (Rizzini 1965, Oliveira y Silva 1993, Franco 1998, Moreira y Klink 2000). La mayor parte de las especies de leñosas en el Cerrado tienen un sistema radicular caracterizado por una raíz pivote con crecimiento longitudinal principalmente hacia abajo. Igualmente, muchas especies presentan engrosamiento temprano del hipocótilo ó más frecuentemente de la raíz primaria formando un xilopodio (Rizzini 1965). Esta estructura sirve como reservorio de agua, almidón y nutrientes, y al mismo tiempo provee la capacidad de rebrote a través de yemas subterráneas protegidas (Rizzini 1965, Medina 1982). Diversos estudios en especies leñosas tanto de sabanas (González 1967, Hoffmann 2000) como en chaparrales de clima mediterráneo (Diamantoglou *et al.* 1989) señalan la significancia de las reservas de almidón en las raíces, como determinante para la capacidad de rebrote. Por ejemplo, en *Miconia albicans* y *Clidemia sericea*, dos especies de arbustos comunes en sabanas neotropicales, solamente el almidón, y no el contenido de Ca, Mg, K, P, disminuyen significativamente en las raíces después de un fuego aislado ó de repetidos fuegos anuales (Miyaniishi y Kellman 1986). Las diferentes

especies de leñosas tanto de sabanas abiertas como arboladas del Cerrado estudiadas por Moreira y Klink (2000), muestran en su mayoría, una mayor tasa de crecimiento de las raíces en comparación con el vástago, así como una relación raíz / vástago alta. Valores entre 1 y 4 de relación raíz / vástago fueron registrados en especies de sabana abierta como *Eriotheca pubescens*, *Stryphnodendron adstringens*, *Dalbergia miscolobium* y *Kielmeyera coriacea*, al cabo de 150 días después de la germinación. Oliveira y Silva (1993) reportan para dos especies arbóreas del género *Kielmeyera*, en el Cerrado, un síndrome de regeneración caracterizado por una germinación rápida al comienzo de la estación lluviosa y el engrosamiento temprano de las raíces en forma de xilopodio.

3.2 Dinámica de la Supervivencia Durante la Fase de Establecimiento

Para las plantas leñosas de la sabana, las cuales son potencialmente longevas y tienen bajas tasas de mortalidad una vez establecidas, el período de reclutamiento de plántulas es crítico en su historia de vida (Scholes y Archer 1998), especialmente por los efectos de la vegetación herbácea que puede regular el reclutamiento de las leñosas directamente a través de la competencia por luz, agua y nutrientes, ó, indirectamente, como combustible que influencia la frecuencia del fuego y su intensidad. Estos efectos son variables, pudiendo operar múltiples mecanismos de manera compleja para influenciar la emergencia y el establecimiento (De Steven 1991).

La supervivencia de las plántulas de las leñosas, generadas durante una época húmeda dada, estará supeditada a la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo, las cuales constituyen el dominio de la capa de raíces de las plantas herbáceas. Por lo tanto, el establecimiento exitoso de propágulos dependerá de su capacidad de alcanzar las capas de suelo más allá de la zona de las raíces de las gramíneas, y en la construcción de suficientes reservas energéticas subterráneas que permitan el rebrote de la biomasa aérea después del fuego y la sequía. Bajo estas circunstancias, la probabilidad de establecimiento estará correlacionada con la duración de la estación lluviosa y con las propiedades de los la mesa de agua. En condiciones donde se acorte el período de disponibilidad de agua en el suelo para las plantas (PAM), el reclutamiento podría depender de la ocurrencia de oleadas de germinación que tienen

lugar durante años muy húmedos de baja mortalidad (Medina y Silva 1990). En este contexto las especies de leñosas con reproducción vegetativa tendrían ventajas competitivas (Ferri 1961, Abrahamson 1980, Bradstock y Myerscough 1988, Peterson y Jones 1997, Hoffmann 1996, 1998, García-Núñez 2003).

El éxito del reclutamiento de plántulas en las especies leñosas de la sabana ha sido un punto controversial en la literatura desde los primeros estudios ecofisiológicos de las plantas del Cerrado (Sarmiento y Monasterio 1983). Ferri (1960, 1961, 1963 citado en Labouriau *et al.* 1964) señalaba firmemente que las plantas perennes del Cerrado se multiplicaban casi exclusivamente a través de propagación vegetativa. Aunque hay poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, algunos estudios han demostrado la funcionalidad de la reproducción sexual en las especies leñosas (Labouriau *et al.* 1964, Oliveira y Silva 1993, Franco 1996a,b, Nardoto *et al.* 1998, Kanegae 2000, García-Núñez 2003). Labouriau *et al.* (1964), encontraron 50 especies diferentes germinando en condiciones naturales en la estación lluviosa de 1964 a lo largo de una transecta de 2425 Km que cruzaba en dos sentidos y en varias direcciones el área núcleo del Cerrado. Adicionalmente, 32 especies presentaban indicios que probablemente se habían originado a través de semillas. Por otra parte, Franco *et al.* (1996b), encontraron que en *Dalbergia miscolobium* (Fabaceae), una especie arbórea típica del Cerrado, la mayor mortalidad ocurre durante los primeros meses después de la germinación, todavía en la época lluviosa, sobreviviendo la mayoría de las plantas restantes la estación seca siguiente. Los autores señalan que el fuego fue un factor importante de mortalidad para las plántulas durante primer año de vida, pero que las plántulas con más de un año presentaban una alta tasa de supervivencia, sugiriendo que ya habían acumulado suficientes reservas nutricionales para sobrevivir la estación seca y perturbaciones como el fuego. Análogamente, dos especies del género *Kielmeyera* (Oliveira y Silva 1993, Nardoto *et al.* 1998), muestran una alta supervivencia durante la estación seca, teniendo la capacidad de rebrotar recurrentemente después del fuego durante los primeros años de desarrollo. Asimismo, en plántulas de *Bowdichia virgiliodes*, en el Cerrado, se encuentra que la mayor parte de la mortalidad ocurre poco tiempo después de la

germinación, aún durante la época húmeda, no habiendo una mortalidad importante producto de la sequía estacional (Kanegae *et al.* 2000). Franco *et al.* (1996a), sugieren que estos períodos cortos de déficit hídrico durante la estación lluviosa (“veranitos”) podrían limitar el establecimiento de plántulas.

Como mecanismo de resistencia a la sequía el ajuste osmótico ha sido demostrado en un amplio rango de especies (Morgan 1984), incluyendo juveniles de árboles de la sabana (Eamus y Prior 2001). Por ejemplo, juveniles de *Eucalyptus tetradonta* y *Terminalia ferdinandiana*, en el territorio norte de Australia, incrementan su capacidad de osmorregulación con el advenimiento de la sequía (Prior y Eamus 1999), lo cual les permite mantener la turgencia durante la noche y el día a lo largo del año, aunque puede ocurrir pérdida de turgencia durante el día a finales de la estación seca. Al contrario, en árboles maduros de estas especies y otras cinco adicionales, no se detectó ajuste osmótico (Myers *et al.* 1997).

El estrés por sequía puede producir una disminución en la tasa de asimilación de CO₂ y de la eficiencia del uso de agua (EUA); sin embargo, se ha encontrado en plántulas y juveniles de especies de leñosas siempreverdes una alta tolerancia del proceso fotosintético al déficit hídrico. Por ejemplo, en plántulas de especies leñosas del Cerrado, la tasa de asimilación se hace cero a bajos valores de potenciales hídricos (entre -2,5 y -3,9 MPa), indicando que estas plantas pueden resistir un estrés hídrico severo (Sasaki *et al.* 1997, Sato y De Moraes 1992).

En un estudio experimental sobre el desarrollo de plántulas de diferentes especies de leñosas del Cerrado, Rizzini (1965) encontró que hasta los dos años, ninguna de las especies pudo alcanzar la profundidad de 1 m de raíces. De este modo, las raíces de las plántulas pasaron 1 - 2 períodos secos en la porción más seca del suelo. Plantas jóvenes, de un año de edad, de una especie leñosa como *Hymenaea stilbocarpa*, presentaban una raíz primaria de 30 cm de longitud, pudiendo mantener durante la estación seca sus hojas en buenas condiciones a pesar de que el contenido de agua del suelo se encontraba por debajo (7 %) del punto de pérdida de turgencia. Este autor señala, que entre las características que permiten a las raíces soportar la sequedad del suelo, se encuentran su temprana e intensa lignificación y suberización; la deposición de pectina en las paredes celulares, la cual es una

substancia con una alta capacidad de absorber agua manteniendo hidratadas las raíces, y el desarrollo de estructuras como el xilopodio.

Otro aspecto íntimamente relacionado con la dinámica de la regeneración, es el régimen de perturbaciones que caracterizan a un ecosistema particular, dado el papel importante de los disturbios en reducir la dominancia de las plantas establecidas e incrementar la disponibilidad de recursos para las plántulas. Adicionalmente, los disturbios pueden remover hojarasca y humus que eventualmente ocasionan barreras para el establecimiento de plántulas. En este sentido, el fuego en las sabanas actúa como un disturbio temporal y espacialmente heterogéneo que puede abrir espacios para su posterior recolonización. Por ejemplo, para dos especies de arbustos de la sabana, en Belize, *Miconia albicans* y *Clidemia sericea*, la densidad de plántulas de ambas especies alcanza un pico en los tres años transcurridos después de las quemaduras, declinando luego de largos períodos sin fuego (Miyaniishi y Kellman 1986). El establecimiento de las plántulas fue significativamente mayor en la sabana abierta en comparación con áreas donde la densidad de leñosas era alta, y estuvo íntimamente ligado, a la liberación de espacios por el fuego, al consumir la capa de hojarasca superficial depositada en el suelo. Aunque las plántulas tuvieron una alta capacidad de rebrote después del fuego, la mortalidad fue significativa hasta que alcanzaron una altura entre 43 - 75 mm. De esta forma, se espera, que un máximo reclutamiento e incremento del tamaño poblacional dependerá de frecuencias de fuego lo suficientemente cortas para permitir oleadas periódicas de establecimiento de plántulas pero lo suficientemente largas para permitir el desarrollo de un tamaño suficiente para alcanzar la tolerancia al fuego. El ambiente post-quema puede ser favorable para la supervivencia y crecimiento de las plántulas, si las semillas pueden sobrevivir el paso del fuego ó llegar al sitio justo después de la quema. Varias especies de leñosas de clima mediterráneo, en Australia, mostraron mayor mortalidad en los sitios no quemados que en los quemados. La mayor parte de la mortalidad ocurrió en los meses secos del verano y las condiciones favorables post-fuego desaparecieron para el segundo año, igualándose para esta época la supervivencia de los sitios quemados y no quemados (Whelan 1997, Purdie 1977). A su vez, dependiendo de la escala, el efecto del fuego puede ser directamente adverso (por mortalidad, reducción

de biomasa, etc); indirecto, como por ejemplo el aumento de la temperatura del aire como consecuencia de una disminución en el albedo (Dias *et al.* 1996, Silva 1996) e incluso, dependiendo de la especie, el efecto puede ser positivo, tanto sobre el crecimiento vegetativo (Hoffman 1999) como sobre el comportamiento reproductivo (Silva *et al.* 1996). La acción del fuego es compleja e interdependiente de otros factores que actúan de forma simultánea, tales como pastoreo, precipitación, erosión, interacciones bióticas, etc., (Frost y Roberson 1987). Los efectos de las quemaduras dependen de la época del año en que ocurren y de las condiciones bióticas para ese momento. Ello en función de variables tales como la cantidad, calidad y proporción de la biomasa seca, la dirección y velocidad del viento, temperatura del aire, etc (Lacey *et al.* 1982, Trollope 1982). Tomando en consideración estas variables, el fuego es espacialmente muy heterogéneo, pudiendo resultar en una serie de parches que van desde ausencia de fuego hasta quema con temperaturas letales (Silva y Sarmiento 1997).

Muchos autores señalan (Cesar y Menaut 1974, Coutinho 1982, Walker y Gillison 1982, Peterson y Jones 1997) que tanto los individuos adultos como las plántulas de plantas leñosas de la sabana, así como chaparrales y matorrales de tipo Mediterráneo, responden a los daños ocasionados por el fuego a través de un profuso rebrotamiento desde lignotubérculos u otras estructuras subterráneas. Este mecanismo tiende a incrementar la importancia de la reproducción vegetativa en relación a la reproducción sexual en seis especies de leñosas del Cerrado con mecanismos contrastantes de regeneración (Hoffmann 1998). Cuatro de las seis especies presentan la capacidad de reproducirse vegetativamente a través de rebrotes de raíz, y en tres de éstas, *Rourea induta*, *Myrsine guianensis* y *Roupala montana*, la producción de rebrotes fue de 7 a 15 veces mayor en las parcelas quemadas que en los controles sin quema. Aunque la mortalidad fue sustancial en ambos, plántulas y rebrotes, estos últimos eran más grandes y experimentaron menor mortalidad. Hoffman concluye, que la alta frecuencia de las quemaduras con intervalos de 1 a 3 años que caracterizan actualmente al Cerrado, debe estar causando el cambio en la composición de especies, favoreciendo aquellas capaces de reproducirse vegetativamente. Para una especie de sabanas densamente arboladas (cerradão) como

Simarouba amara, aunque tiene la capacidad de reproducirse sexualmente, a través de semillas, su propagación es principalmente vegetativa, por medio de rebrotes laterales que emergen de cada xilopodio, lo cual le permite sobrevivir el paso del fuego. Sin embargo, el fuego es el principal factor limitante para la dispersión de esta especie, y en base a tasas de crecimiento de juveniles se estima que el tiempo necesario para ser inmune a las quemaduras está entre 10 y 15 años, cuando las plantas alcanzan una altura aproximada de 3 m de alto y 5 cm de diámetro a la altura de pecho (Raw y Hay 1985).

Numerosos estudios, señalan que la propagación vegetativa y la capacidad de rebrote permiten una alta supervivencia a las plantas que tienen esta habilidad. Los resultados evidencian de manera enfática el valor adaptativo de la capacidad de rebrote a través de alguna de las estructuras subterráneas, el cual no yace en el escape a nivel espacial ó la evasión del fuego, ya que las especies que se reestablecen vegetativamente siguen quemándose, si no que, las ventajas ofrecidas por la clonalidad, en este contexto, es la recuperación potencial una vez quemadas, tal vez a un mínimo costo. Dado que las raíces generalmente no son dañadas por el fuego, y éstas representan una inversión substancial de la planta, económicamente es ventajoso reutilizar estas estructuras, y en este caso la capacidad de rebrote cumple con este objetivo (Peterson y Jones 1997).

Plantas de diferentes cohortes pueden tener tamaños similares y rebrotan desde el suelo hasta que comienza a desarrollarse un tallo permanente. En especies leñosas de la sabana como: *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgiliodes* y *Kielmeyera coriacea*, se encuentran estructuras poblacionales en forma de "J" invertida, en donde la mayor parte de los individuos de las categorías de tamaño inferiores esta conformado por rebrotes de diferentes edades (Ataroff 1975, Oliveira y Silva 1993, García-Núñez *et al.* 2001a). Asimismo, una especie con reproducción clonal como *C. silvestris*, desarrolla bajo el manto de gramíneas, un banco de pequeños propágulos vegetativos con un alto grado de interconexión, los cuales rebrotan desde la estructuras subterráneas después de las quemaduras (García-Núñez 2003). De este modo, ambos sistemas de regeneración (sexual y vegetativa), convergen en una misma estrategia, consistente en el desarrollo de un banco de plantas con una alta capacidad de rebrote.

La relativa insensibilidad frente al fuego de los propágulos de especies leñosas que se propagan sexualmente (Oliveira 1983, García-Núñez *et al.* 2001b, 2002), contribuyen a explicar, las tendencias encontradas a nivel de la comunidad, acerca de incrementos en la densidad de las leñosas en sabanas tropicales las cuales comúnmente están sometidas a frecuencias de quemadas relativamente altas. Trabajos realizados en la Estación Biológica de los Llanos, en Venezuela, sugerían que la protección del fuego y pastoreo eran los factores principalmente responsables del aumento en la cobertura de árboles durante el período desde 1968 – 1991 (San José y Fariñas 1971, 1983, 1991). Sin embargo, estudios recientes en esta misma área (Silva *et al.* 2001), y en sabanas de África (Dauguet y Menaut 1992) y Australia (Jacklyn 2000), indican que ha ocurrido un aumento sustancial en la cobertura de leñosas aproximadamente en los últimos 30 años, independientemente que tengan exclusión ó no, del fuego y pastoreo. Estas investigaciones sugieren que el fuego y el pastoreo son solo parte de un sistema complejo de factores que interactúan afectando la estructura de la sabana (Walker 1987). Otros factores que influyen la relación árboles/gramíneas, están relacionados, no solo, con la disponibilidad de agua, tipo de sustrato, profundidad del suelo, sino también, con otros factores prominentes, tales como, disturbios crónicos y episódicos, heterogeneidades a pequeña escala (Van de Koppel y Prims-Herbert 1998, Gomez-Sal *et al.* 1999) y cambios climáticos (Jacklyn 2000).

Las plantas establecidas no siempre tienen efectos negativos sobre el establecimiento de plántulas. Se ha mostrado que la facilitación ocurre en diversos ecosistemas, como ciénagas saladas (Bertness y Hacker 1994), desiertos (Jordan y Nobel 1979), y sabanas (Kellman y Miyaniishi 1982, Archer 1995) en los cuales la presencia de individuos vivos mejoró el establecimiento y/o crecimiento de las plántulas. Numerosos factores (condiciones favorables de temperatura y agua, enriquecimiento de nutrientes por la hojarasca, y disminución de la predación) pueden facilitar el establecimiento bajo un dosel (Belsky *et al.* 1989, Mordelet *et al.* 1993, Vetaas 1992, Barnes y Archer 1999). En *Palicourea rigida*, en una localidad de sabana estacional en Barinas, Venezuela, la distribución espacial de las plántulas fue principalmente agregada alrededor de los árboles padres, lo cual sugiere que la facilitación juega un papel importante en determinar su nicho de

regeneración (García-Núñez *et al.* 2001a). La dispersión de frutos en esta especie se realiza principalmente por pájaros siendo *T. melancholicus* (Tyrannidae) el más importante agente dispersor con más del 39% del total de semillas dispersadas (Wütherich *et al.* 2001). Este tipo de dispersión, seguramente, es uno de los factores clave que ayudan a determinar su patrón de regeneración, ya que estos animales utilizan como perchas árboles adultos ya sea de *P. rigida* ó de otras especies de leñosas de la sabana, como *Bowdichia virgiliodes* ó *Byrsonima crassifolia*, lo cual tiende a concentrar las semillas defecadas bajo el dosel establecido (Wütherich *et al.* 2001). Se podría argumentar que este síndrome de regeneración reduciría la competencia entre las plántulas recién germinadas y las gramíneas, ya que las condiciones sombreadas bajo dosel serían desfavorables para las gramíneas C₄ con altos requerimientos lumínicos, sin embargo, no se encuentran diferencias significativas en la cobertura de gramíneas entre zonas de sabana abierta y bajo la sombra de árboles (C. García-Núñez, datos sin publicar). En este sentido Mordelet (1993), encuentra que en las gramíneas jóvenes, las cuales tienen un sistema radicular superficial, la sombra ofrecida por árboles agrupados, determinan un mejor estado hídrico a la planta. De igual modo, Belsky *et al.* (1989), señalan, que de hecho árboles aislados pueden actuar facilitando el estrato herbáceo en las sabanas. En algunas especies arbóreas del Cerrado, los propágulos se encontraban concentrados bajo el abrigo de la sombra de árboles adultos, donde las condiciones de humedad eran más favorables para establecimiento de plántulas (Labouriau *et al.* 1963, Hoffmann 1996). En las de sabanas de roble (*Quercus* L.) en el suroeste de los Estados Unidos, es evidente el efecto de facilitación en el establecimiento de *Q. emoryi*, estando sus plántulas localizadas casi exclusivamente bajo la sombra de sus congéneres. La sombra del dosel de los árboles adultos fue importante en todos los estadios del desarrollo de las plántulas, aumentando las tasas de reclutamiento entre 30 y 60 veces (Weltzin y McPherson 1999). De igual manera, en *Acacia karroo*, una especie leñosa invasora del pastizal en las sabanas de Sur Africa, el sombreado es el factor más importante para establecimiento de plántulas (aumento de la supervivencia en un 30 %), debido a su efecto positivo en la humedad del suelo. A lo largo de diferentes sitios (por encima ó por debajo de su límite altitudinal) y tratamientos

(exposición, defoliación del estrato gramíneo, humedad del suelo, germinación sobre estiércol), la supervivencia de las plántulas estuvo relacionada con la disponibilidad de humedad, con poca ó ninguna supervivencia por debajo de 500 mm anuales de precipitación, lo cual sugiere que el establecimiento de esta especie solo ocurre en ciertos años muy lluviosos (O'Connor 1995). Resultados similares en este sentido han sido reportados para *Brachystegia spiciformis*, especie arbórea de las sabanas semiáridas en Zimbabue, donde la regeneración ocurre marcadamente agrupada alrededor de los árboles padres (Grundy *et al.* 1994).

El desarrollo de extensas superficies de arbustales espinosos en áreas de sabanas, en las planicies del Río Grande al sur de Texas, constituye un ejemplo que apoya el modelo de facilitación de Connell y Slatyer (1977). La especie leñosa, *Prosopis glandulosa*, colonizó sitios de pastizal y sirvió como foco para el reclutamiento de otras especies de leñosas dispersadas por pájaros que estaban restringidas a otros habitats, dando como resultado un paisaje compuesto por una cronosecuencia de grupos de plantas leñosas dispersas en el pastizal, organizadas alrededor de los núcleos de *P. glandulosa* (Archer *et al.* 1988). Por otra parte, a una escala mayor, todo este proceso de invasión de las leñosas al pastizal ha sido modulado por cambios en los regímenes de precipitación que comenzaron a finales del siglo XIX (Archer 1989). En conjunto, la interacción de factores como: el sobrepastoreo, la supresión del fuego y los cambios climáticos, han actuado de modo complejo para determinar la invasión de las leñosas al pastizal en las planicies del Río Grande (Archer 1990).

Otro factor que eventualmente podría estar participando en propiciar condiciones hídricas favorables alrededor de los árboles establecidos, es la redistribución hidráulica del agua del suelo por las raíces de los árboles. Este fenómeno conocido como levantamiento hidráulico, consiste en que las raíces profundas de los árboles actúan como un puente, moviendo agua durante la noche desde las capas profundas del suelo a las capas superficiales que tienen un potencial hídrico menor, seguido por la reabsorción de esa agua durante el día por las raíces superficiales, lo cual en teoría ayudaría a soportar la transpiración durante la estación seca (Caldwell y Richards 1989). La ocurrencia del levantamiento hidráulico y el flujo reverso han sido demostrados

para especies arbóreas de ambientes estacionalmente secos en Kenia, el Occidente de Australia y en el Cerrado Brasileño (Burgess *et al.* 1998, Scholz *et al.* 2002). Sin embargo, no necesariamente ocurre en ambientes áridos y semiáridos donde el déficit hídrico crónico prevalece, sino que puede ser importante en ambientes relativamente húmedos que están sujetos a déficit hídrico periódico (Dawson 1993). Otro aspecto importante es que las plantas vecinas a los árboles que realizan el levantamiento hidráulico pueden usar una proporción significativa de esta fuente de agua, lo cual les permite amortiguar de manera efectiva los efectos de la sequía sobre su desempeño y crecimiento (Dawson 1993).

CONCLUSIONES

El análisis de los diferentes procesos involucrados en la regeneración de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales, pone de manifiesto que estas especies producen una gran cantidad de propágulos viables anualmente (aunque en una amplia gama dependiendo de la especie), con la capacidad de germinar en condiciones de campo, lo cual sugiere, la importancia de la reproducción sexual en el mantenimiento a largo plazo de sus poblaciones. Dentro de este grupo funcional, existen diferentes estrategias de regeneración que sincronizan el proceso de establecimiento de plántulas con el comienzo de la época de lluvias.

Aunque hay poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, los resultados de algunos estudios realizados en el Cerrado Brasileño y en los Llanos de Venezuela, evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa subterránea, en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una evidencia de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana.

En relación a la dinámica del proceso de regeneración, la estrategia de establecimiento implica que el reclutamiento ocurriría cuando el sistema radicular de la plántula alcanza las capas húmedas del suelo, y entonces, comienza a desarrollar un tallo permanente. A su vez, este comportamiento podría explicar las estructuras poblacionales de algunas especies, donde las plantas pequeñas muestran poca correlación entre la altura

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN DE ÁRBOLES DE LA SABANA

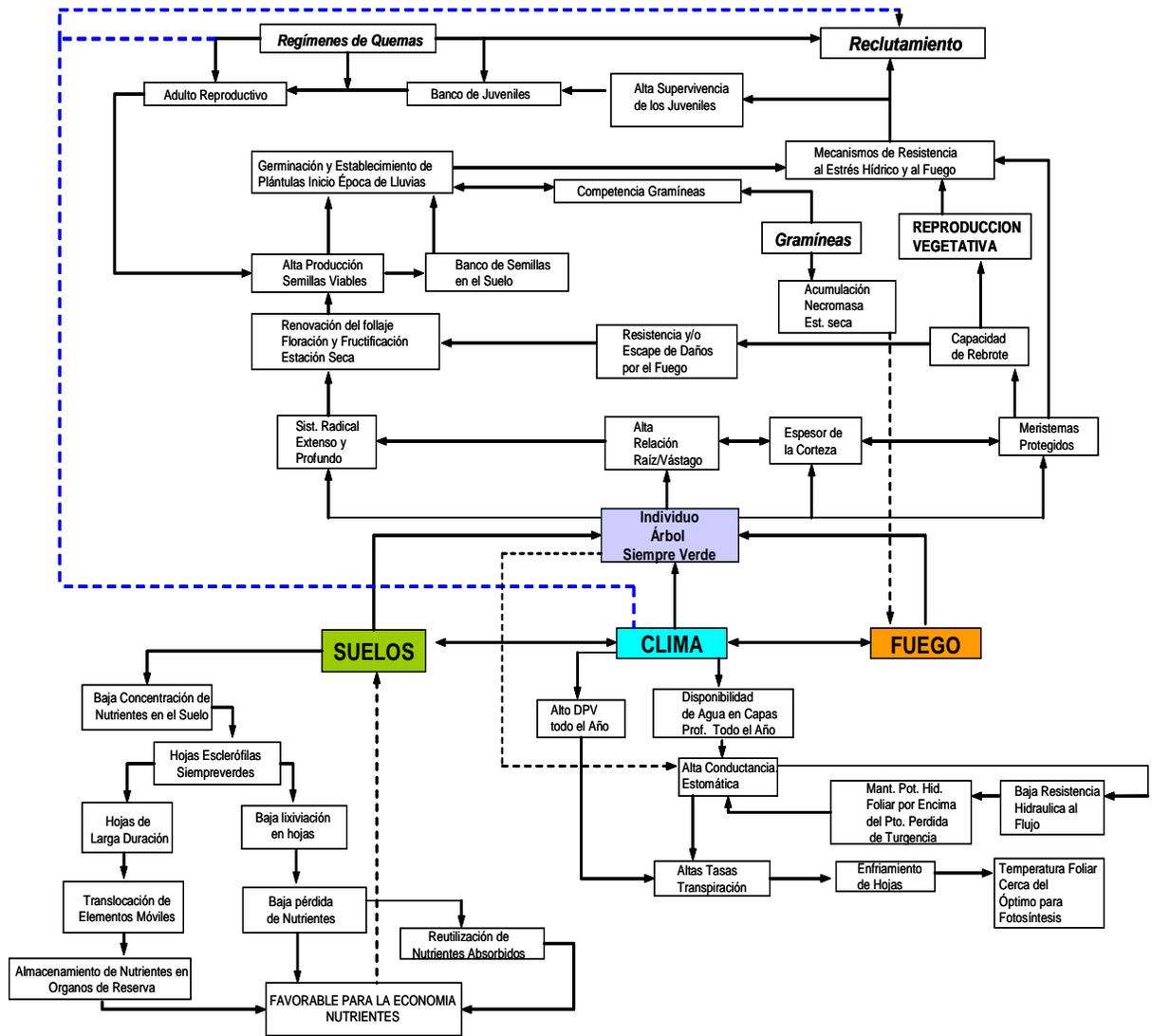


Figura 1. Esquematación de los principales factores, procesos y sus interacciones, que influyen en la ecología de la regeneración de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales.

y el diámetro del tallo, desarrollándose de este modo un banco de plantas persistente con alta capacidad de rebrote.

La alta resistencia al fuego de los propágulos tanto sexuales como vegetativos, indica que la disponibilidad de agua (espacio – temporal) en las sabanas debe ser el factor determinante para la dinámica del establecimiento de las leñosas. En este contexto, la dinámica del fuego (espacio – temporal) jugaría un papel preponderante en determinar las tasas de paso entre las diferentes categorías de

tamaño en las poblaciones de estas especies. Bajo estas condiciones, se requerirían períodos relativamente largos sin quemas, para que los juveniles que se encuentran en el banco de plantas suprimidas alcancen la madurez reproductiva. En el caso de especies como *P. rigida* y *B. crassifolia* la madurez reproductiva es alcanzada en individuos de aproximadamente 5 cm de diámetro basal y 1 m de altura (García-Núñez *et al.* 2001b). Por otro lado, la recuperación de la capacidad de reproducirse sexualmente en individuos adultos afectados por el

fuego es muy variable.

La alta supervivencia de los propágulos encontrada para algunas especies (Oliveira y Silva 1993, Franco 1996a,b, Nardoto *et al.* 1998, Kanegae 2000, García-Núñez 2003), bajo condiciones ambientales de sabanas húmedas (en suelos profundos con buena capacidad de retención de agua), sugiere que el proceso de establecimiento, en sí mismo, probablemente no constituya un cuello de botella para la dinámica de sus poblaciones. En este sentido, Silva y Sarmiento (1997) utilizando modelos demográficos matriciales para estimar la respuesta de las poblaciones de leñosas de la sabana a frecuencias variables de quema, encuentran que la contribución relativa de la supervivencia de los adultos a la tasa de incremento poblacional (λ) es muy superior a todas las demás tasas vitales juntas, llamando la atención la escasa importancia de la fecundidad. Asimismo se pone de manifiesto la mayor sensibilidad de λ a las tasas de transición que implican crecimiento, señalando que si pudiera producirse un crecimiento anual de plantas juveniles a adultos, la respuesta en términos de crecimiento poblacional sería notable. Aunque se ha señalado que las leñosas de la sabana son potencialmente longevas y tienen bajas tasas de mortalidad una vez establecidas (Scholes y Archer 1997), la evaluación de los efectos del fuego a largo plazo en las plantas establecidas es un aspecto importante de estudio del cual se tiene muy poca información. Por ejemplo, en un experimento de quemaduras prescritas en un área de sabana arbolada del Cerrado la cual había sido protegida del fuego durante 18 años, Silva *et al.* (1996) reportan tasas de mortalidad relativamente altas (7 % - 19 %) en individuos adultos de diferentes especies de leñosas.

Bajo esta perspectiva, el aumento en la densidad de leñosas que se ha observado en diferentes áreas de sabanas tropicales y subtropicales (Archer 1990, Dauguet y Menaut 1992, Jacklyn 2000) con el advenimiento de años húmedos subsecuentes, podría ser el producto de un crecimiento acelerado de las plantas que se encuentran suprimidas en el banco de juveniles. Este proceso dependerá de que estas condiciones climáticas atípicas, por un lado, propicien el desarrollo de regímenes de fuego que favorezcan las tasas de crecimiento desde juveniles de diferentes tamaños hasta adultos reproductivos, y por otra parte, induzcan el establecimiento de nuevos individuos que pasarían a formar parte del banco de plantas.

Tomando en cuenta estas consideraciones, en la Figura 1, se intenta esquematizar los principales factores, procesos y sus interacciones, que influyen en la ecología de la regeneración de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales. Del eje principal hacia abajo, se presentan, los principales mecanismos que contribuyen a mantener un balance de nutrientes e hídrico favorable y algunas de sus consecuencias para la ganancia de carbono (modificado de Sarmiento *et al.* 1985).

En general, la información ecofisiológica que disponemos de las leñosas siempreverdes de las sabanas, indica que en su mayoría son especies evasoras al déficit hídrico estacional a través de sistemas radiculares profundos que les permiten el acceso al agua del subsuelo durante todo el año. Esta característica, por lo tanto las hace relativamente susceptibles a cambios climáticos dirigidos hacia condiciones más secas, que impliquen una disminución pronunciada de la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo. Sin embargo, existe un amplio gradiente de respuestas dentro de este grupo funcional, lo cual sugiere, que ante una eventual alteración en las condiciones ambientales, se puede generar un cierto grado de reemplazamiento florístico sin mayores cambios en el funcionamiento del sistema (Sarmiento 1996).

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo fue posible gracias al financiamiento otorgado por el CDCHT – ULA Proyecto C-920-98-01-B, el FONACIT a través de la Agenda Biodiversidad, Proyecto 98003404, y el IAI a través de la Red de Investigación Cooperativa Andes – Sabanas (RICAS), Proyecto 040.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON, WG. 1980. Demography and vegetative reproduction. Pp. 89-106, *in* O.T Solbrig (ed.): Demography and Evolution in Plant Populations. University of California Press, Berkeley.
- ANGEVINE, M.W. y B. F. CHABOT. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. Pp.188-206, *in* Solbrig OT, Jain S, Johnson GB y Raven PH (Eds.): Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, .
- AERTS, R. y FS. CHAPIN III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN DE ÁRBOLES DE LA SABANA

- and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- AERTS, R., R.G.A. BOOTS y PJM. VAN DER AART. 1991. The relation between above and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.
- 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. *Journal of Biogeography* 17: 453-462.
- ARCHER, S. 1995. Tree-grass dynamics in a Prosopis-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2: 83-99.
- ARCHER, S., C. SCIFRES, C. R. BASSHAM y R. MAGGIO. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58: 111-127.
- ATAROFF, M. 1975. Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabanas de los llanos. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, ULA.
- BARNES, PW. y S. ARCHER. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation?. *Journal of Vegetation Science* 10: 525-536.
- BELL, DT. 1999. The processes of germination in Australian species. *Australian Journal of Botany* 47: 475-517.
- BELSKY, A.J, R. G. AMUNDSON, J. M. DUXBURY, S. J. RIHA, A. R. ALI y S. MMWONGA. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.
- BERTNESS, M.D. y S. D. HACKER. 1994. Physical stress and positive interactions among marsh plants. *American Naturalist* 144: 363-372.
- BRADSTOCK, R.A. y P. J. MYERSCOUGH. 1988. The survival and population response to frequent fires of two woody resprouters *Banksia serrata* and *Isopogon anemonifolius*. *Australian Journal of Botany* 36: 415-431.
- BROUWER, R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 10: 399-408.
- BURGUESS, S.O, M. A. ADAMS, N. C. TURNER y C. K. ONG. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- CALDWELL, M.M. y J. H. RICHARDS. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- CHAPIN III, FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CESAR, J. y J. C. MENAUT. 1974. Le peuplement végétale. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, Numéro special 2:1-16.
- CIRNE, P. y F. R. SCARANO. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology* 89: 351-357.
- CONNELL JH. y R. O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- COUTINHO, L.M. 1982. Ecological effect of fire in Brazilian Cerrado. Pp. 273-291, in Huntley BJ y Walker EH (Eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, .
- DAUGUET, J.M. y J. C. MENAUT. 1992. Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savanna boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Candollea* 47: 621-630.
- DAWSON, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- DE BIE S, P. KETNER, M. PAASSE y C. GEERLING. 1998. Woody plant phenology in the West Africa savanna. *Journal of Biogeography* 25: 883-900.
- DE STEVEN, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- DIAMANTOGLOU, S., S. RHIZOPOULOU, A. HERBIG, y U. KULL U. 1989. Seasonal trends in energy content and storage substances in the mediterranean shrub *Ephedra*. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 10: 263-274.
- DIAS, I.F.O, A. C. MIRANDA y H. S. MIRANDA. 1996. Efeitos do fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de cerrado. in Miranda HS, Saito CH & Dias BFS (Eds.): *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. Depto. De Ecologia, Universidade de Brasília.
- DIONELLO, S.B. 1978. Notas preliminares sobre a germinação de sementes de *Kielmeyera coriacea* Mart. Resumen 2^{do} Congreso Latino-Americano de Botânica, Brasília.
- EAMUS, D. y L. PRIOR. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.
- EIRA, M.T. y L. S. CALDAS. 2000. Seed dormancy and germination as concurrent processes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12(Edição Especial): 85-104.
- FARJI, A.G. y J. F. SILVA. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession?. *Journal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- FELIPPE, G.M. y J. E. DALE. 1990. The effects of phosphate supply on growth of plants from the Brazilian Cerrado: experiments with seedlings of the annual weed *Bidens gardneri* Baker (Compositae), *Qualea grandiflora* (Mart.) (Vochysiaceae). *Oecologia* 82: 81-86.
- FELIPPE, G.M. y J. C. SILVA. 1984. Estudos de germinação em espécies do Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 7(2): 157-163.
- FENNER, M. y K. KITAJIMA. 1999. Seed and seedling

- ecology. Pp. 589-621, in Pugnaire FI y Valladares F (Eds.): Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, INC., New York, .
- FERRI, M.G. 1961. Problems of water relations of some Brazilian vegetation types, with special consideration of the concepts of scleromorphy and xerophytism. Pp. 191-197, in Plant-water relationships in arid and semiarid condtions. Proceedings of the Madrid Symposium, , Arid Zone Research, UNESCO, Paris.
- FRANCO, A. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- FRANCO, A.C, G. B. NARDOTO y M. P. SOUZA. 1996a. Patterns of soil water potential and seedling survival in the Cerrados of Central Brazil. Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas, Brasilia 277-280.
- FRANCO, A.C., M. P. SOUZA y G. B. NARDOTO. 1996b. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. Memorias del Simposio: Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasilia 84-91.
- FROST, P. y F. ROBERTSON. 1987. The ecological effects of fire in savannas. Pp. 93-140, in Walker BH (Ed.): Determinants of tropical savannas. IUBS Monograph series # 3. IRL Press, Paris.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C. 2003. Aspectos ecofisiológicos del establecimiento de dos especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales. Tesis Doctoral, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C., A. AZÓCAR y J. F. SILVA. 1996. Fruit, seed production and size structure in some evergreen tree species of the Venezuelan savannas. Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas 284-289.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C., A. AZÓCAR y J. F. SILVA. 2001a. Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17: 563-576.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C. A. AZÓCAR y F. RADA . 2001b. Comparative carbon and water relations in establishing phases of two evergreen woody savanna species with contrasting regeneration strategies. Proceedings of the Global Change Open Science Conference, Amsterdam, The Netherlands, del 10 al 13 de julio del 2001.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C. A. AZÓCAR y F. RADA. 2002. Growth and survival dynamics in establishing phases of a sexual and vegetative reproducing evergreen woody species from a neotropical savanna. Memorias del Simposio Internacional sobre Ecología y Biodiversidad del Cerrado – Perspectivas y Desafíos para el siglo 21, Brasilia, Brasil, del 5 al 8 de Junio de 2002.
- GODOY, S.M. y G. M. FELIPPE. 1992. Crescimento inicial de *Qualea cordata*, uma árvore dos Cerrados. *Revista Brasileira de Botanica* 15: 23-30.
- GONZÁLEZ, VC. 1967. Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:70-103.
- GRIME, JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 222.
- GRIME, JP. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties (2^{da} Edición). John Wiley y Sons, LTD, UK, pp. 417.
- GRIME, JP. y S. H. HILLIER. 2000. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities, ecosystems and larger units of landscape. Pp. 361-374, in Fenner M (Ed.). Seeds: The ecology of regeneration in plant communities (2^{da} Edición). CABI Publishing, UK.
- GROSS, C.L., M. A. WHALEN, y M. H. ANDREW. 1991. Seed selection and removal by ants in a tropical savanna woodland in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 99-112.
- GRUBB, PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- GRUNDY, IM., B. M. CAMPBELL y P.G. FROST. 1994. Spatial pattern, regeneration and growth rates of *Brachystegia spiciformis* and *Julbernardia globiflora*. *Vegetatio* 115: 101-107.
- HEYDECKER, W. 1973. Seed Ecology. Butterworths, London, UK.
- HOFFMANN, WA. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- HOFFMANN, WA. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433.
- HOFFMANN, WA. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369 .
- HOFFMANN, W.A. F. A. BAZZAZ, N. J. CHATTERTON, P. A. HARRISON y R. B. JACKSON. 2000. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123: 312-317.
- JACKLYN, P. 2000. Tropical savannas: not what they used to be. *Savanna Links*. <http://savanna.ntu.edu.au>. Issue 14: 8-11.
- JOLY, C.A y G. M. FELIPPE. 1979. Dormência das sementes da *Rapanea guianensis* Aubl. *Revista Brasileira de Botanica* 2: 1-6.
- JORDAN, P.W. y P. S. NOBEL. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in north western sonoran desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.
- KANEGAE, MF., S. V. BRAZ DA y A. C. FRANCO. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgiliodes*

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN DE ÁRBOLES DE LA SABANA

- em duas fitofisionomias típicas dos Cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira Bot.*, São Paulo 23: 459-468.
- KEELEY, JE. 1977. Seed production, seed population in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology* 58: 820-829.
- KEELEY, JE. 1987. Role of fire in germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68: 434-443.
- KEELEY, JE. y C. J. FOTHERINGHAM. 1997. Trace gas emissions and smoke-induced seed germination. *Science* 276: 1248-1250.
- KEELEY, JE. y C. J. FOTHERINGHAM. 2000. Role of fire in the regeneration from seed. Pp. 311-330, in Fenner M (Ed.): *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd Edition. CABI Publishing, UK.
- KELLMAN, M. y K. MIYANISHI. 1982. Forest seedlings establishment in neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography* 9: 193-206.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp. 559-596, in Mulkey SS, Chazdon RL and Smith AP (Eds.): *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, .
- KITAJIMA, K. y M. FENNER. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. Pp. 331-359, in Fenner M (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd Edition. CABI Publishing, UK, .
- LABOURIAU, L.G, I.F. MARQUES VALIO, M. L. LABOURIAU y W. HANDRO. 1963. Nota sobre a germinação de sementes de plantas de Cerrados em condições naturais. *Revista Brasileira de Biologia* 23: 227-237.
- LABOURIAU, L.G, I.F. MARQUES VALIO y E. P. HERINGER. 1964. Sobre o sistema reproductivo de plantas dos Cerrados. *Annales de la Academia Brasileira de Ciências* 36: 449-464.
- LACEY, C.J., J. WALKER y I.R. NOBLE. 1982. Fire in Australian tropical savannas. Pp. 247-272, in Huntley BJ y Walker EH (Eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- MAYER, A.M. y A. POLJAKOFF-MAYBER. 1978. The germination of seeds (2^{da} Edición). Pergamon Press, Oxford.
- MEDINA, E. 1982. Physiological ecology of neotropical savanna plants. Pp. 308-335, in B.J. Huntley y B.H. Walker (Eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- MEDINA, E. y J. SILVA. 1990. The savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.
- MELHEM, T.S. 1975. Desenvolvimento da plântula de *Dypteryx alata* Vog. (Leguminosae-Lotoideae). *Hoehnea* 5: 91-121.
- MELO, J.T., J. F. RIBEIRO y V. L. LIMA. 1979. Germinação de sementes de algumas espécies arbóreas nativas do Cerrado. *Revta. Brasil. de Semente* 1: 8-12.
- MELO, J.T., J. A. DA SILVA, R. A. ALMEIDA-TORRES, C. E. DOS SANTOS y L. CALDAS. 1998. Coleta, propagação e desenvolvimento inicial de espécies do Cerrado. Pp. 195-243, in Sano SM y de Almeida SP (Eds.): *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA, Planaltina, DF.
- MENAUT, JC. 1971. Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane Guinéenne de Côte d'Ivoire. Thesis, Facultedes Sciences, Paris.
- MENAUT, J.C., J. GIGNOUX, C. PRADO y J. CLOBERT. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- MILLER, MF. 1994. The fate of mature African Acacia pods and seeds during their passage from the tree to the soil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 183-196.
- MIYANISHI, K. y M. KELLMAN. 1986. The role of nutrient reserves in regrowth of two savanna shrubs. *Canadian Journal of Botany* 64: 1244-1248.
- MONASTERIO, M. y G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- MORDELET, P., L. ABBADIE y J. C. MENAUT. 1993. Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). *Plant and Soil* 153: 103-111.
- MOREIRA, AG. y C.A. KLINK. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13: 43-51.
- MORGAN, JM. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299-319.
- MUCUNGUZI, P. y H. ORYEM-ORIGA. 1996. Effects of heat and fire on the germination of *Acacia sieberiana* D.C. and *Acacia gerrardii* Benth. In Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 27: 319-324.
- MURDOCH, A. J. y R. H. ELLIS. 2000. Dormancy, viability and longevity. Pp. 183-207, in Fenner M (Ed.): *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2^{da} Edición). CABI publishing, UK.
- MYERS, B.A., G. A. DUFF, D. EAMUS, A. O'GRADY y R. J. WILLIAMS. 1997. Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 225-240.
- NARDOTO, G.B, M. P. SOUZA y A. FRANCO. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos de estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 313-319.
- O'CONNOR, TG. 1995. *Acacia karroo* invasion of grassland: environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia* 103: 214-223.

- O'CONNOR, T.G. y G. A. PICKETT. 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology* 29: 247-260.
- OLIVEIRA, P.E. 1998. Fenología e biología reproductiva das especies de Cerrado. Pp. 169-192, *in* Sano SM y Pedrosa de Almeida S (Eds.): Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA, Planaltina, DF.
- OLIVEIRA, P.E. y J. C. SILVA. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the Cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.
- OSMOND, C.B., O. BJÖRKMAN y D. J. ANDERSON. 1980. Physiological Processes in Plant ecology: Toward a Synthesis with Atriplex. *Ecological Studies* Vol. 36. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- PÉREZ, E.H. y E. T. SANTIAGO. 2001. Dinámica estacional del banco de semillas en una sabana en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Biotropica* 33: 435-446.
- PETERSON, C. J. y R. H. JONES. 1997. Clonality in woody plants: A review and comparison with clonal herbs. Pp. 263-289, *in* de Kroon H & van Groenendael JM (Eds.): *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- PIERCE, S. M. y R. M. COWLING. 1991. Dynamics of soil-stored seed banks of six shrubs in fire-prone dune fynbos. *Journal of Ecology* 79: 731-747.
- PRIOR, L. y D. EAMUS. 1999. Seasonal changes in leaf water characteristics of *Eucalyptus tetrodonta* and *Terminalia ferdinandiana* saplings in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 47: 587-599.
- PURDIE, R. W. 1977. Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. II Regeneration by seed germination. *Australian Journal of Botany* 25: 35-46.
- RAMÍREZ, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25(1): 46-60.
- RAMIREZ, M. E., C. GARCIA, A. AZOCAR y J. SILVA. Grupos funcionales de las leñosas de la sabana estacional venezolana. En preparación.
- RAW, A. y J. HAY. 1985. Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasilia, Brazil. *Revista Brasileira de Botanica* 8: 101-107.
- RIZZINI, C.T. 1965. Experimental studies on seedling development of Cerrado Woody Plants. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 55: 410-426.
- RIZZINI, C.T. 1976. Influência da temperatura sobre a germinação de diásporos do cerrado. *Rodriguesia* 41: 341-383.
- RIZZINI, C. T. y E. P. HERINGER. 1962. Studies of underground organs of trees and shrubs from some Southern Brazilian savannas. *Annales de la Academia Brasileira de Ciências* 34: 235-294.
- SAN JOSÉ, J. J. y M. R. FARIÑAS. 1971. Estudio sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 119-120: 136-147.
- SAN JOSÉ, J. J. y M. R. FARIÑAS. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon savanna*, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- SAN JOSÉ, J. J. y M. R. FARIÑAS. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savannas protected for 25 fire years. *Acta Oecologica* 12: 237-247.
- SARMIENTO, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, MA. USA. 235 pages.
- SARMIENTO, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas de América del Sur. Pp. 219-242, *in* Sarmiento, G. (Ed.): *Las Sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.
- SARMIENTO, G. 1996. Biodiversity and water relations in tropical savannas. Pp. 61-75, *in* Solbrig OT, Medina E y Silva JF (Eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective*. *Ecological Studies*, Vol. 121, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO. 1983. Life forms and phenology. Pp. 79-108, *in* Bourlière F (Ed.): *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- SARMIENTO, G., G. GOLDSTEIN y F. MEINZER. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review* 60: 315-355.
- SASSAKI, R.M. y G. M. FELIPPE. 1992. Desenvolvimento inicial de *Dalbergia miscolobium* em casa de vegetação e em Cerrado. *Hoehnea* 19: 75-83.
- SASSAKI, R.M., E. C. MACHADO, LAGÔA y G. M. FELIPPE. 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a Cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9: 83-87.
- SATO, A. y J. A. DE MORAES. 1992. O efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO₂ gasoso em plantas jovens de espécies do Cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 35: 763-775.
- SCHOLES, R. J. y S. R. ARCHER. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 517-544.
- SCHOLZ, F.G., S. J. BUCCI, G. GOLDSTEIN, F. C. MEINZER y A. FRANCO. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- SHACKLETON, C. M. 2002. The influence of fire on the germination of savanna tree seeds. Division of water, environment and forestry technology, CSIR, South Africa Government. <http://www.dwaf.gov.za/forestry/ftis/docs/cd1/doc35-shackleton.doc>
- SILVA, G.T., M. N. SATO y H. S. MIRANDA. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de Cerrado submetido a queimadas prescritas. *Memorias del Simposio: Impacto das Queimadas sobre os*

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN DE ÁRBOLES DE LA SABANA

- Ecosistemas e Mudanças Globais, Brasilia, 93-101.
- SILVA, JF. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas. Pp. 161-174, *in* Solbrig OT, Medina, E. y Silva, JF. (Eds.): Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective. Ecological Studies, Vol. 121, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- SILVA, JF. 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.
- SILVA JF, J. RAVENTOS y H. CASWELL. 1990. Fire, fire exclusion and seasonal effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11: 783-800.
- SILVA, J.F. y G. SARMIENTO. 1997. Densidad de leñosas de la sabana estacional y frecuencia de quemas: la hipótesis del equilibrio fluctuante. *Ecotropicos* 10: 65-78.
- SILVA, J. F., A. ZAMBRANO y M. R. FARIÑAS. 2001. Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 977-983.
- SOLBRIG OT. 1996. The diversity of the savanna ecosystem. Pp. 1-27, *in* Solbrig OT, Medina E y SilvaJF (Eds.): Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective. Ecological Studies, Vol. 121, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- STEPHENSON, AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- THOMPSON, K. 2002. The functional ecology of soil seed banks. Pp. 215-235, *in* Fenner M (Ed.): *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2^{da} Edición). CABI Publishing, UK,
- THOMPSON, K. 1987. Seeds and seed banks. Pp. 23-34, *in* Rorison IH, Grime JP, Hunt R, Hendry GAF y Lewis DH (Eds.): *Frontiers of Comparative Plant Ecology*. *New Phytologist* 106 (Suppl.),
- TROLLOPE, WSW. 1982. Ecological effects of fire in South African savannas. Pp. 292-306, *in* Huntley BJ y Walker EH (Eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- VARESCHI, V. 1962. La quema como factor ecológico de los llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 101: 9-31.
- VETAAS, OR. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- VLEESHOEWERS, L.M, H. L. BOUWMEESTER y C.M. KARSSSEN. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- WALKER, J. y A. N. GILLISON. 1982. Australian savannas. Pp. 5-24, *in* Huntley BJ y Walker EH (Eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- WELTZIN, JF. y G. R. McPHERSON. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.
- WHELAN, RJ. 1997. *The Ecology of Fire*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, U. K.
- WILLIAMS, R.J., B. A. MYERS, W. J. MULLER, G. A. DUFF y D. EAMUS. 1997. Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.
- WILLIAMS, R. J., B. A. MYERS, D. EAMUS y G. A. DUFF. 1999. Reproductive phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Biotropica* 31: 626-636.
- WRIGHT, I. J. y M. WESTOBY. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14: 97-107.
- WÜTHERICH, D., A. AZÓCAR, C. GARCÍA-NÚÑEZ y J. F. SILVA. 2001. Seed dispersal in *Palicourea rigida* H.B.K, a common treelet species from a neotropical savannas. *Journal of Tropical Ecology* 17: 449-458.
- ZAMMIT, C. A. y P. H. ZEDLER. 1992. Size structure and seed production in even-aged populations of *Ceanothus greggii* in mixed chaparral. *Journal of Ecology* 81: 499-511.

Recibido 27 enero 2004; revisado 17 junio 2004; aceptado 23 junio 2004